

PROCESY MIKROBIOLOGICZNE TOWARZYSZĄCE GLONOWYM I SINICOWYM ZAKWITOM WODY

Microbiological processes accompanied by algal and blue-greens water blooms

Teresa BEDNARZ, Aleksandra STARZECKA, Grażyna MAZURKIEWICZ-BOROŃ

Summary. The development and decline of water blooms are accompanied by different microbiological changes in water and in the bottom sediments. The important element of those is microbial 'loop' permitting to transport of organic carbon exuded by phytoplankton to high trophic levels of water ecosystem, via bacteria and heterotrophic nanoflagellata. In the paper the microbiological processes were presented, among others, on the example of summer water bloom of algae in Hiroshima Bay, of spring and summer bloom in Lake Constance as well as spring bloom with share of *Nitzschia palea* in the Dobczyce Reservoir – submountain dam, built on 60th km of the Raba River course (southern Poland).

Key words: water bloom, blue-greens, algae, bacteria, nanoflagellata, phosphatase

Dr Teresa Bednarz, doc. dr hab. Aleksandra Starzecka, dr Grażyna Mazurkiewicz-Boroń, Zakład Biologii Wód im. Karola Starmacha, Polska Akademia Nauk, ul. Sławkowska 17, 31–016 Kraków

O ZAKWITACH, ZAMIAST WSTĘPU

Zakwitem nazywamy masowy rozwój różnych gatunków glonów planktonowych lub sinic, powodujący widoczną gołym okiem zmianę zabarwienia wody na zieloną, oliwkową, brunatną, żółtą, pomarańczową lub czerwoną. O zakwicie mówimy także wtedy, kiedy w 1 cm³ wody znajduje się od 500 do 1000 jednostek (kolonii, nici lub komórek) mikroorganizmów, co odpowiada zawartości większej niż 0,5 mg biomasy albo 20 i więcej (50) µg chlorofilu *a* w 1 dm³ wody, oraz przeźroczystości wody mierzonej widzialnością krążka Secchi'ego ok. 1 m. Występowanie zakwitów glonowych i sinicowych jest, obok wielu innych czynników (np. brak falowania wody, sprzyjająca temperatura), konsekwencją wzbogacenia wody w biogeny, które wraz ze spływami powierzchniowymi i ściekami, a także drogą powietrzną, dopływają do zbiorników wodnych [7, 11, 21, 36].

Pod względem troficznym za powstawanie zakwitów odpowiedzialny jest głównie fosfor, a

kiedy przestaje być czynnikiem limitującym, rolę taką przejmuje azot. Zależność pomiędzy stężeniem fosforu w wodzie a zawartością chlorofilu *a*, wydaje się być prosta. Stwierdzono jednak, że koncentracji fosforu wynoszącej 100 µg dm⁻³ odpowiadają różne stężenia chlorofilu *a*, wahające się w szerokim zakresie, od 7,8 do 76 µg dm⁻³ [26]. Reakcją na wzrastającą żyzność zbiorników wodnych jest wzrost wartości wiosennych i letnich maksimów stężeń chlorofilu *a*, przy czym, w porównaniu z letnimi, wiosenne są wyraźnie mniejsze. Według Tailing [41] jest to spowodowane tym, że przy obfitości fosforu okrzemkowe zakwity wiosenne są limitowane dostępnością krzemu, natomiast letnie, tworzone przez inne organizmy, uzależnione są od dostępności samego fosforu. Rozpuszczone w wodzie mineralne związki fosforu są bardzo szybko wychwytywane i przetwarzane w biomasę przez glony i bakterie, które mogą wzajemnie konkurować o ten pierwiastek [37]. Uwidacznia się to szczególnie wyraźnie w czasie bujnego rozwoju fitoplanktonu. Powstający i rozwijający

się zakwit cechuje gwałtowny przyrost biomasy, w wyniku którego często zachodzi całkowite wyczerpanie fosforu mineralnego ze środowiska wodnego. Flora bakteryjna, której intensywny rozwój z reguły towarzyszy zakwitom glonowym, wykazuje także wzrastające zapotrzebowanie na mineralne formy fosforu, równie dla niej niezbędnego. Niezwykle ważną rolę w takiej sytuacji odgrywają procesy opisywane jako „pętla mikrobiologiczna”, których istotą są: przyswajanie rozpuszczonej w wodzie materii organicznej (określanej w j. angielskim terminem: dissolved organic carbon, w skrócie DOC), mikrobiologiczna dekompozycja materii organicznej oraz regeneracja pokarmowych składników mineralnych [1]. W procesie przywracania fosforu mineralnego do obiegu biorą udział glonowe i bakteryjne fosfoesterazy (fosfataza alkaliczna i 5'-nukleotydaza) – enzymy uwalniające PO_4 ze związków organofosforowych. Fosfatazy alkaliczne związane są z frakcją glonową (Alg-APA), a fosfatazy kwaśne zwykle z frakcją bakteryjną (Bac-APA). Występują także fosfatazy wolne, nie związane z komórkami glonów i bakterii, przyzyciowo pozakomórkowo wydzielane do wody, lub pochodzące z rozpadu komórek. Fosfatazy te określa się jako Free-APA lub Ex-APA [6, 32]. Długotrwałe wyczerpywanie biogenów przez silnie rozwijający się fitoplankton ogranicza dalszy przyrost biomasy i powoduje jej redukcję.

Niektóre organizmy, np. gatunki z rodzaju *Euglena* i wiele okrzemek, wymagają do swego wzrostu i rozwoju, obok mineralnych soli pokarmowych, obecności w środowisku witamin lub wolnych aminokwasów; są więc auksoτροφami [4]. Organizmy te osiągają większe liczebności tylko w wodach żyznych i bogatych w związki organiczne.

W czasie zakwitu następuje obfity rozwój kilku gatunków glonów względnie sinic, wśród których jeden jest zdecydowanie dominujący, a pozostałe stanowią subdominanty. Zakwity powstają także, lecz rzadziej, w wyniku masowego pojawu jednego gatunku, który wówczas tworzy prawie monokulturę [8, 11, 14, 47].

Zimowe i wiosenne zakwity wywołują najczęściej okrzemki (Bacillariophyceae), letnie

bywają zielenicowe (Chlorophyceae), późnoletnie i wczesnojesienne spowodowane są przez sinice (Cyanobacteria), a jesienne tworzą przeważnie kryptofity (Cryptophyceae), dinofity (Dinophyceae) lub okrzemki. W okresie zimowym mogą także pojawiać się zakwity złotowiciowcowe (Chrysophyceae), kryptofitowe i dinofitowe. Niekiedy zimą, pod lodem, w bardzo żyznych i płytkich zbiornikach (stawy rybne, stawy ściekowe), mogą powstawać zakwity sinicowe (*Aphanizomenon*, *Spirulina*), a w miesiącach letnich zakwity eugleninowe (*Euglena*). Przykładem takiego zakwitu może być masowy pojaw *Euglena granulata* var. *polymorpha*, który wystąpił w drugiej dekadzie września 1970 r. w jednym z intensywnie nawożonych stawów karpowych w Zatorze (okolice Oświęcimia). Zakwit ten utrzymywał się aż do 11 października [3].

