Uniwersytet Warmińsko-Mazurski w Olsztynie

Wydział Biologii i Biotechnologii

Jakub Kowalik

Bakteriocenozy mat mikrobialnych strefy proglacjalnej Lodowca Ekologii (Wyspa Króla Jerzego, Antarktyka) - struktura taksonomiczna i potencjał fizjologiczny

Rozprawa doktorska wykonana
w Katedrze Mikrobiologii i Mykologii
pod kierunkiem
dr hab. Doroty Górniak, prof. UWM
prof. dr hab. Aleksandra Świąteckiego

Olsztyn 2023

University of Warmia and Mazury in Olsztyn

Faculty of Biology and Biotechnology

Jakub Kowalik

The bacteriocenoses of microbial mats of the proglacial zone of the Ecology Glacier (King George Island, Antarctica) - taxonomic structure and physiological potential

The PhD thesis carried out
in the Department of Microbiology and Mycology
under the supervision of
dr hab. Doroty Górniak, prof. UWM
prof. dr hab. Aleksandra Świąteckiego

Olsztyn 2023

Spis treści

STRESZCZENIE……...……4
ABSTRACT……..……..……6
1. **Wstęp** ……..……..……8
2. **Cel badań** ……..…….…….…….23
3. **Materiały i metody** ..…….…….……..24
   3.1. Teren badań……..…….……24
   3.2. Charakterystyka badanych mat mikrobialnych……..…….……...27
   3.3. Analizy metagenomiczne……..…..……31
   3.4. Izolacja, przechowywanie i wstępna charakterystyka szczepów…..…..……33
      3.4.1. Izolacja czystych kultur bakterii.....33
      3.4.2. Tworzenie banku szczepów ……..…….…34
   3.5. Identyfikacja szczepów - sekwencjonowanie 16S rDNA……..……....34
      3.5.1. Izolacja genomowego DNA z czystych kultur ……..……....34
      3.5.2. Reakcja PCR..……..……..……..……35
   3.6. Ożywianie szczepów do analiz ..……37
   3.7. Analiza aktywności fizjologicznej i biochemicznej ..……38
   3.8. Oporność na antybiotyki..……..40
   3.9. Odporność na promieniowanie UVB…..……...41
   3.10. Oddziaływania antagonistyczne…….……..41
   3.11. Właściwości adhezyjne…….……...42
   3.12. Odporność na zamarzanie..…….…….……43
   3.13. Analizy fizyczne i chemiczne wody i gleby..…….……44
   3.14. Analiza statystyczna……..…….……..45
4. **Wyniki**..…..…….……..46
   4.1. Struktura taksonomiczna bakteriocenoz mat i gleb……..……..46
   4.2. Aktywność fizjologiczna i biochemiczna szczepów bakterii…….……82
      4.2.1. Aktywność biochemiczna ..…….82
      4.2.2. Odporność na czynniki chemiczne ….……95
   4.3. Potencjał środowiskowy szczepów bakterii..……98
      4.3.1. Oporność na antybiotyki …..……...98
      4.3.2. Odporność na promieniowanie UVB..……...104
      4.3.3. Oddziaływania antagonistyczne…….107
      4.3.4. Właściwości adhezyjne...……...112
      4.3.5. Ochrona przed zamarzaniem ..……...113
5. **Dyskusja** …….……..……..115
6. **Wnioski**.……..138
7. **Piśmiennictwo**……139
   Spis tabel i rycin.……....163

STRESZCZENIE

BAKTERIOCENOZY MAT MIKROBIALNYCH STREFY PROGLACJALNEJ LODOWCA EKOLOGII (WYSPA KRÓLA JERZEGO, ANTARKTYKA) - STRUKTURA TAKSONOMICZNA I POTENCJAŁ FIZJOLOGICZNY

Jakub Kowalik

Rozprawa doktorska wykonana pod kierunkiem dr hab. Doroty Górniak
i prof. dr hab. Aleksandra Świąteckiego
Katedra Mikrobiologii i Mykologii, Wydział Biologii i Biotechnologii
Uniwersytet Warmińsko-Mazurski w Olsztynie/ inna instytucja naukowa

Celem prowadzonych badań było poznanie struktury taksonomicznej i potencjału fizjologicznego bakteriocenoz mat mikrobialnych występujących w efemerycznych lotycznych i lenitycznych zbiornikach w strefie proglacjalnej Lodowca Ekologii (Wyspa Króla Jerzego, Antarktyka). Do osiągnięcia głównego celu wyznaczono cele szczegółowe, którymi były: a/ metagenomiczna analiza taksonomiczna bakteriocenozy badanych mat mikrobialnych w odniesieniu do struktury mikrobioty gleb, b/ izolacja i molekularna identyfikacja heterotroficznych szczepów bakterii pochodzących z mat mikrobialnych; utworzenie banku szczepów, c/ fenotypowy „fingerprinting"; analiza potencjału metabolicznego izolatów, d/ określenie potencjału środowiskowego izolatów: warunków wzrostu, odporności na zamarzanie i promieniowanie UV, oddziaływań antagonistycznych i właściwości bakteriobójczych, zdolności do adhezji i tworzenia biofilmu oraz oporności na antybiotyki. Dane metagenomiczne badanych mat mikrobialnych umożliwiły identyfikację bakterii należących do 12 typów. Charakterystyczną cechą bakteriocenoz badanych mat była wysoka obfitość sinic należących do rodzaju Phormidium, które stanowiły ponad 60% zidentyfikowanych sekwencji. Drugą grupą pod względem frekwencji były bakterie należące do typu Proteobacteria, które stanowiły ponad 20% zidentyfikowanych sekwencji. Wśród pozostałych taksonów przeważały bakterie należące do typów: Verrucomicrobia, Actinobacteria i Bacteroidetes. W porównaniu z matami potoków, w zbiornikach astatycznych stwierdzono kilkukrotnie wyższą liczebność odczytów sekwencji Actinobacteria, Planctomycetes, Verrucomicrobia oraz TM7. Zasadniczymi czynnikami środowiskowymi skorelowanymi ze strukturą taksonomiczną bakteriocenoz mat były właściwości fizykochemiczne i hydrologiczne zbiorników wodnych. W płynących, ubogich troficznie wodach potoków rozwijała się bardzo ograniczona strukturalnie bakteriocenoza mat. Bardziej złożony skład taksonomiczny występował w matach rozwijających się w zbiornikach astatycznych, charakteryzujących się wyższą koncentracją materii organicznej i mineralnej. W glebach wykazano bogate taksonomicznie zespoły bakterii należące do 23 typów. Stwierdzono współzależność strukturalną, pomiędzy bakteriocenozami mat i gleb. Na poziomie typów wszystkie zespoły bakterii tworzące mikrobiomy mat występowały również w glebach. Uzyskane wyniki potwierdziły sformułowaną hipotezę badawczą zakładającą istotną rolę bakteriocenozy gleby, która w procesie migracji i kolonizacji środowisk wodnych wpływa na strukturę i rozwój mat mikrobialnych.

Pochodzące z mat mikrobialnych szczepy bakterii charakteryzowały się znaczną aktywnością fizjologiczną i szerokim potencjałem metabolicznym, umożliwiającym wykorzystanie różnorodnych substratów. Liczne szczepy wykazywały zdolność do utylizacji mono– i disacharydów, cukroli, kwasów cukrowych, jak również aminokwasów, białek i tłuszczy. Statystycznie wyższą aktywnością charakteryzowały się szczepy izolowane z mat występujących w potokach. Ma to istotne znaczenie w rozwoju tych mikrobiocenoz w środowiskach o niskiej trofii. Szczególnie wysoki potencjał biochemiczny posiadały: *Arthrobacter psychrochitiniphilus, Rodoferax ferrireducens, Pseudomonas azotoformans* oraz *Pseudomonas poae*. Badania mat mikrobialnych wykazały występowanie licznych bakterii opornych na związki toksyczne i antybiotyki, wśród których znaczącą grupę stanowiły szczepy o szerokim spektrum antybiotykooporności. Zjawisko to może być uwarunkowane istnieniem w bakteriocenozach mat efektywnych procesów związanych z rozwijaniem naturalnej oporności oraz oporności nabytej w wyniku horyzontalnego transferu genów. Specyficzną cechą bakteriocenoz mat była odporność bakterii na działanie promieniowania UVB, którą stwierdzono u ponad 80% szczepów. Wskazuje to na występowanie mechanizmów ochronnych i naprawczych decydujących o przeżyciu bakterii w okresie intensywnej insolacji. Najwyższą odporność posiadały: *Salinibacterium xinjiangense, Arthrobacter scleromae, Pedobacter sp.* i *Bosea lathyri*. Istotnym przystosowaniem do warunków polarnych, szczepów bakterii izolowanych z mat była ich odporność na zamarzanie. Intensywne wytwarzanie białek przeciwlodowych wykazano u szczepów: *Rhodococcus erythropolis, Flavobacterium tiangeerense, Pedobacter terrae* oraz *Bosea lathyri.* Zdolności antagonistyczne wykazywała większość wyizolowanych z mat szczepów. Również większość badanych szczepów wykazywała zdolność do adhezji. Oba typy oddziaływań mają decydujące znaczenie w kształtowaniu struktury mat mikrobialnych, charakteryzujących się dużym zagęszczeniem bakterii i występowaniem silnych interakcji międzykomórkowych. Wykazana korelacja pomiędzy aktywnością antagonistyczną a opornością na antybiotyki potwierdziła istnienie intensywnych oddziaływań w bakteriocenozie mat. Wyodrębniono grupę szczepów bakterii z rodzajów Agreia, Pseudomonas i Flavobacterium, które hamowały wzrost fitopatogenów oraz potencjalnych patogenów zwierząt i ludzi w tym: *Agrobacterium tumefaciens, Erwinia carotovora, Escherichia coli, Pseudomonas fluorescens i Staphylococcus aureus*. Szczepy bakterii, u których ujawniono unikatowe cechy, zdolność do wytwarzania: białek przeciwlodowych, barwników ochronnych oraz związków antybakteryjnych stanowią cenny materiał w aplikacyjnych badaniach biotechnologicznych i medycznych.

Uzyskane wyniki potwierdziły przyjętą hipotezę badawczą, że bakteriocenozy mat mikrobialnych rozwijają się jako wyspecjalizowane strukturalnie i funkcjonalnie ekosystemy, charakteryzujące się wysokim potencjałem metabolicznym i środowiskowym. Potwierdzono hipotezę Baas-Beckinga wskazującą na rolę czynników środowiskowych w selekcji komponentów biotycznych mat mikrobialnych. Polarne maty mikrobialne są dynamicznymi, samoregulującymi się układami mikrobiocenotycznymi, w których dynamika pierwotnej i wtórnej produkcji oraz biokonwersji i regeneracji biogenów jest zrównoważona.