Z reguły niska proporcja zawartości azotu do fosforu w wodzie (5:1 i mniej) prowadzi do powstawania zakwitów sinicowych. W stawach rybnych najczęściej pojawiają się wtedy zakwity wywołane przez *Aphanizomenon flos-aquae*, typowe dla umiarkowanej strefy klimatycznej [33]. Wystąpienie w stawach widocznych gołym okiem zielonych kłaczek – zakwitu tzw. sierpika (kolonie *Aphanizomenon*), uważane jest przez rybaków za wskaźnik fosforowego przenażenia stawu. Przy dużym nasileniu zakwit ten powoduje śnięcie hodowanych w stawach ryb. Także w płytkim zaporowym Zbiorniku Goczalkowickim, usytuowanym w górnym biegu Wisły, przy niskim stanie wody i znacznym stężeniu biogenów [9, 13], wystąpił w lecie 1992 r. bardzo silny zakwit *Aphanizomenon flos-aquae*, na skutek którego nastąpiło wyginiecie w zbiorniku raków, małży i wielu ryb.

Proporcja stężeń azotu do fosforu w wodzie wynosząca 20:1 i więcej zazwyczaj sprzyja rozwojowi zielenic (np. z rodzaju *Scenedesmus*, *Pediastrum*, *Chlorella*). Wzrost zawartości azotu może także przyczyniać się do występowania zakwitów dinofitowych. Na podstawie obserwacji silnego czerwonego zakwitu wywołanego przez *Lingulodinium polyedrum* (Dinophyceae) (aż 125 μg chlorofilu *a* w 1 dm^3 wody) w Newport Beach (Kalifornia) wykazano, że rozwój

glonu był uzależniony od stężenia azotu oraz intensywności napromieniowania słonecznego, natomiast tempo wykorzystania zarówno węgla (fotosynteza) jak i azotu było funkcją tego napromieniowania [23].

Zakwity glonowe, w szczególności sinicowe, pogarszają jakość wody, zmieniają jej smak i zapach, np. na trawiasty (*Aphanizomenon*), rybi (*Asterionella*) bądź tranowy (*Synura*). Mogą być także źródłem toksyn i stanowić zagrożenie dla życia innych hydrobiontów, a nawet dla konsumentów wody. Za wytwarzanie toksyn odpowiedzialne są głównie sinice, a spośród nich przede wszystkim *Nodularia spumigena*, *Microcystis toxica*, *M. aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Gomphosphaeria naegelianiana*. O wytwarzanie toksycznych substancji podejrzane są także niektóre okrzemki planktonowe, np. *Nitzschia pseudoseriata*, *N. pungens* oraz dinofity, z rodzajów *Gyrodinium*, *Dinophysis*, *Aleksandrium* [9, 10, 11, 13, 21, 25, 35, 38].

W płytkich zbiornikach, w czasie zakwitu, obfity rozwój glonów lub sinic zachodzi w całej toni wodnej. Na przykład, w jednym ze stawów gospodarstwa rybackiego w Zatorze w lecie 1975 r. wystąpił masowy rozwój zielenicy *Hydrodictyon reticulatum*. Zakwit ten spowodował całkowite wypełnienie stawu gęstą, zieloną masą glonową oraz wyginiecie całego narybku karpia.

W głębszych zbiornikach zakwity tworzą się w strefie fotycznej, przede wszystkim w warstwie powierzchniowej wody, powodując odciecie dopływu światła do głębszych jej poziomów, ustanie fotosyntezy i oczywiście wydzielania tlenu do wody. Pod pokrywą zakwitową często występują deficyty tlenowe, tym silniejsze, im szczelniej pokryta jest powierzchnia zbiornika, ponieważ zakwit dodatkowo utrudnia przenikanie do wody tlenu z powietrza [7].

Zakwity wody trwają zazwyczaj od kilku dni do kilku tygodni, czasem dłużej. Wraz ze wzrostem żyzności zbiornika najczęściej wydłuża się okres trwania zakwitów. Na przykład, w jeziorze Mikołajskim w 1966 r. roku zakwit letni trwał miesiąc, a w roku 1996 około 3 miesiące i załamał się dopiero na skutek jesiennego mieszania się wód jeziora [24]. W bardzo żyznych

zbiornikach zakwity mogą utrzymywać się nawet przez cały sezon wegetacyjny. Po osiągnięciu maksimum rozwoju zakwity najczęściej zanikają. Dzieje się to bądź na skutek wyczerpania zasobów dostępnego fosforu (i ewentualnie krzemu) [24], zbyt silnego samoocieniania się organizmów tworzących zakwit, samozatrucia metabolitami, w wyniku masowego występowania infekcji grzybowych czy wirusowych, bądź przez działanie czynników zewnętrznych, takich jak deszcz, silny wiatr, falowanie wody, gwałtowny dopływ wody ze zlewni lub spadek temperatury.

Szczególnie niepożądane, a nawet niebezpieczne, jest występowanie zakwitów w zbiornikach wody pitnej, dlatego też opracowano kilka metod ich zwalczania. Poza dawniej praktykowanym miedziowaniem (głównie w celu zwalczania sinic) stosuje się wapnowanie zbiornika, gdyż wapno wiąże łatwo przyswajalne formy azotu, zmniejsza ilość toksyn wydzielanych do wody oraz powoduje wytrącanie do osadów związków fosforu i żelaza, co skutecznie kontroluje rozwój zakwitu. Można także, stosując związki żelaza i glinu, powodować wytrącanie fosforu z toni wodnej do osadów, podobnie jak ma to miejsce w oczyszczalniach ścieków. Innym sposobem zwalczania zakwitów, stosowanym przede wszystkim w stawach rybnych, jest użycie algicydów, np. z grupy herbicydów mocznikowych (monuron, diuron), lub innych; wreszcie stosuje się zabiegi, polegające na mechanicznym odciedzaniu i usuwaniu sestonu z wody. Jednak ostatnio coraz częściej praktykuje się ekologiczne metody zwalczania zakwitów, przez wykładanie w zbiornikach wodnych słomy jęczmiennej, rozkładowi której towarzyszy powstawanie i wydzielanie do wody substancji algistatycznych, hamujących rozwój sinic i glonów [11].