ABSTRACT

THE BACTERIOCENOSES OF MICROBIAL MATS OF THE PROGLACIAL ZONE OF THE ECOLOGY GLACIER (KING GEORGE ISLAND, ANTARCTICA) - TAXONOMIC STRUCTURE AND PHYSIOLOGICAL POTENTIAL

Jakub Kowalik, MSc

Doctoral dissertation prepared under the supervision of Dorota Górniak, PhD, DSc
and Aleksander Świątecki, PhD, DSc.
Department of Microbiology and Mycology, Faculty of Biology and Biotechnology
University of Warmia and Mazury in Olsztyn

The goal of the conducted research was to understand the taxonomic structure and physiological potential of bacteriocenoses of microbial mats occurring in ephemeral aerial and lenitic reservoirs in the proglacial zone of the Ecology Glacier (King George Island). To achieve the main objective, specific objectives were set, as stated below: a) metagenomic taxonomic analysis of the bacteriocenosis of the tested microbial mats in relation to the structure of the soil microbiota, b) isolation and molecular identification of heterotrophic strains of bacteria derived from microbial mats; creating a strain bank, c) phenotypic "fingerprinting"; analysis of the metabolic potential of bacterial strains, d) determination of the environmental potential of isolates: growth conditions, resistance to freezing and UV radiation, antagonistic effects and bactericidal properties, ability to adhere and form a biofilm, and antibiotic resistance. Metagenomic data of the tested microbial mats made it possible to identify bacteria belonging to 12 phyla. A characteristic feature of the bacteriocenoses of the studied mats was the high abundance of blue-green algae belonging to the genus Phormidium, which accounted for over 60% of the identified sequences. The second group in terms of frequency were bacteria belonging to the Proteobacteria phylum, which accounted for over 20% of the identified sequences. Among the remaining taxa, bacteria belonging to the phyla: Verrucomicrobia, Actinobacteria and Bacteroidetes prevailed. Compared to the stream mats, the number of Actinobacteria, Planctomycetes, Verrucomicrobia and TM7 sequences was several times higher in the astatic reservoirs. The main environmental factors correlated with the taxonomic structure of the bacteriocenoses of mats were the physicochemical and hydrological properties of water. In the flowing, oligotrophic waters of the streams, a structurally limited bacteriocenosis of mats developed. A more complex taxonomic composition occurred in mats developing in astatic reservoirs, characterized by a higher concentration of organic and mineral matter. Taxonomically, rich assemblages of bacteria belonging to 22 phyla were found in the soils. A structural interdependence was found between mats and soil bacteriocenoses. At the phylum level, all the bacterial communities which make up the mat microbiomes were also found in soils. The obtained results confirmed the formulated research hypothesis assuming the important role of soil bacteriocenosis, which affects the structure and development of microbial mats in the process of migration and colonisation of aquatic environments.

The bacterial strains derived from the microbial mats were characterized by significant physiological activity and a wide metabolic potential, enabling the use of various substrates. Numerous strains showed the ability to utilize mono- and disaccharides, sugar alcohols, sugar acids, as well as amino acids and proteins. Statistically, higher activity was found in strains isolated from stream mats. This is important in the development of these microbiocenosis in low-trophic environments. *Arthrobacter psychrochitiniphilus, Rodoferax ferrireducens, Pseudomonas azotoformans* and *Pseudomonas poae* had a particularly high biochemical potential. The tests of microbial mats showed the presence of numerous bacteria resistant to toxic compounds and antibiotics, among which multi-antibiotic-resistant strains constituted a significant group. This phenomenon may be conditioned by the existence in mat bacteriocenoses of effective processes related to the development of natural resistance and resistance acquired as a result of horizontal gene transfer. A specific feature of mat bacteriocenoses was the resistance of bacteria to UVB radiation, which was found in over 80% of the strains. This indicates the presence of protective and repair mechanisms which determine the survival of bacteria during the period of intensive insolation. The highest resistance was found in: *Salinibacterium xinjiangense, Arthrobacter scleromae, Pedobacter sp.* and *Bosea lathyri*. An important adaptation to polar conditions of bacterial strains isolated from mats was their resistance to freezing. Intensive production of anti-ice proteins was demonstrated in the following strains: *Rhodococcus erythropolis, Flavobacterium tiangeerense, Pedobacter terrae* and *Bosea lathyri*. The majority of strains isolated from mats showed antagonistic abilities. Also, most of the tested strains showed the ability to adhere. Both types of interactions are of decisive importance in shaping the structure of microbial mats, characterised by a high density of bacteria and strong intercellular interactions. The demonstrated correlation between the antagonistic activity and resistance to antibiotics confirmed the existence of intensive interactions in the bacteriocenosis of mats. A group of bacterial strains from the genera *Agreia, Pseudomonas* and *Flavobacterium* was isolated, which inhibited the growth of phytopathogens and potential pathogens of animals and humans, including *Agrobacterium tumefaciens, Erwinia carotovora, Escherichia coli, Pseudomonas fluorescens* and *Staphylococcus aureus.* Strains of bacteria with unique features, the ability to produce anti-ice proteins, protective dyes and antibacterial compounds are valuable material in biotechnological and medical application research.

The obtained results confirmed the adopted research hypothesis: bacteriocenoses of microbial mats develop as structurally and functionally specialised ecosystems, characterised by a high metabolic and environmental potential. The Baas-Becking hypothesis indicating the role of environmental factors in the selection of biotic components of microbial mats was confirmed. Polar microbial mats are dynamic, self-regulating microbiocenotic systems in which the dynamics of primary and secondary production as well as bioconversion and regeneration of nutrients are balanced.

1. Wstęp

Kontynent Antarktyczny otoczony morską Antarktyką jest rejonem, który od wielu dziesięcioleci budzi ogromne zainteresowanie zarówno gremiów naukowych, jak również społeczności międzynarodowej. Związane z „Globalną zmianą" zjawiska, szczególnie wyraźnie zaznaczają się w rejonach polarnych, które są swoistym „hot spot" tych procesów. Antarktyda jest jedynym kontynentem poddanym jurysdykcji międzynarodowej, określonej przepisami Traktatu Antarktycznego (UKŁAD ANTARKTYCZNY 1961). Zgodnie z zapisami Traktatu w rejonie morskiej i kontynentalnej Antarktyki możliwe jest jedynie prowadzenie badań naukowych oraz podejmowanie działań związanych z szeroko pojętą ochroną przyrody. W rejonie Antarktydy i okalających ją wysp zlokalizowanych jest ok. 130 międzynarodowych stacji badawczych, które są miejscem pracy dla kilku tysięcy naukowców. Polska dysponuje dwoma funkcjonującymi stacjami naukowymi: całoroczną Polską Stacją Antarktyczną im. Henryka Arctowskiego (Ryc. 1) zlokalizowaną na Wyspie Króla Jerzego (Szetlandy Płd., Antarktyka Zachodnia) oraz letnią Stacją im. Antoniego Bolesława Dobrowolskiego położoną w Oazie Bungera (Antarktyda Wschodnia) pracującą sporadycznie.



Rycina 1. Polska Stacja Antarktyczna im. Henryka Arctowskiego (*fot. D. Górniak*)
Figure 1. Arctowski Polish Antarctic Station

Półwysep Antarktyczny i przylegające do niego wyspy są obszarem, na którym najwyraźniej zaznaczają się zmiany środowiskowe wywołane m. in. globalnym ociepleniem. Prowadzony od szeregu lat monitoring warunków klimatycznych tego rejonu wskazuje na sukcesywny wzrost temperatury powietrza, co jest jednym z istotnych wskaźników „Globalnej zmiany" (MOJICA-MONCADA I IN. 2021).

Najbardziej spektakularną i dramatyczną konsekwencją wzrostu temperatury w rejonach polarnych jest topnienie i rozpad lodowców. Przykładem takich zjawisk może

być nasilony proces deglacjacji, zlokalizowanego w pobliżu Polskiej Stacji Antarktycznej (Wyspa Króla Jerzego), Lodowca Ekologii, który na przestrzeni 80 lat cofnął się o ok. 600 m. Uwolnione od lodu obszary stanowią przestrzeń intensywnych badań biologicznych, w tym również mikrobiologicznych (ZDANOWSKI I IN. 2013; CIESIELSKI I IN. 2014; GRZESIAK. IN. 2015A, 2015B; ZNÓJ I IN. 2022). Powstające w strefie proglacjalnej nowe ekosystemy, zarówno wodne, jak i lądowe umożliwiają prowadzenie wartościowych badań dotyczących między innymi sukcesji pierwotnej, procesów glebotwórczych, rozwoju mat mikrobialnych i bioprospekcji. Badania w tym zakresie mają istotną wartość poznawczą, prognostyczną i aplikacyjną. Powstające z topniejących lodowców masy wody, tworzą sieć efemerycznych cieków i lenitycznych zbiorników, skolonizowanych przez liczne populacje autotroficznych i heterotroficznych mikroorganizmów (KRUCON IN. 2021). Bardzo prosta struktura nowo utworzonych ekosystemów umożliwia formułowanie i testowanie wielu hipotez dotyczących m.in: procesów kolonizacji, dynamiki biocenozy, konkurencji międzygatunkowej.

O unikalności przyrodniczej kontynentalnej Antarktydy i przylegających wysp, w zasadniczym stopniu decydują ekstremalne warunki środowiskowe. Szczególnie istotne znaczenie ma niska temperatura, intensywna insolacja i oddziaływanie promieniowania UV oraz ograniczona dostępność płynnej wody (ORDENES-AENISHANSLINS I IN. 2016; LAMBRECHTS I IN. 2019). Biocenoza lądowej Antarktyki ograniczona jest do organizmów przystosowanych do życia w tych ekstremalnych warunkach. Prowadzone od kilkudziesięciu lat badania biocenotyczne ekosystemów polarnych dotyczą głównie: drobnoustrojów (wirusów, bakterii i archeonów), protistów, grzybów, porostów i wątrobowców, roślin naczyniowych oraz zwierząt bezkręgowych (NKEM I IN. 2006; ROJAS I IN. 2009; WONG I IN. 2011; MIECZAN I TARKOWSKA-KUKURYK 2014; ALSTRUP I IN. 2018; CALLEJAS I IN. 2018; PERSHINA I IN. 2018; HALICI I IN. 2022; MIODUCHOWSKA 2021; THOMPSON 2021; PANDOURSKI I IN. 2022; VEGA I IN. 2022; GRZESIAK I IN. 2021, ZNÓJ I IN. 2022). Badania dotyczą również kręgowców, głównie ptaków i morskich ssaków, zasiedlających latem kontynent Antarktyczny oraz przybrzeżne wyspy (PANASIUK I IN. 2020; LANUSSE I IN. 2022).

Prowadzone od początku dwudziestego wieku badania mikrobiologiczne w rejonie obszarów polarnych dotyczą głównie mikrobiocenoz środowisk wodnych i glebowych, lodowców i atmosfery. Szczególne zainteresowanie badaczy budzą obszary proglacjalne powstałe w wyniku intensyfikacji procesów deglacjacji (GRZESIAK I IN. 2009; PEARCE I IN. 2009; ANESIO I IN. 2012; ZDANOWSKI I IN. 2013; STANISH I IN. 2013; GRZESIAK I IN.

2015A; KOO I IN. 2017; KRUCON I IN. 2021). Jak wykazały badania, różnorodne grupy mikroorganizmów posiadają szereg strukturalnych i funkcjonalnych przystosowań, które umożliwiają dobrą adaptację do ekstremalnych warunków panujących w rejonach polarnych. Niska temperatura panująca na tych obszarach i związane z nią zjawisko zamarzania i rozmarzania jest czynnikiem szczególnie limitującym przeżycie drobnoustrojów. Tylko dobrze zaadaptowane mikroorganizmy są w stanie rozwijać się w tych warunkach termicznych. Niska temperatura oddziałuje na większość elementów tworzących struktury komórkowe oraz wpływa na wszystkie procesy fizjologiczne i metaboliczne (D'AMICO I IN. 2006). Istotne znaczenie w tych warunkach termicznych ma zachowanie stabilności oraz odpowiedniej płynności błony komórkowej, co jest warunkiem prawidłowego i efektywnego transportu błonowego oraz sprawnego przebiegu szlaków katabolicznych. Obniżenie sprawności procesu replikacji materiału genetycznego bezpośrednio wpływa na wydłużenie czasu podziałów komórkowych. Podobnie kluczowe znaczenie, w funkcjonowaniu mikroorganizmów w niskich temperaturach, ma prawidłowy przebieg procesów transkrypcji i translacji (D'AMICO I IN. 2006).

Psychrofile stanowią dominującą grupę mikroorganizmów występujących w „globalnym mikrobiomie" Ziemi (SIDDIQUI I IN. 2013). Większość przestrzeni zajmowanej przez środowiska naturalne, zarówno wodne jak lądowe, charakteryzuje się temperaturą nie przekraczającą 5^{o}C. Te zimne środowiska kolonizowane są przez liczne populacje prokariotycznych drobnoustrojów (MARGESIN I MITEWA 2011). W biosferze Ziemi psychrofile są dominującą grupą odpowiedzialną za procesy związane z biodegradacją i biokonwersją związków organicznych oraz krążeniem makro- i mikroelementów (LOPERENA I IN. 2012; VALDESPINO-CASTILLO I IN. 2018; WONG I IN. 2018). W utrzymaniu homeostazy ekosystemów naturalnych szczególnie istotne znaczenie mają procesy regeneracji związków biogennych, fosforu, azotu i siarki. Najważniejszym wyróżnikiem zimnolubnych drobnoustrojów jest ich tolerancja termiczna, która u eurypsychrofili jest stosunkowo szeroka i waha się od 0 do 20^{o}C (MARGESIN I MITEVA 2011), a u stenopsychrofili jest bardzo wąska, mieszcząca się w okolicach zera (RAYMOND-BOUCHARD I ALTSHULER 2018). Wiedza na temat mikroorganizmów zasiedlających zimne, ekstremalne środowiska jest ciągle niekompletna i dotyczy stosunkowo wąskiej grupy prokariotów. Powodem tych ograniczeń są głównie trudności metodologiczne, m. in. konieczność stosowania właściwie opracowanych technik badawczych. W przypadku ekstremofilnych psychrofili

częstym wymogiem są hodowle drobnoustrojów na pożywkach dostosowanych do indywidualnych potrzeb troficznych. Ponadto w przypadku eurypsychrofili, konieczne jest prowadzenie, zazwyczaj długotrwałych, a w niektórych przypadkach wielodniowych, a nawet wielotygodniowych hodowli. Wprowadzone w latach dwutysięcznych, ciągle doskonalone, a obecnie powszechnie dostępne techniki molekularne, w istotny sposób uzupełniają wiedzę o psychrofilach. Dotychczasowe badania wykazały, że ponad 80% potwierdzonych molekularnie gatunków nie namnaża się na pożywkach (LAMBRECHTS I IN. 2019).

Unikatowe właściwości mikroorganizmów psychrofilnych dotyczące struktur komórkowych oraz cech metabolizmu, umożliwiające optymalny rozwój w ekstremalnych środowiskach, mają zazwyczaj charakter trwały i znajdują odzwierciedlenie w genomie. Technologie „omiczne" umożliwiają badanie potencjału strukturalnego, fizjologicznego i biochemicznego psychrofili należących do niehodowalnej puli drobnoustrojów. Ta nowoczesna metodologia jest szczególnie przydatna w badaniach dotyczących horyzontalnego transferu genów. FENG I IN. (2014) wykazali, że dzięki mobilnym elementom genetycznym, głównie plazmidom i bakteriofagom możliwe jest rozprzestrzenienie się cech w konsorcjach mikrobialnych. Wykazano, że horyzontalny transfer genów (HGT ang. horizontal gene transfer) ma istotne znaczenie w redystrybucji cech związanych z syntezą czynników krioprotekcyjnych u ekstremalnych psychrofili (CARUSO I IN. 2018).

Adaptacja psychrofilnych drobnoustrojów do niskich temperatur ma charakter wielopłaszczyznowy i dotyczy różnych aspektów związanych z biologią komórki. Szczególnie istotne znaczenie mają adaptacje fizjologiczne i metaboliczne. Obniżenie lepkości cytozolu w niskiej temperaturze jest kompensowane przez zimnolubne drobnoustroje poprzez produkcję specyficznych psychrozymów przystosowanych do prowadzenia katalizy w takich warunkach (HAMID I IN. 2022). W licznych badaniach potwierdzono znaczenie białek szoku zimna, które produkowane są przez psychrofile w środowiskach o ujemnej temperaturze (LORV I IN. 2014; MUÑOZ I IN. 2017). Białka te umożliwiają przeżycie komórkom w skrajnie niskich temperaturach, a jednocześnie stabilizują metabolizm komórkowy (FELLER 2013). Ważną rolę krioprotekcyjną pełnią białka przeciwlodowe (AFP ang. antifreeze proteins), charakteryzujące się zróżnicowanym działaniem (GILBERT I IN. 2004; MUÑOZ I IN. 2017; DELESKY I IN. 2022). Niektóre z tych białek działają wewnątrzkomórkowo hamując proces tworzenia kryształów lodu, które mogłyby uszkadzać komórkę. Inne grupy białek

zewnątrzkomórkowych, tzw. białka nukleacyjne stymulują tworzenie dużych kryształów lodu, co zapobiega ich wnikaniu do wnętrza komórki. Badania wielu autorów, m. in. REID I IN. (2006) oraz CARUSO I IN. (2018) wskazują na znaczenie wydzielanych pozakomórkowo polimerów (EPS ang. extracellular polymeric substances), głównie egzopolisacharydów jako ważnych czynników krioprotekcji. Wykazano również znaczenie barwników błonowych, głównie karotenoidów w odporności mikroorganizmów na zamarzanie (CHATTOPADHYAY 2002, 2006; DIESER I IN. 2010; VILA 2019).

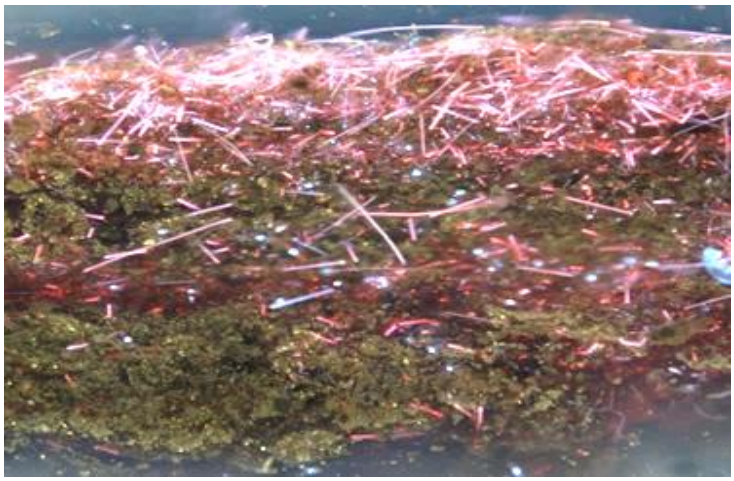
W środowiskach ekstremalnych, w tym również lądowych ekosystemach polarnych, drobnoustroje często rozwijają się w postaci heterogennych agregatów, biofilmów i mat mikrobialnych (SOLÉ I IN. 2008; DE LOS RIOS I IN. 2015; KOO I IN. 2017; PRIETO-BARAJAS I IN. 2018). Tworzenie tych złożonych biostruktur uwarunkowane jest występowaniem komplementarnych procesów opartych na interakcjach zachodzących pomiędzy różnymi grupami drobnoustrojów oraz drobnoustrojami a kolonizowanymi biotycznymi i abiotycznymi powierzchniami. Według BERNEGO I IN. (2018) drobnoustroje mogą wiązać się z powierzchniami utworzonymi na granicy faz: cieczy i ciała stałego, gazu i ciała stałego, jak również gazu i cieczy. Tego typu powierzchnie występują powszechnie w środowiskach naturalnych, wodnych i glebowych.