PROCESY BIOLOGICZNE TOWARZYSZĄCE ZAKWITOM

Większość glonów i sinic, np. z rodzaju *Ceratium*, *Anabaena*, wydziela substancje allopatyczne (witaminy, hormony, enzymy, antymetabolity, toksyny, antybiotyki itp.), pobudzające

albo hamujące rozwój własny lub innych gatunków, nawet blisko z nimi spokrewnionych [21, 27], lub takie, które mogą działać toksycznie na inne organizmy wodne oraz na różnych konsumentów wody, w tym również ludzi [11, 25, 38]. Zakwit jest także źródłem organicznego węgla w formie cząstkowej (POC) i rozpuszczonej (DOC). Podczas intensywnej fotosyntezy fitoplanktonu 10–60% związanego w tym procesie węgla może być pozakomórkowo wydzielane do wody jako DOC i służyć za pokarm dla bakterii i heterotroficznych drobnych wiciowców (nanoflagellata) oraz do ich wtórnej produkcji [17, 28, 43]. Wtórna produkcja bakteryjna może osiągać nawet 63% produkcji pierwotnej zbiornika [37]. Podczas eksperymentalnie wywołanego zakwitu okrzemkowego obserwowano prawie stałe tempo wydzielania do wody rozpuszczonej materii organicznej. Stwierdzono, że na początku zakwitu DOC był bardziej oporny na rozkład bakteryjny. Po 19 dniach, kiedy nastąpiło całkowite załamanie zakwitu, 60–82% wydzielonej rozpuszczonej materii organicznej uległo biodegradacji [39]. Łatwo przyswajalny (labilny) DOC konsumowany przez bakterie (aminokwasy, węglowodany) w ciągu wiosennego i letniego zakwitu fitoplanktonu w jeziorze Konstance (Niemcy) stanowił 5–36% całkowitej puli rozpuszczonej materii organicznej. Na labilny DOC składały się przede wszystkim węglowodany i aminokwasy, osiągając nawet 86% i 95% udział. Obydwa te substraty były różnie użytkowane przez bakterie, jako źródło energii i do biosyntezy. W czasie wiosennego zakwitu materiał energetyczny stanowiły głównie aminokwasy, podczas gdy w ciągu letniego maksimum rozwoju fitoplanktonu była nim przede wszystkim glukoza [45].

Powstająca biomasa bakterii służy jako źródło pokarmu dla większych wiciowców, orzęsków i mikroskopijnych metazoa, które z kolei są konsumowane przez większe zwierzęta wodne. W ten sposób pozakomórkowa produkcja glonowa, która inaczej byłaby bezpowrotnie stracona, jest zamieniana na formę cząstkową i przenoszona do wyższych poziomów troficznych ekosystemu. Drobne heterotroficzne wiciowce – nanoflagellata, są zarówno konsumenten-

tami rozpuszczonej materii organicznej, jak i samych bakterii. Przepływ węgla od pozakomórkowo wydzielonej w trakcie fotosyntezy rozpuszczonej materii organicznej (DOC), poprzez bakterie i heterotroficzne nanoflagellata został nazwany pętlą mikrobiologiczną [1].

W czasie zakwitu struktura zbiorowiska nanoflagellata ulega wyraźnym zmianom. Stwierdzono, że małe (2–6 μm) *Pumella* sp. w czasie wiosennego zakwitu fitoplanktonu w jeziorze Konstance były wśród konsumentów bakterii najbardziej liczne, podczas gdy większe *Kathablepharis* sp. miały zdecydowanie mniejszy udział, choć w zbiorowisku nanoflagellata odznaczały się największą biomasą. Tempo wyjadania bakterii przez wiciowce wahało się od 0 do 31 komórek na wiciowca na godzinę [16].

Ścisły związek wtórnej produkcji bakteryjnej i glonowej dobrze ilustrują laboratoryjne doświadczenia z mieszanymi hodowlami planktonowej zielenicy *Scenedesmus acutus* i heterotroficznych bakterii, prowadzonymi w pożywce mineralnej, przy różnej intensywności oświetlenia. Wykazano, że przy niskich intensywnościach napromieniowania świetlnego rozwój zielenicy w kulturach był słaby, a liczebność bakterii niska. Natomiast przy silniejszym oświetleniu zarówno liczebności *Scenedesmus acutus* jak i bakterii były wysokie. Świadczy to, że rozwój bakterii odbywał się głównie na poczet DOC, pozakomórkowo wydzielanego przez glony podczas fotosyntezy oraz o braku antybakteryjnych substancji w środowisku [19]. Substancje allopatyczne (antymetabolity, toksyny) wydzielane przez zakwit mogą być przyczyną zahamowania rozkładu materii organicznej, prowadzonego przez bakterie, grzyby i pierwotniaki, zarówno w wodzie jak i osadach oraz mogą powodować zmiany w strukturze pętli mikrobiologicznej [2]. W czasie letniego zakwitu *Heterosigma akashiwo* (Raphidiophyceae) w Zatoce Hiroszima w powierzchniowej i przydennej warstwie wody obserwowano, poza fazą końcową, spadek liczebności orzęsków (Ciliata). Wykazano dwa wyraźne maksima rozwoju bakterii: na początku i na końcu zakwitu. Podobne wahania stwierdzono w liczebności nanoflagellata. Wzrost i spadek obfitości każdego składnika

mikrobiologicznej pętli, występujący w trakcie zakwitu wskazywał, że organiczne substancje wydzielane przez komórki *Heterosigma* wzmacniały lub hamowały (na skutek toksyn produkowanych przez glony) przepływ energii od bakterii poprzez nanoflagellata do bakteriożernych orzęsków [20].

Należy także wspomnieć, iż w wyniku zbyt obfitego występowania glonów lub sinic w zbiornikach wodnych często upośledzony zostaje rozwój zooplanktonu, następują zaburzenia w stosunkach gazowych wód oraz silna ich alkaliczacja. Może to prowadzić do masowego wymierania niektórych ryb, np. pstrąga. Rozkładowi obumierającej i tonącej masy fitoplanktonowej towarzyszą: gwałtowny spadek zawartości tlenu w wodzie, wzrost ilości rozpuszczonych węglowodanów, obfity rozwój bakterii [18, 31], a następnie wtórne procesy eutrofizacyjne, sprzyjające powstawaniu kolejnych zakwitów [34].

WYSTĘPOWANIE ZAKWITÓW W ZBIORNIKU DOBCZYCKIM

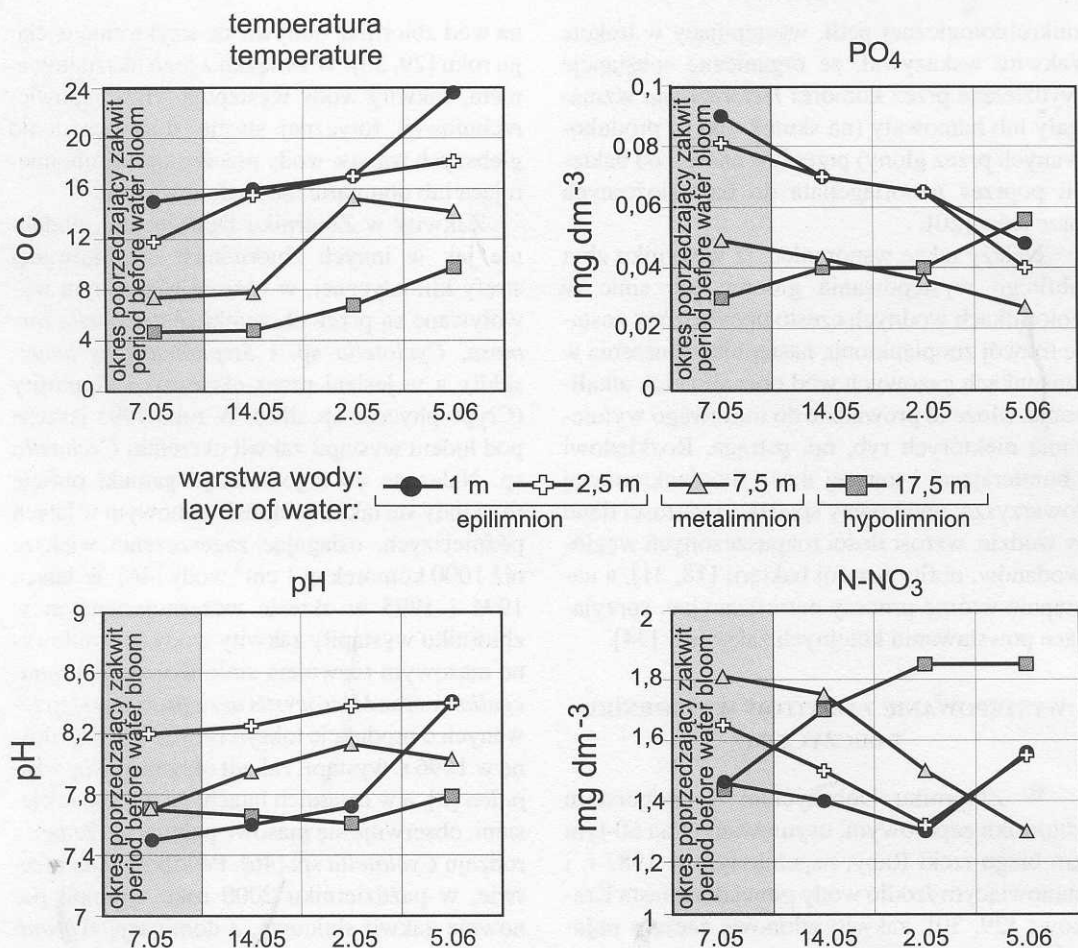
W Zbiorniku Dobczyckim – podgórskim zbiorniku zaporowym, usytuowanym na 60-tym km biegu rzeki Raby, napełnionym w 1987 r. i stanowiącym źródło wody pitnej dla miasta Krakowa [29, 30], zakwity glonowe zaczęły pojawiać się od początku jego istnienia, a sinicowe od 1992 r. Ze zrozumiałych względów wzbudza to szerokie zainteresowanie wśród krakowian. Warto zatem bardziej szczegółowo przyjrzeć się zakwitom pojawiającym się w Zbiorniku Dobczyckim, pomimo iż ich intensywność, jak dotąd, nie jest zbyt duża [46] i zdecydowanie mniejsza niż w płytkim Zbiorniku Goczałkowickim.

Zbiornik Dobczycki jest zasilany głównie przez rzekę Rabę, wnoszącą 88% wody. Pojemność zbiornika wynosi 120 mln m³, powierzchnia 1000 ha, maksymalna głębokość 30 m, a średnia głębokość 16 m. Zbiornik ma stromo opadające brzegi, jest głęboki, a w swej najgłębszej części stratyfikowany termicznie. Z tego względu całkowite mieszanie wód zbiornika zachodzi tylko dwukrotnie w ciągu roku, podczas homotermii wiosennej i jesiennej. Pełna wymia-

na wód zbiornika odbywa się trzykrotnie w ciągu roku [29, 30]. W związku z jego ukształtowaniem, zakwity wody występują tylko w powierzchniowej, fotycznej strefie zbiornika, a do głębszych warstw wody przedostaje się obumierająca lub obumarła masa glonowa [46].

Zakwity w Zbiorniku Dobczyckim, podobnie jak w innych zbiornikach umiarkowanej strefy klimatycznej, w okresie wiosennym wywoływane są przez okrzemki (*Asterionella formosa*, *Cyclotella* sp. i *Stephanodiscus hantzschii*), a w jesieni przez okrzemki i kryptofity (*Cryptophyceae* sp. div.). W roku 1991 jeszcze pod lodem wystąpił zakwit okrzemki *Cyclotella* sp. Należące do tego rodzaju gatunki obficie rozwijały się także w okresie zimowym w latach późniejszych, osiągając zagęszczenie większe niż 1000 komórek w 1 cm³ wody [46]. W latach 1994 i 1995 w okresie wczesnojesiennym w zbiorniku wystąpiły zakwity wody spowodowane masowym rozwojem sinic *Woronichinia naegelianiana* oraz *Microcystis aeruginosa*, podejrzewanych o produkcję toksyn [9, 12, 46]. Na wiosnę w 1996 r. wystąpił zakwit okrzemki *Nitzschia palea* [5], a w ostatnich latach, na wiosnę i w jesieni, obserwuje się masowe pojawy okrzemek z rodzaju *Cyclotella* sp. [46]. Po kilkuletniej przerwie, w październiku 2000 roku wystąpił ponownie zakwit sinicowy, z dominacją *Woronichinia naegelianiana*.

Zakwity wody wywołane przez *Nitzschia palea* występują raczej rzadko. Okrzemka ta wprawdzie pospolicie występuje w żyznych i zanieczyszczonych wodach słodkich i zasolonych, lecz głównie jako gatunek denny i poroślowy, nie planktonowy. Według Cholonky [15] oraz Van Dam i in. [44] *Nitzschia palea* jest obligatoryjnym heterotrofem azotowym, wymagającym w środowisku obecności organicznych związków azotowych (np. aminokwasów). Gatunek ten często bardzo obficie rozwija się w wodach zanieczyszczonych związkami organicznymi. Ponieważ Zbiornik Dobczycki zasilany jest głównie przez Rabę, która niesie różnego typu zanieczyszczenia [30], istnieje możliwość, że gatunek ten przedostał się z rzeki do zbiornika, gdzie także znalazł dobre dla siebie warunki rozwoju. Taki rzadko spotykany zakwit wzbud-



Ryc. 1. Niektóre parametry fizyczne i chemiczne wody z różnych głębokości Zbiornika Dobczyckiego przed i w trakcie wiosennego zakwit *Nitzschia palea* (wg [40]).