W środowiskach ekstremalnych, kolonizacja stabilnych powierzchni jest szeroko rozpowszechniona wśród drobnoustrojów i stanowi jedną z podstawowych strategii umożliwiających im realizację różnorodnych potrzeb. Adhezja ma kluczowe znaczenie w kolonizacji biotycznych i abiotycznych powierzchni. W przypadku środowisk naturalnych adhezja jest procesem wieloetapowym, na który składa się: pasywny lub aktywny ruch w kierunku powierzchni, rozpoznanie jej właściwości fizykochemicznych i w końcowym etapie wiązanie się z docelową powierzchnią (GARRETT I IN. 2008). W licznych badaniach wykazano, że zadherowane mikroorganizmy mają przewagę nad formami planktonicznymi w pozyskiwaniu substratów pokarmowych, co przekłada się na stabilność reprodukcyjną i ekspansję gatunku oraz wyższą odporność na niekorzystne czynniki środowiska (HARPER I IN. 2014; SEILER I IN. 2017; DOYTCHINOV I DIMOV 2022). Zazwyczaj dwuetapowy proces adhezji, odwracalnej i nieodwracalnej, uwarunkowany jest sumą wielu fizycznych, chemicznych i biologicznych zjawisk zachodzących w danym środowisku (DELRIO I IN. 2005; GARRETT I IN. 2008; RENNER I WEIBEL 2011; KWON I IN. 2019; LEE I IN. 2018). Jednym z zasadniczych czynników decydujących o efektywności procesu adhezji są wyspecjalizowane struktury i związki występujące na

powierzchni komórek określane wspólnym terminem adhezyn. W obszernym piśmiennictwie naukowym opisano szczegółowo różnorodne formy adhezyn stanowiących głównie komponenty osłon komórkowych, do których należą specyficzne białka, glikopeptydy i glikopolimery (KLEM I IN. 2000; OFEK I IN. 2006; KLINE I IN. 2009). Skład chemiczny adhezyn, zazwyczaj unikatowy dla poszczególnych szczepów bakterii, jest ważnym markerem taksonomicznym. Ważną rolę, zarówno w pierwotnej, odwracalnej, jak również wtórnej, nieodwracalnej adhezji, pełnią pilusy, będące strukturalnymi formami adhezyn (SOTO I IN. 1999; NUCCIO I BAUMLER 2007; WERNEBURG I THANASSI 2018). Liczne badania wykazały, że właściwości adhezyjne drobnoustrojów mogą ulegać częstej modyfikacji, co jest związane głównie z presją środowiskową i rozbudową genomu w wyniku horyzontalnego transferu genów (GARRETT I IN. 2008; ACHINAS I IN. 2019; BREMER I KRÄMER 2019; KARAGULYAN I IN. 2022). W dynamice tworzenia, rozwoju i stabilizacji mat mikrobialnych zjawiska adhezji mają kluczowe znaczenie.

Specyfiką środowisk ekstremalnych jest występowanie drobnoustrojów w zagregowanych układach, najczęściej w postaci mat mikrobialnych. Konglomeraty różnorodnych grup drobnoustrojów, często tworzą samowystarczalne, autonomiczne ekosystemy. Mikroorganizmy należące do różnych poziomów troficznych zdolne są do fotolitotroficznej lub chemolitotroficznej asymilacji dwutlenku węgla, heterotroficznego rozkładu związków organicznych oraz regeneracji biogenów (SABBE I IN. 2004; PEETERS I IN. 2012; KOO I IN. 2017; PRIETO- BARAJAS I IN. 2018; SOHM I IN. 2020). Liczne badania potwierdziły powszechność występowania tych konsorcjów w środowiskach wodnych i lądowych regionów polarnych oraz ich dominujący udział w ogólnej biomasie mikrobiomu polarnego (QUESADA I IN. 2008). Autonomiczność mat mikrobialnych oparta jest głównie na powiązaniu szeregu procesów produkcji pierwotnej i wtórnej oraz regeneracji materii (GRÜNKE I IN. 2012; ROCHERA I IN. 2013; DE LOS RIOS I IN. 2015; GOMEZ-SAEZ 2017). Maty są układami przestrzennymi o wyraźnie zaznaczonej stratyfikacji, których grubość zazwyczaj waha się od kilkudziesięciu mikrometrów do kilkudziesięciu milimetrów (Ryc. 2). Strukturalne uwarstwienie dobrze rozwiniętych mat mikrobialnych jest odzwierciedleniem wertykalnych gradientów czynników środowiskowych, zarówno fizycznych jak również chemicznych. Szczególnie istotne znaczenie mają m. in. dodatnie gradienty natlenienia i stężenia związków organicznych oraz ujemne gradienty pH i stężenia mineralnych form nutrientów (PRIETO-BARAJAS I IN. 2018). Sukcesja ekologiczna jest zasadniczym mechanizmem decydującym o strukturze

biocenozy tych mikroekosystemów. Rozkład przestrzenny mikroorganizmów należących do poszczególnych poziomów funkcjonalnych maty jest uwarunkowany głównie typem produkcji pierwotnej. W zdominowanych przez fotoautotrofy matach organizmy te występują na powierzchni, natomiast heterotrofy zasiedlają jej głębsze warstwy. Maty mikrobialne są układami stale doskonalącymi swój skład, co zapewnia im wysoką elastyczność odpowiadającą warunkom środowiskowym. GONZALES-ROCHA I IN. (2017) zasugerowali, że maty mikrobialne środowisk ekstremalnych rozwijają się zgodnie z hipotezą Baas-Beckinga zakładającą, że „wszystko jest wszędzie ale środowisko wybiera". SKÁCELOVÁ (2014) oraz JUNGBLUT I IN. (2016) podkreślają rolę „wewnętrznego" środowiska mat w kreowaniu właściwości tych mikroekosystemów.



Rycina 2. Mikroskopowa struktura maty mikrobialnej (przekrój poprzeczny, barwienie DAPI)
Figure 2. Microscopic structure of a microbial mat (cross section, DAPI staining)

Charakterystycznym komponentem dojrzałych mat mikrobialnych są wydzielane przyżyciowo związki egzopolimerowe (EPS), złożone głównie z polisacharydów, białek oraz kwasów nukleinowych (COSTA I IN. 2018). Związki te tworzą środowisko pozakomórkowe maty, tzw. macierz, która spaja konsorcja drobnoustrojów, a jednocześnie umożliwia właściwy przebieg procesów związanych z ich różnorodnymi funkcjami. Macierz stabilizuje mikrobiocenozę chroniąc ją przed oddziaływaniem niekorzystnych warunków środowiskowych, w tym m.in.: ekstremalnymi wartościami pH i promieniowania UV, zamarzaniem, hipertonicznością, czy też oddziaływaniem bakteriożernych pierwotniaków i bakteriolitycznych fagów. Silnie uwodnione egzopolimery tworzą środowisko umożliwiające zarówno koncentrację jak również efektywną redystrybucję związków pokarmowych. Podkreśla się znaczenie macierzy

w procesach horyzontalnego transferu genów i sygnalizacji międzykomórkowej *quorum sensing* (GRÜNKE I IN. 2012; ROCHERA I IN. 2013; RIOS I IN. 2015; GOMEZ-SAEZ 2017).

W zazwyczaj heterogennych mikrobiocenozach mat mikrobialnych rozwijają się zespoły mikroorganizmów należących do różnych grup funkcjonalnych, pomiędzy którymi tworzą się złożone układy interakcji zarówno pozytywnych, amensalistycznych, jak również negatywnych, głównie antagonistycznych (LONG I IN. 2013; CAMPBELL I IN. 2020). Zróżnicowane interakcje międzykomórkowe decydują o zrównoważonym funkcjonowaniu ekosystemu, który zapewnia stabilność strukturalną i sprawność funkcjonalną mat mikrobiologicznych.

Kluczową rolę w dynamicznej równowadze funkcjonalnej mat mikrobialnych pełni zrównoważony obieg węgla, a szczególnie procesy związane z asymilacją dwutlenku węgla (MOORHEAD I IN. 2005; ALMELA I IN. 2019). W środowiskach naświetlonych podstawową rolę w tym procesie pełnią fotoautotroficzne bakterie oraz eukariotyczne jednokomórkowe glony, głównie okrzemki (ROCHERA I IN. 2013; RIOSO I IN. 2015; KOO I IN. 2017, ZĘBEK 2021). Zazwyczaj to fotoautotroficzne mikroorganizmy inicjują kolonizację docelowych powierzchni. Rozwijająca się mata jest sukcesywnie wzbogacana przez kolejne grupy mikroorganizmów (PRIETO-BARAJAS I IN. 2018). Sekwencja wprowadzanych do pierwotnej mikrobioty mat, wtórnych kolonizatorów uwarunkowana jest wieloma czynnikami: parametrami zewnętrznego i wewnętrznego środowiska maty, stopniem rozwoju maty, międzykomórkowymi interakcjami oraz dostępnością kolonizowanej powierzchni. Intensywność produkcji pierwotnej decyduje o strukturalnej złożoności rozwijającej się maty mikrobialnej i tworzeniu w jej obrębie kolejnych funkcjonalnych poziomów: zespołów organizmów heterotroficznych, fotoheterotroficznych oraz chemolitotroficznych (VAN-TRAPPEN I IN. 2002; VALDESPINO-CASTILLO I IN. 2018; SOHM I IN. 2020). Dekompozycja partykularnej (POM – ang. particulate organic matter) i rozpuszczonej materii organicznej (DOM – ang. dissolved organic matter) oraz regeneracja głównych form biogenów: azotu, siarki i fosforu ma kluczowe znaczenie w stabilnym funkcjonowaniu biocenozy maty (VARIN I IN. 2010; VALDESPINO-CASTILLO I IN. 2018; ISAJI I IN. 2019; DILLON I IN. 2020).

Maty mikrobialne rozwijające się w zimnych lądowych środowiskach polarnych są przedmiotem intensywnych badań (SABBE I IN. 2004; PEETERS I IN. 2012; JUNGBLUT I IN. 2016; CALLEJAS I IN. 2018). Środowiska te charakteryzują się nie tyko niskimi temperaturami ale również wysokim natężeniem promieniowania UV i małą dostępnością wody w glebie. Ponadto śródlądowe środowiska wodne charakteryzują się

zazwyczaj bardzo niską trofią. Selektywność tych czynników decyduje, że jedynie mikroorganizmy przystosowane do takich warunków mogą się w nich rozwijać. Badania polarne, wykazały występowanie w matach mikrobialnych dość zbliżonego zestawu kluczowych mikroorganizmów należących do typów: Cyanobacteria, Chloroflexi, Proteobacteria, Actinobacteria, Bacteroidetes i Firmicutes (RAMOS I IN. 2017; PRIETO-BARAJAS I IN. 2018; VALDESPINO-CASTILLO I IN. 2020). W polarnych matach mikrobialnych antarktycznych istotnymi i stałymi elementami biocenozy tych ekosystemów są również przystosowane do tych warunków nieliczne grupy taksonomiczne pierwotniaków, zooplanktonu skorupiakowego, niesporczaków, nicieni i skąposzczetów (HANSSON I IN. 2012; MIECZAN I IN. 2014, 2016; WADA I IN. 2022).

W heterogennych układach biocenotycznych mat mikrobialnych, ważnym czynnikiem, który kształtuje strukturę tych konsorcjów są oddziaływania międzykomórkowe zachodzące na poziomie gatunku, grupy funkcjonalnej oraz całej mikrobioty. Suma pozytywnych i negatywnych interakcji decyduje o dynamice rozwoju mikrobioty skolonizowanego środowiska (LONG I IN. 2013; SLATTERY I LESSER 2017). Przy ograniczonych zasobach środowiska, interakcje pokarmowe są szczególnie silnie zaznaczone (ALMELA I IN. 2019). Aktywność metaboliczna drobnoustrojów z poszczególnych poziomów troficznych mikrobiocenozy: producentów, konsumentów i reducentów, uczestniczących w tworzeniu bazy pokarmowej i jej biokonwersji ma kluczowe znaczenie w utrzymaniu równowagi dynamicznej tych ekosystemów oraz efektywności funkcjonowania pętli mikrobiologicznej (VELÁZQUEZ I IN. 2017).

Reakcje antagonistyczne są jednymi z najbardziej pierwotnych form interakcji zachodzących pomiędzy drobnoustrojami w matach mikrobialnych (PÉREZ-GUTIÉRREZ I IN. 2012; AGUIRRE-VON-WOBESER 2015; NÚÑEZ-MONTERO I BARRIENTOS 2018; PETERSON I IN. 2020). Poszczególne grupy drobnoustrojów rywalizują o te same zasoby, wykorzystując różnorodne formy oddziaływań zarówno pasywnych, jak również aktywnych. Pasywne formy rywalizacji związane są głównie z dynamicznym oddziaływaniem na środowisko przy pozyskaniu dostępnych zasobów pokarmowych. Wyższa i bardziej zróżnicowana, niż konkurencyjne drobnoustroje, aktywność fizjologiczna, pozwala efektywniej utylizować dostępne substraty pokarmowe. Kluczowe znaczenie w tej formie konkurencyjnych oddziaływań odgrywa potencjał genetyczny umożliwiający regulację metabolizmu dostosowaną do warunków panujących w zajmowanej przestrzeni. Zaliczane do r-strategów drobnoustroje o takich właściwościach, charakteryzują się zazwyczaj szybką i efektywną mobilizacją procesów

metabolicznych i fizjologicznych, przy fluktuacji dostępnych zasobów ekosystemowych (ANDREWS I HARRIS 1986).

Obok rywalizacji biernej, ograniczonej do konkurencji o zasoby, wiele drobnoustrojów żyjących w heterogennych bakteriocenozach mat mikrobialnych, wykształciło różnorodne mechanizmy aktywnej rywalizacji. Podstawą tej strategii jest wytwarzanie związków i struktur, oddziałujących bakteriostatycznie lub bakteriobójczo na konkurencyjne zespoły mikroorganizmów (PETERSON I IN. 2020). Jak wykazały dotychczasowe badania, bakterie dysponują bardzo szeroką paletą różnorodnych związków, które są wykorzystywane w antagonistycznych oddziaływaniach międzykomórkowych (VAN BELKUM I IN. 2011; COTTER IN. 2013; GRAÇA I IN. 2016; MULLIS I IN. 2019). Podstawową, a jednocześnie najliczniejszą grupę związków antybakteryjnych stanowią antybiotyki, charakteryzujące się zróżnicowaną budową chemiczną, odmiennymi mechanizmami działania oraz zróżnicowaną selektywnością. Prowadzone badania wykazały, że znaczna część autochtonicznej mikrobioty środowisk naturalnych, ma zdolność do produkcji antybiotyków, które są wykorzystywane przez te drobnoustroje w reakcjach antagonistycznych (CLARDY I IN. 2009)

Ważną rolę w reakcjach antagonistycznych pełnią również, wytwarzane bez translacji antybiotyki oligopeptydowe (SUBRAMANIAN I SMITH 2015; PETERSON I IN. 2020). Istotną grupę metabolitów, wykorzystywanych przez drobnoustroje, stanowią wytwarzane egzotoksyny i toksyczne enzymy. Antybiotyki i substancje toksyczne mogą wywoływać u wrażliwych bakterii subletalne lub letalne uszkodzenia struktur komórkowych oraz zaburzenia procesów fizjologiczno-metabolicznych. Szczególnie istotna jest destabilizacja osłon komórkowych prowadząca zazwyczaj do śmierci komórki. Wnikające do wnętrza komórek toksyny często dokonują rozległych zaburzeń podstawowego metabolizmu, jak również hamują replikację materiału genetycznego i jego ekspresję, co w konsekwencji wstrzymuje podziały komórkowe.

W obrębie mat mikrobialnych, podstawową rolę w oddziaływaniach antagonistycznych pełnią reakcje zachodzące pomiędzy komórkami będącymi w bezpośrednim kontakcie. Ważną rolę w tych oddziaływaniach pełnią bakteriocyny - charakteryzujące się wysoką toksycznością związki białkowe. Dotychczasowe badania wykazały wytwarzanie bakteriocyn przez liczne szczepy należące do typów Cyanobacteria, Actinobacteria, Bacteroidetes, Firmicutes, Proteobacteria i Thermotogae (SUBRAMANIAN I SMITH 2015; CHEN I IN. 2020, PETERSON I IN. 2020). Charakterystyczną cechą tych związków jest wysoka selektywność ich oddziaływań antagonistycznych.

Bakteriocyny najczęściej są wydzielane przez drobnoustroje bezpośrednio do środowiska. Dotychczas opisano jedenaście grup funkcjonalnych takich związków (PETERSON I IN. 2020). Drugą grupę bakteriocyn stanowią duże białka związane z powierzchnią komórki, których mechanizm działania oparty jest na bezpośrednim kontakcie z docelowym organizmem. Wspólną cechą tej formy bakteriocyn jest ich bardzo wąski zakres oddziaływania, ograniczony zazwyczaj do mikroorganizmów z wybranej grupy taksonomicznej. Ze względu na mechanizm działania oraz specyfikę docelowych grup drobnoustrojów opisano dotychczas osiem grup funkcjonalnych tego typu związków. Niektóre z bakteriocyn, np. T6SS tworzą skomplikowane systemy sekrecyjne umożliwiające wprowadzanie toksyn bezpośrednio do atakowanych komórek (COULTHURST 2019; SGRO I IN. 2019). Duże zagęszczenie drobnoustrojów w matach mikrobialnych sprzyja interakcjom tego typu.

Antybiotykoodporność drobnoustrojów występujących w środowiskach naturalnych, w tym również w środowiskach ekstremalnych jest szeroko opisywana w piśmiennictwie naukowym (AMBROŽIČ I IN. 2019; TALLADA I IN. 2021). Wskazuje się na dwa zasadnicze mechanizmy determinujące to zjawisko: naturalną oporność, będącą jednym z ważnych przystosowań bakterii rozwijających się w heterogennych mikrobiocenozach oraz oporność indukowaną będącą konsekwencją zanieczyszczeń środowiska komercyjnymi antybiotykami wykorzystywanymi, m. in. w medycynie i rolnictwie (GOTHWAL I SHASHIDHAR 2015; KRAEMER I IN. 2019; HWENGWERE 2022; LARSSON I FLACH 2022). Konsekwencją tych interakcji jest wykształcenie u licznych grup drobnoustrojów różnorodnych mechanizmów oporności. Wykorzystywane we współczesnych badaniach nowoczesne technologie umożliwiły opisanie molekularnych podstaw tych mechanizmów, a jednocześnie wyjaśnienie roli horyzontalnego transferu genów (HGT) w szerzeniu oporności w obrębie naturalnych mikrobiocenoz. Interesujących danych dostarczyły badania drobnoustrojów z izolowanych środowisk polarnych. Wśród mikroorganizmów, które zostały ożywione po kilku tysiącach lat hibernacji, występował wysoki zakres antybiotykoodporności również w stosunku do współczesnych komercyjnych antybiotyków (PAUN I IN. 2021). Antybiotykooporność drobnoustrojów indukowana zanieczyszczeniami środowiskowymi, jest problemem badawczym szeroko omawianym w piśmiennictwie naukowym (LARSSON I FLACH 2022; STANTON I IN. 2022). Występujące w konsorcjach bakteryjnych, różnorodne mechanizmy poziomego transferu genów (HGT), wpływają na szybkie i efektywne rozwijanie lekooporności całej mikrobioty (ABE I IN. 2020). Konsekwencją tych procesów jest,

potwierdzona w wielu badaniach, wielolekooporność licznych szczepów izolowanych ze środowisk naturalnych w tym polarnych (VAN GOETHEM I IN. 2018; MOROZOVA I IN. 2022).

Jedną z istotnych konsekwencji globalnego zanieczyszczenia atmosfery Ziemi, głównie chlorofluorowęglowodorami, jest rejestrowane od połowy lat osiemdziesiątych sukcesywne zmniejszenie się bariery ozonowej i wzrost oddziaływania promieniowania UV o kilkanaście procent (FARMAN I IN. 1985; BAI I IN. 2011). Promieniowanie ultrafioletowe docierające do powierzchni Ziemi zawiera w 95% promieniowanie UVA (315-400 nm), a pozostałą część stanowi w większości promieniowanie UVB (290-315 nm) oraz niewielkie ilości promieniowania UVC (40-290 nm) (MARIZCURRENA I IN. 2017). Wszystkie formy promieniowania ultrafioletowego niekorzystnie oddziałują na komórki. Wywoływane przez UVC zaburzenia w replikacji materiału genetycznego, poprzez tworzenie dimerów pirymidynowych, mają zazwyczaj letalny charakter w przypadku oddziaływania dużej dawki promieniowania. Ponadto UVC niszczy duże biomolekuły: białka i kwasy nukleinowe. UVB i w mniejszym zakresie UVA działają destrukcyjnie poprzez wytwarzanie bardzo reaktywnych związków tzw. wolnych rodników co prowadzi do stresu oksydacyjnego. Wszystkie formy promieniowania UV są czynnikami mutagennymi (AKIYAMA I IN. 1999). W rejonie Antarktydy od połowy lat osiemdziesiątych ubiegłego wieku obserwuje się zjawisko zanikania warstwy ozonowej- „dziury ozonowej", która w 2021 obejmowała obszar ok. 20 milionów kilometrów kwadratowych (HARTMANN 2022). Mikroorganizmy żyjące w środowiskach narażonych na oddziaływanie promieniowania UV wykształciły szereg mechanizmów zabezpieczających ich struktury przed degradującym działaniem promieniowania ultrafioletowego. Do mechanizmów tych należą, m.in. naprawy uszkodzeń materiału genetycznego oraz obniżenie poziomu stresu oksydacyjnego (CHEN I IN. 2009; MATALLANA-SURGET 2009; PAVLOPOULOU I IN. 2016).