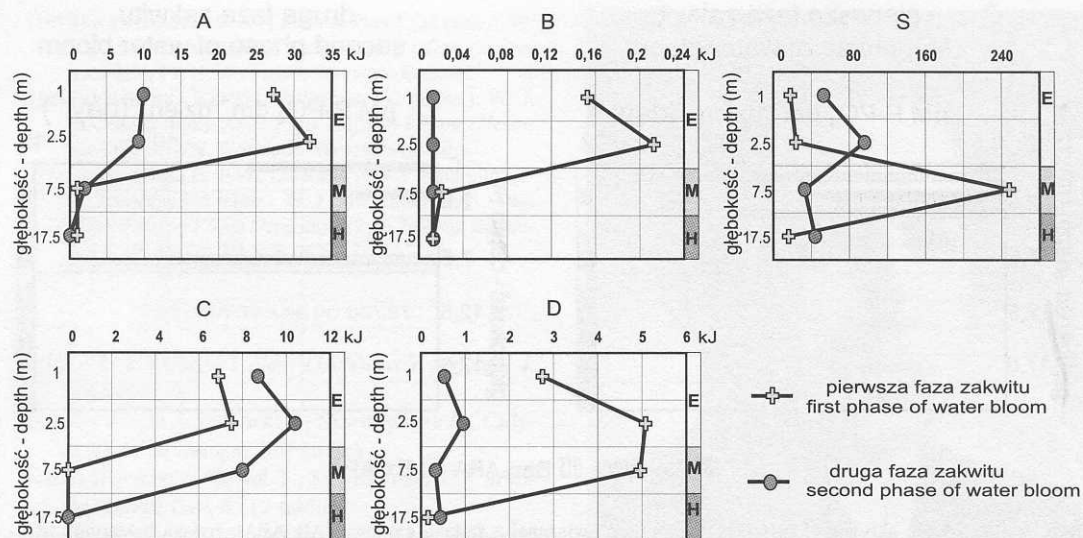
Fig. 1. Some physical and chemical parameters of water from different depths of Dobczyce Reservoir, before and during *Nitzschia palea* spring bloom (after [40]).

dził zainteresowanie procesami mikrobiologicznymi zachodzącymi w trakcie jego trwania zarówno w wodzie, jak i w powierzchniowej warstwie osadów dennych zbiornika [5].

PROCESY MIKROBIOLOGICZNE ZACHODZĄCE PODCZAS ZAKWITU *NITZSCHIA PALEA* W ZBIORNIKU DOBCZYCKIM

Na wiosnę 1996 r., w okresie poprzedzającym wystąpienie zakwit *Nitzschia palea*, parametry fizyko-chemiczne wody w rejonie Basenu

Dobczyckiego odzwierciedlały stan zbiornika w trakcie tworzenia się stratyfikacji termicznej, tuż po wiosennej homotermii. W tym okresie temperatura wody uległa podwyższeniu o ok. 5–8°C. Zwiększyło się także napromieniowanie fotosyntetycznie czynne PAR (z 16 do 21 E m⁻² doba⁻¹), przy wysokim poziomie mineralnych składników pokarmowych [40] (Ryc. 1). Czynniki te razem stwarzały warunki sprzyjające formowaniu się zakwitów [30, 40]. W wyniku bujnego rozwoju okrzemki *N. palea* zmniejszyła się przezroczystość wody do 1,1 m, co według Til-



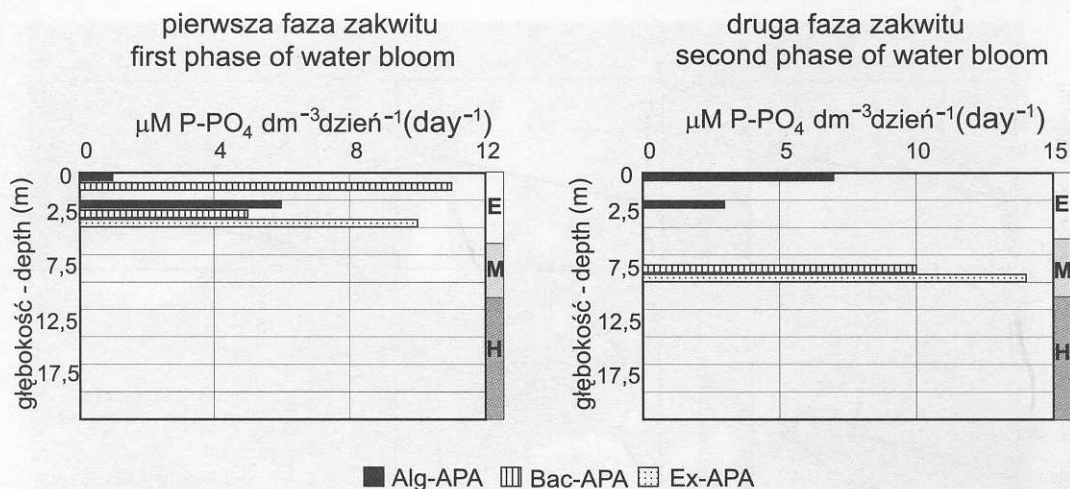
Ryc. 2. Biomasa glonów (A) i bakterii (B), fotosynteza glonów (C), respiracja bakterii (D) (w kJ m^{-3} wody) oraz stosunek respiracji bakterii do ich biomasy (tzw. „koszty utrzymania” bakterii) (S) w wodzie z różnych głębokości Zbiornika Dobczyckiego, w czasie wiosennego zakwitnięcia okrzemki *Nitzschia palea*. E – epilimnion, M – metalimnion, H – hypolimnion (wg [5]).