Występujące na przedpolach cofających się lodowców gleby są przedmiotem intensywnych badań (ZDANOWSKI I IN. 2013; GÓRNIAK I IN 2017). Gleby zawierające luźny materiał mineralny, wodę, gazy oraz partykularne i rozpuszczalne formy materii organicznej i mineralnej, stanowią przestrzeń zasiedloną przez obfitą i zróżnicowaną biocenozę (COWAN I IN. 2014; VAN ES 2017; LEPANE I IN. 2018; LAMBRECHTS I IN. 2019). Strukturalna i funkcjonalna charakterystyka mikroorganizmów występujących w glebach jest szeroko omawiana w piśmiennictwie naukowym od wielu dziesięcioleci. Szczególne zainteresowanie naukowców dotyczy gleb środowisk ekstremalnych, w tym również

obszarów polarnych. Pierwsze badania opisujące mikroorganizmy występujące w glebach antarktycznych przeprowadzono na początku XX wieku (EKELÖF 1908). Współczesne badania związane z mikrobiologią gleb polarnych koncentrują się wokół trzech problemów: strukturalnej i funkcjonalnej charakterystyki mikrobiocenoz glebowych, ich udziału w produkcji gazów cieplarnianych oraz bioprospekcji i wykorzystania w aplikacjach biotechnologicznych i medycznych (BAJAJ I IN. 2015; LAMILLA I IN. 2016; ORDENES-AENISHANSLINS I IN. 2016). Rozwój mikrobiocenoz glebowych na obszarach polarnych jest uwarunkowany wieloma czynnikami. Suma oddziaływań tych czynników decyduje o strukturze i funkcjonalnych właściwościach mikroorganizmów zasiedlających to środowisko. Występowanie czynników o wartościach granicznych, m. in. mała dostępność wody, niska temperatura oraz ograniczona dostępność mineralnych i organicznych związków biogennych, wywiera selekcyjny wpływ na skład taksonomiczny bakteriocenozy (LEPANE 2018). Kluczowym procesem, decydującym o dynamice mikrobiocenoz glebowych jest asymilacja dwutlenku węgla. Proces ten w glebach antarktycznych związany jest z aktywnością różnych grup organizmów: roślin naczyniowych, mszaków i wątrobowców, eukariotycznych glonów, porostów oraz fotoautotroficznych i chemolitotroficznych bakterii i archeonów (GRZESIAK I IN. 2021, ZNÓJ I IN. 2021). W glebach Antarktyki rozwijają się nieliczne gatunki roślin naczyniowych *Deschampsia antarctica* i *Colobanthus quitensis*. W strefach ryzosferalnych tych roślin wykryto i opisano obfitą i różnorodną mikrobiotę (ZNÓJ I IN. 2021). Badania prowadzone na kontynencie Antarktycznym wykazały, że w niektórych pierwotnych glebach rola fotoautotrofów w produkcji pierwotnej może być bardzo ograniczona (ISLAM I IN. 2019). Badania molekularne wykazały występowanie w takich środowiskach chemoautotroficznych drobnoustrojów należących do typów AD3, WPS-2, dla których donatorem elektronów jest atmosferyczny wodór oraz tlenek węgla. Struktura taksonomiczna mikrobioty gleb antarktycznych jest przedmiotem licznych badań (BÖLTER 1996, 2011; GRZESIAK I IN. 2009; ZDANOWSKI I IN. 2013; GRZESIAK I IN. 2015; LYSAK 2018). Wykazano dominujące znaczenie bakterii należących do typów Cyanobacteria, Proteobacteria, Actinobacteria, Bacteroidetes i Firmicutes. Wśród archeonów dominującą grupę stanowią metanogenne drobnoustroje należące do typu Euryarcheota (PESSI I IN. 2015). Współcześnie jest to jeden z kluczowych problemów badawczych, związanych z „globalną zmianą".

Wieloaspektowa problematyka badawcza dotycząca funkcjonowania mikrobiocenoz ekosystemów polarnych jest szeroko rozwijana w ostatnich latach (PEETERS I IN. 2012;

MILLÁN-AGUIÑAGA I IN. 2015; GONZÁLEZ-ROCHA IN. 2017; JARA I IN. 2020). W ramach „klasycznych" badań podstawowych intensywnie prowadzone są prace naukowe dotyczące biologii mikroorganizmów zasiedlających zimne środowiska, należących do różnych poziomów troficznych: autotrofów i heterotrofów. Molekularne techniki badania genomu i ekspresji genów, m. in. techniki genomiczne, transkryptomiczne, proteomiczne i metabolomiczne, w istotny sposób uzupełniają dane pozyskiwane na podstawie klasycznych metod hodowlanych (TYTGAT I IN. 2014; CID I IN. 2017; CALLEJAS I IN. 2018; SWEETLOVE I IN. 2019). Komplementarność tych metod dostarcza wiarygodnych informacji o strukturze i funkcji zespołów bakteryjnych występujących w środowiskach polarnych. Wykazano, że drobnoustroje psychrofilne dysponują szeregiem unikatowych przystosowań, zarówno strukturalnych, jak również funkcjonalnych, umożliwiających im adaptację do zimna i rozwój w tych ekosystemach. Szczególnie istotne jest wyjaśnienie przebiegu kluczowych procesów ekosystemowych związanych z pierwotną i wtórną produkcją oraz regeneracją i krążeniem biogenów (ALCÁNTARA-HERNÁNDEZ I IN. 2014; VELAZQUES I IN. 2017; VALDESPINO-CASTILLO I IN. 2018; WONG I IN. 2018; STAL I IN. 2019). Jak wykazały badania w procesach tych uczestniczą mikroorganizmy dysponujące specyficznymi właściwościami, które adaptują je do zimna: np. poprzez produkcję białek przeciwlodowych oraz umożliwiają wysoką aktywność metaboliczną. Unikatowe cechy mikroorganizmów środowisk polarnych stanowią również przedmiot intensywnych badań aplikacyjnych oraz bioprospekcji. Bioprospekcja jest istotnym elementem komercjalizacji nauki oraz jej prawnych aspektów, w tym m. in. prawa patentowego. Dostosowanie tych działań do prawa międzynarodowego oraz założeń Traktatu Antarktycznego ma kluczowe znaczenie w prowadzeniu właściwej kontroli bioprospekcji prowadzonej przez korporacje biotechnologiczne i farmaceutyczne w rejonie Antarktyki, szczególni w kontekście ochrony wrażliwych ekosystemów polarnych oraz ochrony ich zasobów biologicznych (HUGHES I IN. 2015). Wykazano duży potencjał biotechnologiczny i medyczny licznych szczepów izolowanych ze środowisk polarnych. Szczególnie cenne są izolaty organizmów prokariotycznych zdolne do wytwarzania psychrozymów i substancji krioprotekcyjnych, barwników, substancji antybakteryjnych oraz innych wtórnych metabolitów stanowiących podstawę opracowania nowych leków (BIONDI I IN. 2008; LAMILLA I IN. 2016; ÓRDENES-AENISHANSLINS I IN. 2016; CARUSO I IN. 2018; NUNEZ-MONTERO I BARRIENTOS 2018; URBANEK I IN. 2018). Ważnych informacji w tym zakresie dostarczają badania metagenomiczne, które pozwalają ocenić potencjał metaboliczny badanych bakteriocenoz w aspekcie ich komercyjnego wykorzystania.

Ekstremalne warunki środowiskowe decydują o specyficznej strukturze ekosystemów polarnych i zasiedlających je mikrobiocenozach. Charakterystyczną cechą zespołów mikrobialnych, występujących w tych ekosystemach, jest ich wysoka strukturalna i funkcjonalna reaktywność na zmiany środowiskowe. Pozwala to na testowanie szeregu hipotez związanych m.in. z efektem globalnych zmian klimatycznych, np. wyjaśnieniem mechanizmów związanych z uaktywnieniem i przyspieszeniem procesów metanogenezy w rozmrożonych środowiska (VISHNIVETSKAYA I IN. 2018). Jak wykazały badania, maty mikrobialne są bardzo dobrym modelem umożliwiającym formułowanie i testowanie hipotez dotyczących funkcjonowania pierwotnych ekosystemów, ewolucji życia na Ziemi, czy też występowania życia poza naszą planetą, w przeszłości oraz współcześnie (DEMING 2002; GUERRERO I IN. 2002; PAERL I IN. 2000; TINDALL 2004).

2. Cel badań

Celem badań było poznanie struktury taksonomicznej oraz potencjału fizjologicznego bakteriocenoz mat mikrobialnych występujących w efemerycznych płynących i astatycznych zbiornikach w strefie proglacjalnej Lodowca Ekologii (Wyspa Króla Jerzego, Antarktyka).

Do osiągnięcia celu głównego wyznaczono cele szczegółowe, którymi były:

a/ metagenomiczna analiza taksonomiczna bakteriocenoz mat mikrobialnych w odniesieniu do struktury bakteriocenozy gleb,

b/ izolacja z mat mikrobialnych i molekularna identyfikacja heterotroficznych szczepów bakterii; utworzenie banku szczepów,

c/ fenotypowy „finger printing"; analiza potencjału fizjologicznego szczepów bakterii,

d/ określenie potencjału środowiskowego wyizolowanych szczepów: odporność na zamarzanie i promieniowanie UV, oddziaływania antagonistyczne i właściwości bakteriobójcze, zdolność do adhezji i tworzenia biofilmu oraz oporności na antybiotyki.

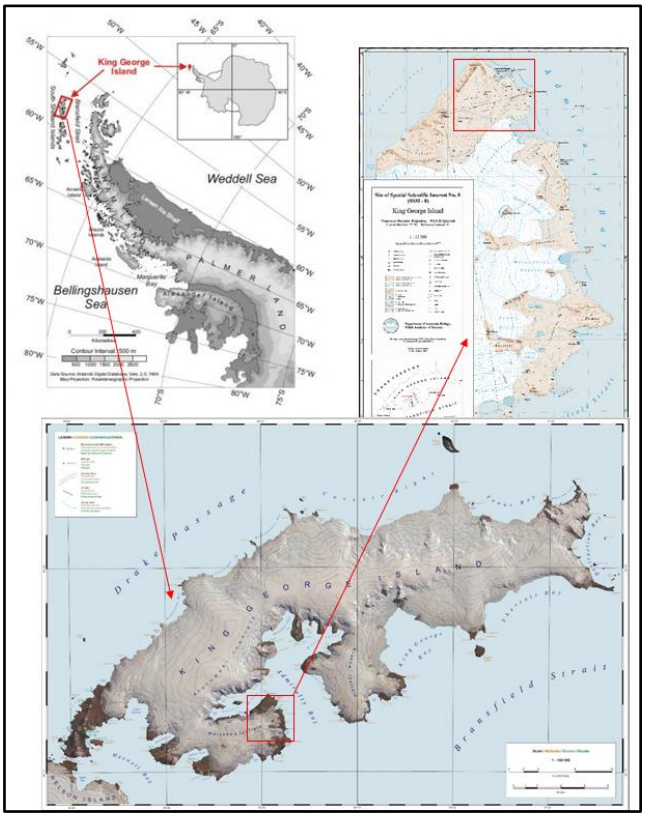
Przyjęto następującą hipotezę badawczą:

Maty mikrobialne rozwijają się jako wyspecjalizowane strukturalnie i funkcjonalnie ekosystemy, a tworzące je bakteriocenozy charakteryzują się wysokim potencjałem fizjologicznym i środowiskowym. W polarnych środowiskach, pomiędzy baketriocenozami mat mikrobialnych i gleb istnieje zależność strukturalna. Bakteriocenoza gleby stanowi pierwotny mikrobiom, który w procesie migracji i kolonizacji środowisk wodnych zasila strukturę bentosowych mat mikrobialnych. Zgodnie z hipotezą Baas-Beckinga czynniki środowiskowe, fizykochemiczne i hydrologiczne, decydują o strukturze taksonomicznej mat mikrobialnych i ich potencjale fizjologiczno-metabolicznym.

3. Materiały i metody

3.1. Teren badań

Wyspa Króla Jerzego, o powierzchni 1310 km^2, jest największą wyspą Archipelagu Szetlandów Południowych położoną w morskiej Antarktyce, w sąsiedztwie Półwyspu Antarktycznego (Ryc. 3). Na wyspie zlokalizowanych jest kilkanaście międzynarodowych stacji badawczych, zarządzanych przez 10 krajów. Od 1977 roku funkcjonuje Polska Stacja Antarktyczna im. Henryka Arctowskiego umiejscowiona na zachodnim wybrzeżu Zatoki Admiralicji w Oazie Point Thomas.

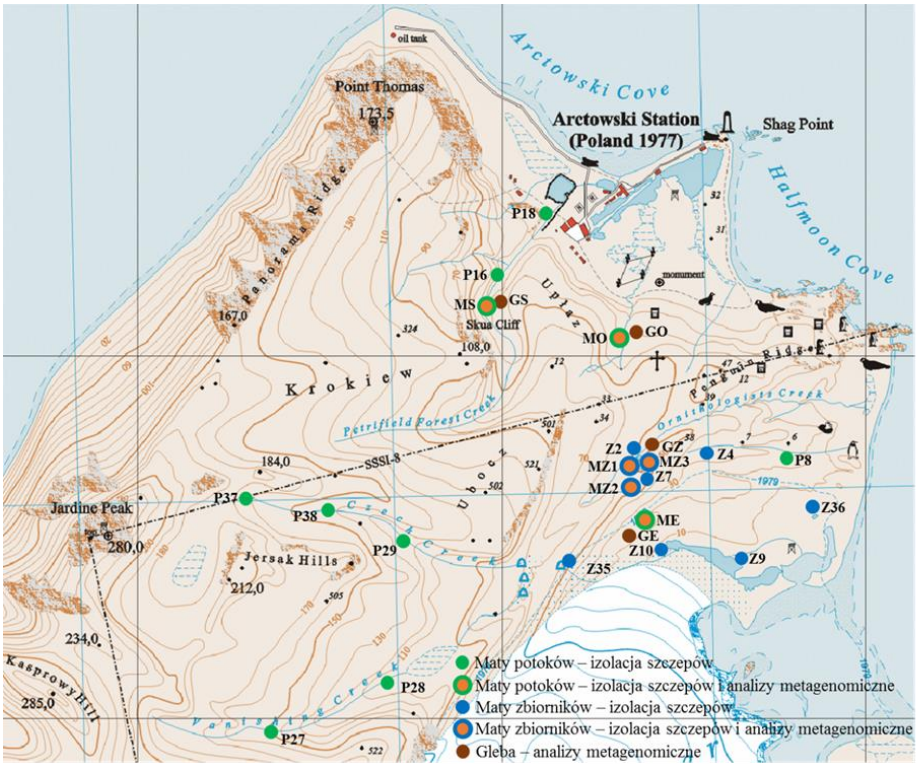


Rycina 3. Lokalizacja terenu badań na Wyspie Króla Jerzego w Antarktyce
Figure 3. The location of the study area on King George Island in Antarctica
Źródło: http://antartica.cptec.inpe.br/~rantar/mat_outros/2001_Braun_etal_Topographic_database_AS.pdf

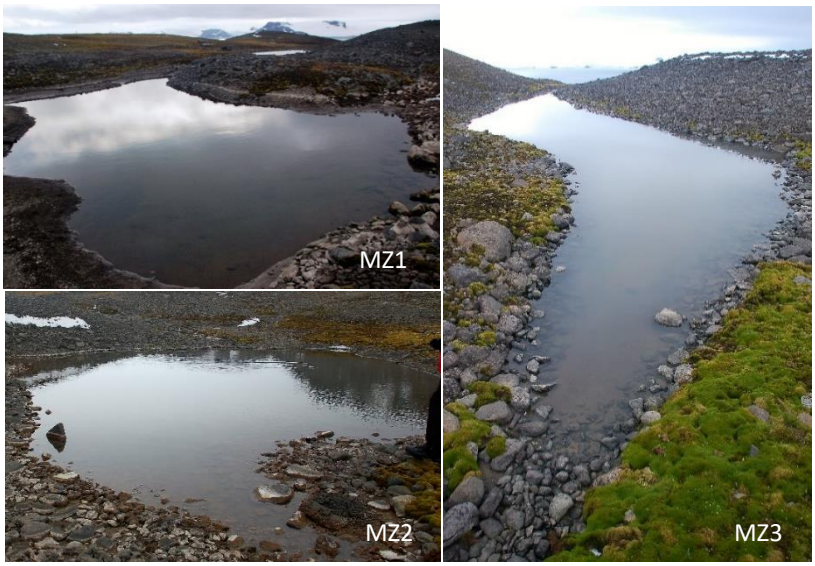
Ponad 90% powierzchni wyspy pokrywają pola lodowe, m. in: Arctowskiego, Warszawa i Kraków, z których spływają liczne lodowce (SIMÕES I IN. 1999). Klimat Wyspy Króla Jerzego charakteryzuje się największą zmiennością warunków na półkuli południowej, która jest konsekwencją oddziaływań pomiędzy temperaturami: powierzchniowych wód oceanicznych i powietrza (KEJNA 2003, 2008; VAUGHAN I IN. 2003; STEIG I IN 2009; ARAŹNY I IN 2013; KEJNA I IN 2013, SOBOTA I IN. 2015). Wysoka wilgotność (82%) i niska roczna amplituda temperatur są charakterystyczne dla typowego, morskiego klimat wyspy. (KNAP I IN. 1996; BRAUN I IN. 2001; FERRON I IN.

2004). W rejonie wyspy ilość opadów waha się średnio od 47 mm w listopadzie do 72 mm w marcu, przy średniej rocznej sumie opadów wynoszącej ponad 700 mm (KEJNA I IN. 2013). Średnia roczna temperatura w rejonie Polskiej Stacji Antarktycznej wynosi -1,5°C z maksymalną średnią temperaturą 2,4°C w styczniu i najniższą średnią temperaturą -5,6°C w czerwcu (SOBOTA I IN. 2015). Rejon Wyspy Króla Jerzego jest swoistym „hot spot" nasilających się zmian klimatycznych, co przejawia się, m. in. dużą wrażliwością pokrywy lodowej wyspy na zmiany temperatury powietrza. Jej wzrost, średnio 0,2°C na dekadę, uruchamia intensywne procesy deglacjacji i sukcesywnego zmniejszania się masy i powierzchni lodowców (BLINDOW I IN. 2010, KEJNA I IN. 2013; SOBOTA I IN. 2015). Zmniejszanie się powierzchni Lodowca Ekologii, w pobliżu którego zlokalizowana jest stacja badawcza, jest jednym z najbardziej spektakularnych dowodów globalnego ocieplania. Czoło lodowca pomiędzy 1970 a 2014 rokiem cofnęło się o ponad 500 metrów (KRAUZE I IN. 2021). Obszar, na którym znajduje się Polska Stacja Antarktyczna obejmu ponad 5 km^2 i jest największym terenem wolnym od lodu w rejonie Zatoki Admiralicji (NĘDZAREK I POCIECHA 2010). Na znacznej części tego terenu występują gleby o charakterze tundrowym, z zamarzniętym podglebiem, które stanowią przestrzeń zasiedloną głównie przez liczne gatunki mchów i porostów oraz dwa gatunki roślin naczyniowych: *Deschampsia antarctica* oraz *Colobanthus quitensis* (GRZESIAK I IN. 2021, ZNÓJ I IN. 2021). Występujące na zachodnim brzegu Zatoki Admiralicji kolonie pingwinów przyczyniają się do nawożenia gleb substancjami biogennymi, co decyduje o ich ornitogennym charakterze. Istotnym komponentem biocenozy gleb są organizmy prokariotyczne (ZDANOWSKI I IN. 2013). Na obszarze Oazy Point Thomas występuje wiele zbiorników wodnych zarówno stagnujących, jak również cieków, zasilanych okresowo z roztopów lodowcowych oraz wód opadowych (NĘDZAREK I POCIECHA 2010). Zbiorniki te stanowią siedliska, w których rozwijają się głównie planktonowe i bentosowe glony, bezkręgowce oraz organizmy prokariotyczne. Charakterystycznymi dla tych środowisk wodnych są rodzime formy bezkręgowców: słodkowodnej krewetki *Branchinecta gaini* oraz widłonoga *Boeckella poppei*. Materiał badawczy stanowiły maty mikrobialne pobrane w szczycie sezonu letniego w 2019 roku z 21 stanowisk zlokalizowanych w rejonie Oazy Point Thomas (Ryc. 4). Pobrane materiały wykorzystano do izolacji szczepów bakteryjnych. Ponadto do badań metagenomicznych pobrano próbki mat z trzech zbiorników astatycznych (MZ1, MZ2 i MZ3) zlokalizowanych w rejonie moreny bocznej Lodowca Ekologii (Ryc. 5) oraz trzech cieków: Potoku Skamieniałego Lasu (MS), spływającego zachodnim zboczem najstarszej

moreny bocznej Potoku Bezimiennego (MO) oraz cieku płynącego po w obszarze moreny dennej lodowca, opisanego w manuskrypcie Potokiem Ekologii (ME) (Ryc. 6). W najbliższym sąsiedztwie tych stanowisk do badań metagenomicznych pobrano próbki gleb (Ryc. 4).