Fig. 2. Biomass of algae (A) and bacteria (B), photosynthesis of algae (C), respiration of bacteria (D) (kJ m^{-3} of water) and bacteria respiration to bacteria biomass ratio (so-called ‘costs of maintenance’ of bacteria) (S) in the water of Dobczyce Reservoir from different depth, during diatom *Nitzschia palea* spring bloom. E – epilimnion, M – metalimnion, H – hypolimnion (after [5]).

zer [42] świadczy o postępującym nasilaniu się zakwitnięcia. Równocześnie obniżyła się koncentracja azotu i fosforu mineralnego w wodzie, a na skutek intensywnej fotosyntezy odczyn wody w epilimnionie podniósł się do pH 8.4 (Ryc. 1). W pierwszej fazie swego masowego rozwoju *Nitzschia* wykazywała większą aktywność fotosyntetyczną w głębszych warstwach wody (głębszy epilimnion i metalimnion) niż w warstwie powierzchniowej. Jednak w miarę upływu czasu, na skutek adaptacji do warunków świetlnych [5, 22, 33] jej aktywność fotosyntetyczna wyraźnie wzrosła w powierzchniowej warstwie epilimnionu (Ryc. 2). Bakterie, podobnie jak *Nitzschia*, najobficiej rozwijały się w epilimnionie. W hypolimnionie, leżącym w głębi, poza strefą fotyczną zbiornika, zagęszczenie tej okrzemki i bakterii było niewielkie [5]. W zależności od tego, czy źródłem pożywienia bakterii jest niskocząsteczkowa materia organiczna, łatwo dostępna i łatwo przez nie przyswajalna, czy też przeciwnie, jest to materia wielkocząsteczkowa, któ-

ra musi podlegać wstępnej dekompozycji, wydatki energetyczne przypadające na jednostkę biomasy bakterii (tzw. „koszty utrzymania”, wyrażone stosunkiem respiracji bakterii do ich biomasy) są mniejsze lub większe [5]. W pierwszej fazie zakwitnięcia *N. palea* „koszty utrzymania” bakterii były ponad dwukrotnie mniejsze (z wyjątkiem metalimnionu) niż w drugiej fazie zakwitnięcia. Świadczyło to o obecności w wodzie w początkowym okresie zakwitnięcia rozpuszczonej materii organicznej, łatwo przyswajalnej przez bakterie. Niewątpliwie źródłem labilnego DOC była duża i aktywna fotosyntetycznie biomasa glonowa. Obfity rozwój bakterii oraz ich niskie „koszty utrzymania” wskazywały także, że rozwijająca się *Nitzschia* nie wydzielala do wody substancji antybakteryjnych, hamujących rozwój bakterii (Ryc. 2).

Jak już wspomniano, silnemu rozwojowi fitoplanktonu i bakterii towarzyszy wyczerpywanie się mineralnych związków fosforu ze środowiska, stąd organizmy te wyposażone są w nie-



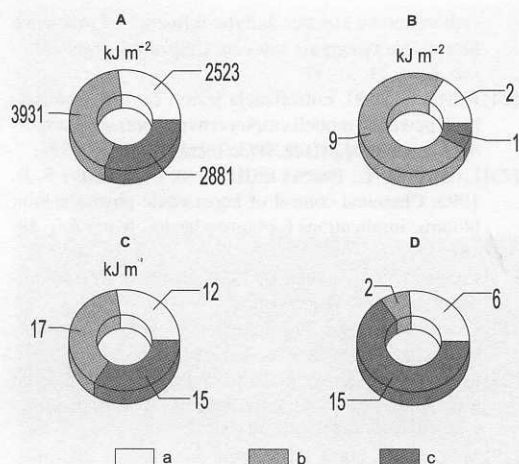
Ryc. 3. Potencjalna aktywność fosfatazy alkalicznej, związanej z frakcją glonową (Alg-APA), frakcją bakteryjną (Bac-APA) i frakcją pozakomórkową (Ex-APA) w wodzie Zbiornika Dobczyckiego podczas wiosennego zakwitu okrzemki *Nitzschia palea*. E – epilimnion, M – metalimnion, H – hypolimnion.

Fig. 3. Potential activity of alkaline phosphatase, connecting with algal fraction (Alg-APA), with bacterial fraction (Bac-APA) and extra-cellular fraction (Ex-APA) in the water of Dobczycki Reservoir during diatom *Nitzschia palea* spring bloom. E – epilimnion, M – metalimnion, H – hypolimnion.

zbędne mechanizmy enzymatyczne, pozwalające na wykorzystywanie fosforu zawartego w wielkocząsteczkowych związkach organicznych [6, 18]. Również w przypadku zakwitu *N. palea* w wodzie Zbiornika Dobczyckiego stwierdzono obecność aktywnych fosfomonoesteraz [40]. Były to fosfatazy alkaliczne związane z frakcją glonową (Alg-APA), związane z frakcją bakteryjną (Bac-APA) oraz fosfataza wolna pozakomórkowa (Ex-APA) (Ryc. 3). Glonowe fosfatazy alkaliczne wykazywały wzrost potencjalnej aktywności równoległe ze wzrostem biomasy i intensywności fotosyntezy glonów. W początkowym okresie rozwoju zakwitu aktywność Alg-APA była wyższa w głębszym epilimnionie, w późniejszym, w jego warstwie powierzchniowej. Największa aktywność fosfataz związanych z frakcją bakteryjną Bac-APA wystąpiła w drugiej fazie zakwitu w metalimnionie, wskazując na intensywne pobieranie związków fosforowych przez bakterie, o czym także mógł świadczyć duży wzrost wydatków energetycznych przypadający na jednostkę biomasy bakterii w tej warstwie wody (Ryc. 2). Wolna fosfataza ekstracelularna Ex-APA, oczywiście w tym przypadku pochodziła z lizy ko-

mórek okrzemek i bakterii, które w czasie zakwitu obumierały i już w toni wodnej ulegały dekompozycji [40] (Ryc. 3).

Załamanie się wiosennego zakwitu *Nitzschia palea* w Zbiorniku Dobczyckim spowodowało gwałtowny dopływ wód burzowych ze zlewni [5, 40]. Zanikowi zakwitów towarzyszy intensywne osadzanie się wytworzonej biomasy na dnie zbiornika, co powoduje zwiększenie się puli organicznego węgla zdeponowanego w powierzchniowej warstwie osadów [7, 26, 31, 32]. Osadzający się na dnie Zbiornika Dobczyckiego materiał zakwitowy stanowił źródło pokarmu dla bakterii zamieszkujących osady dennie, o czym wyraźnie świadczyły zarówno bakteryjna biomasa, największa w osadach w drugiej fazie zakwitu, jak i niskie w tym czasie wydatki energetyczne przypadające na jednostkę biomasy bakterii. Tydzień po ustąpieniu zakwitu pula łatwo dostępnej materii organicznej pochodzącej z zakwitu została już wyczerpana, co znalazło odzwierciedlenie w redukcji biomasy bakteryjnej i wzroście „kosztów utrzymania” bakterii w osadach [5] (Ryc. 4). Jednak, ogólnie biorąc, „koszty utrzymania” bakterii żyjących w kolumnie wody były większe niż bakterii zasiedlają-



Ryc. 4. Zawartość węgla organicznego (A), biomasa bakterii (B), respiracja bakterii (C) (kJ m^{-2} dna) oraz stosunek respiracji bakterii do ich biomasy (tzw. „koszty utrzymania” bakterii) (D) w powierzchniowej warstwie osadów Zbiornika Dobczyckiego podczas wiosennego zakwitnięcia okrzemki *Nitzschia palea* oraz tydzień po jego ustąpieniu; a – pierwsza faza zakwitnięcia, b – druga faza zakwitnięcia, c – tydzień po ustąpieniu zakwitnięcia (według [5], zmienione).

Fig. 4. Organic carbon content (A), biomass of bacteria (B), respiration of bacteria (C) (kJ m^{-2} of bottom) and bacteria respiration to bacteria biomass ratio (so-called ‘costs of maintenance’ of bacteria) (D) in the surface layer of bottom sediments of Dobczyce Reservoir during diatom *Nitzschia palea* spring bloom and one week after its decay; a – first phase of water bloom, b – second phase of water bloom, c – one week after decay of water bloom (after [5], modified).

cych powierzchniową warstwę osadów dennych [5]. Różnice te można częściowo tłumaczyć konkurencją o organiczne składniki azotowe w wodzie pomiędzy bakteriami i *Nitzschia palea*, gdyż jak wspomniano, ten gatunek okrzemki, podobnie jak bakterie, jest heterotrofem azotowym [15, 44]. W osadach, przeciwnie niż w wodzie, bakterie nie musiały konkurować o substrat azotowy, bo obumarła masa glonowa stanowiła dla nich źródło węgla i azotu łącznie [5]. W osadach także nie stwierdzono obecności aktywnych fosfomonoesteraz (Alg-APA, Bac-APA, Free-APA). Wynika z tego przypuszczenie, podobne do wysuniętego w pracy Boavida i Marquesa [6] oraz Chrósta i in. [18], że w osadach dennych zdobywanie fosforanów przez mikroorganizmy na drodze hydrolizy fosfomonoesterów nie było konieczne, lub było nieopłacalne.

Jest to tym bardziej prawdopodobne, że poziom fosforanów w wodzie hypolimnionu Zbiornika Dobczyckiego wyraźnie wzrastał w końcowym okresie zakwitnięcia i tydzień po jego ustąpieniu. W hypolimnionie stwierdzono także pogorszenie się warunków tlenowych oraz wzrost ilości azotu, świadczące o postępującej mineralizacji osadzonego na dnie materiału glonowego [30, 40].

PODSUMOWANIE

Zakwitnięcie wody, spowodowane masowym rozwojem glonów i sinic wpływają niekorzystnie na jakość wody, a ich rozwojowi i zanikowi towarzyszą różnorodne procesy mikrobiologiczne, zachodzące zarówno w wodzie jak i osadach dennych. Ważnym elementem jest tzw. „pętla mikrobiologiczna”, pozwalająca przenieść do wyższych poziomów troficznych ekosystemu wodnego, za pośrednictwem bakterii i heterotroficznie odżywiających się drobnych wiciowców (nanoflagellata), większość rozpuszczonej materii organicznej, określanej w języku angielskim terminem dissolved organic carbon (DOC), pozakomórkowo wydzielanej do wody przez intensywnie fotosyntetyzujący fitoplankton. W artykule także sporo uwagi poświęcono zakwitom występującym w Zbiorniku Dobczyckim, gdyż stanowi on źródło wody pitnej dla miasta Krakowa.

LITERATURA

- [1] AZAM F., FENCHEL T., FIELD J. G., GRAY J. S., MEYER-REIL L. A., THINGSTAD F. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **10**: 257–263.
- [2] BATTIN T. J., BUTTURINI A., SABATER F. 1999. Immobilization and metabolism of dissolved organic carbon by natural sediment biofilms in a Mediterranean and temperate stream. *Aquat. Microb. Ecol.* **19**: 297–305.
- [3] BEDNARZ T. 1974. Osobliwy zakwit neustonowy *Euglena granulata* var. *polymorpha*. *Fragm. Flor. Geobot.* **20**(4): 553–556.
- [4] BEDNARZ T. 2000. Samożywność glonów. W: *Encyklopedia biologiczna*, t. 9, OPRES, Kraków, s. 300–301.
- [5] BEDNARZ T., STARZECKA A. 1998. Microbiological processes taking place in Dobczyce Reservoir during spring water bloom. *Oceanological Studies* **2**: 13–21.
- [6] BOAVIDA M. J., MARQUES R. T. 1995. Low activity of

- alkaline phosphatase in two eutrophic reservoirs. *Hydrobiologia* **297**: 11–16.
- [7] BROCK T. D. 1985. An eutrophic lake, Lake Mendota, Wisconsin. Springer Verlag, New York.
- [8] BUCKA H. 1989. Ecology of selected planktonic algae causing water blooms. *Acta Hydrobiol.* **31**: 207–258.
- [9] BUCKA H. 1998. The mass invasion of several blue-green algae in two drinking water supply reservoirs in southern Poland. W: D. G. GEORGE, J. G. JONES, P. PUNČOCHÁŘ, C. S. REYNOLDS, D. W. SUTCLIFFE (red.), *Management of lakes and reservoirs during global change* NATO ASI Series 2. Environment 42. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, s. 145–151.
- [10] BUCKA H. 2000. Dinofity. W: *Encyklopedia biologiczna*, t. 2. OPRES, Kraków, s. 392–396.
- [11] BUCKA H. 2000. Zakwit wody. W: *Encyklopedia biologiczna*, t. 12. OPRES, Kraków, s. 81–87.
- [12] BUCKA H., WILK-WOŹNIAK E. 1998. Dynamic of algae and cyanophytes developing in mass in dam reservoir: the Wisła Czarne reservoir and the Dobczyce reservoir (southern Poland). *Fragm. Flor. Geobot., Ser. Polonica* **5**: 269–277.
- [13] BUCKA H., ZUREK R. 1992. Trophic relations between phyto- and zooplankton in a field experiment in the aspect of the formation and decline of water bloom. *Acta Hydrobiol.* **34**: 139–155.
- [14] BURCHARDT L. 1987. Zmiany populacji w Jeziorze Świątokrzyskim na tle zmian warunków środowiska. *Zesz. Uniw. A. Mickiewicza, ser. Biologia*, **44**: 5–90.
- [15] CHOLONKY B. J. 1968. Die Ökologie der Binnengewässern. J. Cramer Verlag, Weinheinz.
- [16] CLEVEN E. J., WEISSE T. 2001. Seasonal succession and taxon-specific bacterial grazing rates of heterotrophic nanoflagellates in Lake Constance. *Aquat. Microb. Ecol.* **23**: 147–161.
- [17] CHRÓST R. J. 1984. Use of ^{14}C -dissolved organic carbon (RDOC) released by algae as a realistic tracer of heterotrophic activity measurements for aquatic bacteria. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* **19**: 207–214.
- [18] CHRÓST R. J., MÜNSTER U., RAI H., ALBRECHT D., WITZEL K. P., OVERBECK J. 1989. Photosynthetic production and exoenzymatic degradation of organic matter in the eutrophic zone of a eutrophic lake. *J. Plankton Res.* **11**: 223–242.
- [19] GURUNG T. B., URABE J., NAKANISHI M. 1999. Regulation of the relationship between phytoplankton *Scenedesmus acutus* and heterotrophic bacteria by the balance of light and nutrients. *Aquat. Microb. Ecol.* **17**: 27–35.
- [20] KAMIYAMA T., ITAKURA S., NAGASAKI K. 2000. Changes in microbial loop components: effect of a harmful algal bloom formation and its decay. *Aquat. Microb. Ecol.* **21**: 21–30.
- [21] KAWECKA B., ELORANTA P. V. 1994. Zarys ekologii glonów wód słodkich i środowisk lądowych. PWN, Warszawa.
- [22] KIRK J. T. O. 1983. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge Univ. Press, Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney.
- [23] KUDELA R. M., COCHLAN W. P. 2000. Nitrogen and carbon uptake kinetics and the influence of irradiance for red tide bloom off southern California. *Aquat. Microb. Ecol.* **21**: 31–47.
- [24] KUFEL L. 2000. Eutrofizacja jezior, czyli o niedostatkach pewnych modeli empirycznych i potrzebie wspólnej koncepcji zjawiska. *Wiad. Ekol.* **46**(4): 267–281.
- [25] LAM A. K. Y., PREPAS E. E., SPINK D., HRUDEY S. E. 1995. Chemical control of hepatotoxic phytoplankton blooms: implications for human health. *Water Res.* **29**: 1845–1854.
- [26] LAMPERT W., SOMMER U. 1996. Ekologia wód śródlądowych. PWN, Warszawa.
- [27] LEWIN R. A. 1962. Physiology and biochemistry of algae. Acad. Press, New York, London.
- [28] LOVELL C. R., KONOPKA A. 1985. Primary and bacterial production in two dimictic Indiana lakes. *Appl. Environ. Microbiol.* **49**: 485–491.
- [29] MATEREK E. 2000. Hydrologia doptywów i zbiornika. W: J. STARMACH, G. MAZURKIEWICZ-BOROŃ (red.), *Zbiornik Dobczycki – Ekologia – Eutrofizacja – Ochrona*. Wyd. PAN, Kraków, s. 15–31.
- [30] MAZURKIEWICZ-BOROŃ G. 2000. Parametry siedliskowe i troficzne. W: J. STARMACH, G. MAZURKIEWICZ-BOROŃ (red.), *Zbiornik Dobczycki – Ekologia – Eutrofizacja – Ochrona*. Wyd. PAN, Kraków, s. 63–89.
- [31] MOPPER K., ZHOU J., RAMANA K. S., PASSOW U., DAM H. G., DRAPEU D. T. 1995. The role of surface active carbohydrates in the flocculation of a diatom bloom in a mesocosm. *Deep-Sea Res.* **42**: 47–73.
- [32] PETTERSSON K. 1999. The spring development of phytoplankton in Lake Erken; species, biomass, primary production and natural conditions – a review. *Hydrobiologia* **191**: 9–14.
- [33] PECHAR L. 1992. Water blooms of *Aphanizomenon flos-aquae*. An ecological study of fish pond populations. *Arch. Hydrobiol. (Monographische Beiträge)* Suppl. **90**(3): 339–418.
- [34] PODBIELKOWSKI Z. 1967. Glony. PZWS, Warszawa.
- [35] REYNOLDS C. S. 1991. Toxic blue-green algae: the 'problem' in perspective. *Freshwater Forum* **1**: 29–38.
- [36] REYNOLDS C. S., WALSBY A. E. 1975. Water-blooms. *Biol. Rev.* **50**: 437–481.
- [37] SCAVIA D., LAIRD G. A. 1987. Bacterioplankton in Lake Michigan: Dynamics, controls and significance to carbon flux. *Limnol. Oceanogr.* **32**: 1017–1033.
- [38] SKULBERG O. M., UNDERDAL B., UTKILEN H. 1994. Toxic waterbloom with cyanophytes in Norway – current knowledge. *Arch. Hydrobiol., Algal. Stud.* **75**: 279–289.
- [39] SONDERGAARD M., BORCH N. H., RIEMAN B. 2001. Dynamics of biodegradable DOC produced by freshwater plankton communities. *Aquat. Microb. Ecol.* **23**: 73–83.
- [40] STARZECKA A., BEDNARZ T., MAZURKIEWICZ G. 1997. Mikrobiologiczne procesy zachodzące w Zbiorniku Dobczyckim w czasie zakwitów glonowych. W: Dział Informacji Naukowej CUN PAN (red.), *Sprawozdanie z działalności Polskiej Akademii Nauk w roku 1996*. Zespół Wydawniczy Centrum Badań Kosmicznych PAN, Warszawa, maj 1997, s. 110–112.

- [41] TAILING J. F. 1993. Comparative seasonal changes and inter-annual variability and stability, in a 26-year record of total phytoplankton biomass in four English lake basin. *Hydrobiologia* **268**: 65–98.
- [42] TILZER M. M. 1988. Secchi disk – chlorophyll relationships in a lake with highly variable phytoplankton biomass. *Hydrobiologia* **162**: 163–171.
- [43] VADSTEIN O., HARKJERR B. O., JENSEN A. 1989. Cycling of organic carbon in the photic zone of an eutrophic lake with special reference to heterotrophic bacteria. *Limnol. Oceanogr.* **34**: 840–855.
- [44] VAN DAM H., MERTENS A., SINKELDAM J. 1994. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands. *Netherlands J. Aquat. Ecol.* **28**: 117–133.
- [45] WEISS M., SIMON M. 1999. Consumption of labile dissolved organic matter by limnetic bacterioplankton: the relative significance of amino acids and carbohydrates. *Aquat. Microb. Ecol.* **17**: 1–12.
- [46] WILK-WOŹNIAK E. 2000. Fitoplankton. W: J. STARMACH, G. MAZURKIEWICZ-BOROŃ (red.), *Zbiornik Dobczycki – Ekologia – Eutrofizacja – Ochrona*. Wyd. PAN, Kraków, s. 95–112.
- [47] WOŁOWSKI K., KRUK J., CHUDYBA D. 1990. Planktothrix suspensa causing water-blooms in Lake Długie in Olsztyn. *Acta Hydrobiol.* **32**: 67–74.