Rycina 4. Teren badań oraz lokalizacja stanowisk poboru prób mat i gleb
Figure 4. Locations of the study area and mat and soil sampling points
Źródło: http://antartica.cptec.inpe.br/~rantar/mat_outros/2001_Braun_etal_Topographic_database_AS.pdf



Rycina 5. Stanowiska poboru mat mikrobialnych w zbiornikach astatycznych: MZ1, MZ2, MZ3 (*fot. D. Górniak*).
Figure 5. Location of the microbial mat sampling points in the ponds: MZ1, MZ2, MZ3



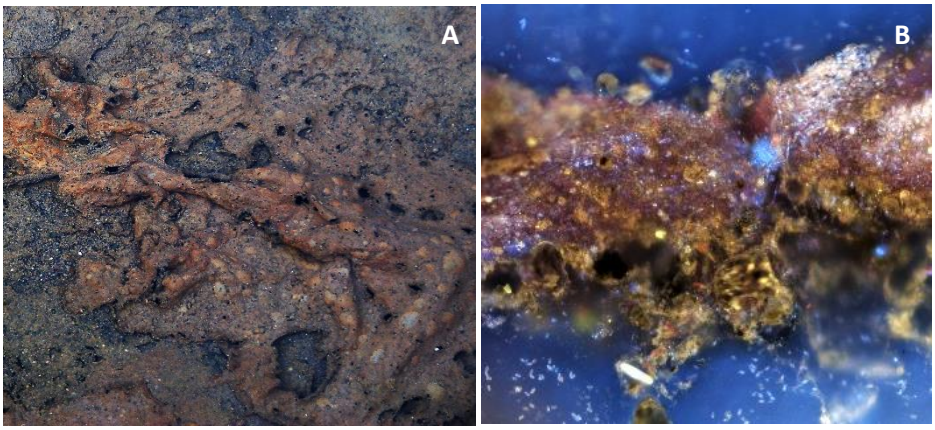
Rycina 6. Stanowiska poboru mat mikrobialnych w zbiornikach lotycznych: Potok Skamieniałego Lasu (MS), Potok Ekologii (ME), Potok Bezimienny (MO) (*fot. D. Górniak*)

Figure 6. Microbial mat sampling points in the streams: the Petrified Forest Creek (MS), the Ecology Stream (ME), the Nameless Stream (MO)

3.2. Charakterystyka badanych mat mikrobialnych

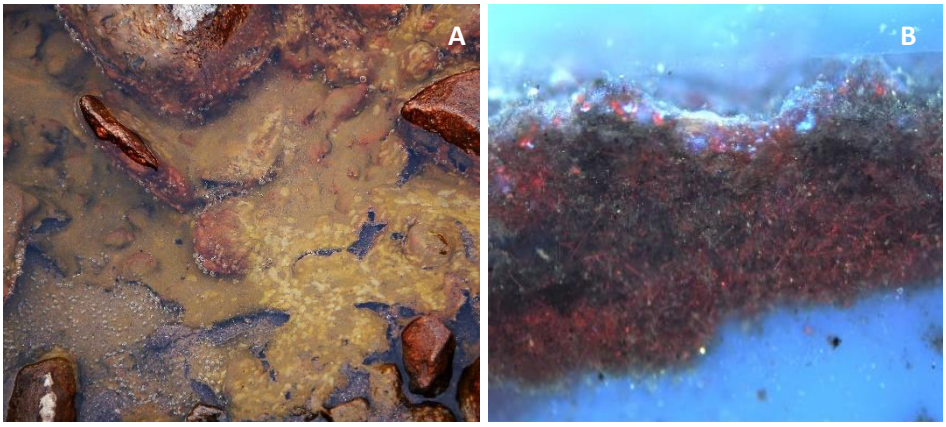
Makroskopową i mikroskopową strukturę badanych mat mikrobialnych pobranych do bań przedstawiają ryciny 7-12. Zdjęcia przekrojów poprzecznych skrawków mat barwionych DAPI (4',6-diamidyno-2-fenyloindol) wykonano w mikroskopie epifluorescencyjnym Olympus BX41 z użyciem dedykowanych filtrów wzbudzających przy zastosowanym powiększeniu 400x.

Maty pobrane do badań mikrobiologicznych stanowiły również przedmiot badań fykologicznych (ZĘBEK I IN. 2021). W opublikowanej pracy przedstawiono skład dominujących autotrofów w matach mikrobialnych występujących w ciekach i zbiornikach astatycznych.



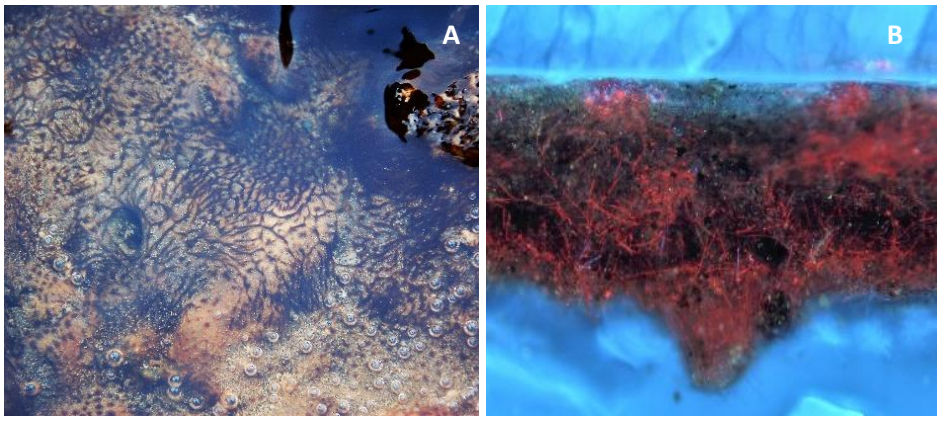
Rycina 7. Makroskopowa (A) i mikroskopowa (B) (przekrój poprzeczny) struktura maty mikrobialnej zbiornika MZ1
Figure 7. Macroscopic (A) and microscopic (B) (cross section) structure of the microbial mat of the MZ1 pond

Mata ze zbiornika MZ1 charakteryzowała się zwartą strukturą o uwodnieniu 55% i brunatno-pomarańczowym zabarwieniu. Struktura taksonomiczna maty charakteryzowała się występowaniem dwóch głównych grup fotoautotroficznych, sinic i okrzemek. Struktura taksonomiczna sinic składała się z trzech rodzajów: Planktolyngbya, Planktothrix i Phormidium. Strukturę taksonomiczną okrzemek stanowiło 11 rodzajów: Achnanthidium, Eunotia, Fragilaria, Gomphonema, Hantzschia, Navicula, Nitzschia, Nitzschia, Pinnularia, Planothidium, Stauroneis. Łącznie opisano 17 gatunków. Dominującym taksonem była *Fragilaria capucina*.



Rycina 8. Makroskopowa (A) i mikroskopowa (B) (przekrój poprzeczny) struktura maty mikrobialnej zbiornika MZ2
Figure 8. Macroscopic (A) and microscopic (B) (cross section) structure of the microbial mat of the MZ2 pond

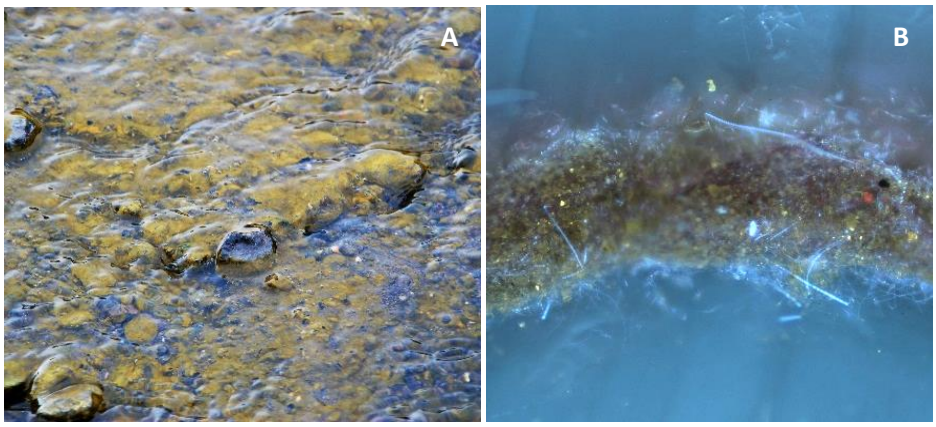
Mata ze zbiornika MZ2 charakteryzowała się zwartą strukturą o uwodnieniu 65% i żółto-pomarańczowa, o grubości 750 μm. Struktura taksonomiczna maty występującej w zbiorniku MZ2 charakteryzowała się występowaniem dwóch głównych grup fotoautotroficznych, sinic i okrzemek. Struktura taksonomiczna sinic składała się z trzech rodzajów: Planktolyngbya, Planktothrix i Phormidium. Strukturę taksonomiczną okrzemek stanowiło 9 rodzajów: Amphora, Fragilaria, Gomphonema, Hantzschia, Navicula, Nitzschia, Pinnularia, Planothidium, Stauroneis. Łącznie opisano 19 gatunków. Dominującym taksonem była *Fragilaria capucina*.



Rycina 9. Makroskopowa (A) i mikroskopowa (B) (przekrój poprzeczny) struktura maty mikrobialnej zbiornika MZ3
Figure 9. Macroscopic (A) and microscopic (B) (cross section) structure of the microbial mat of the MZ3 pond

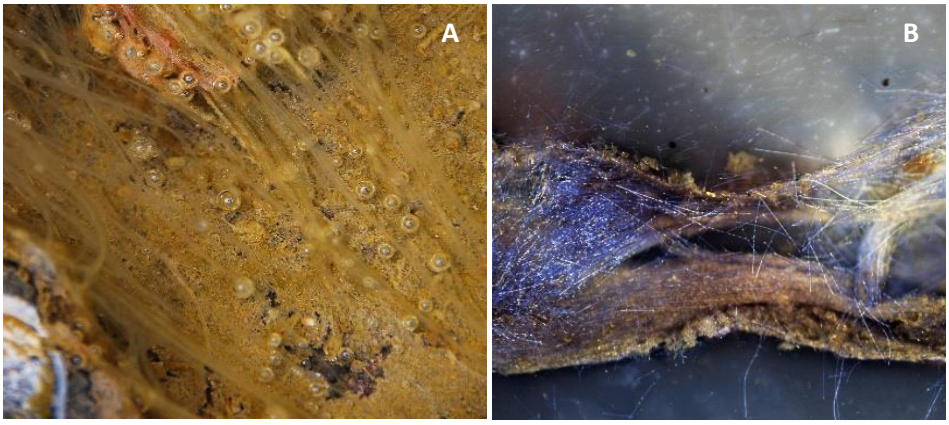
Mata ze zbiornika MZ3 charakteryzowała się bardzo zwartą strukturą, o pofałdowanej szorstkiej powierzchni i uwodnieniu 46% i beżowo-czarnym zabarwieniu. Struktura taksonomiczna maty charakteryzowała się występowaniem dwóch głównych grup fotoautotroficznych, sinic i okrzemek. Struktura taksonomiczna sinic składała się z czterech rodzajów: Planktolyngbya, Planktothrix Pseudanabaenai i Phormidium.

Strukturę taksonomiczną okrzemek stanowiło 10 rodzajów: Fragilaria, Gomphonema, Hantzschia, Navicula, Neidium, Nitzschia, Pinnularia, Planothidium, Stauroneis, Tabullaria. Łącznie opisano 19 gatunków. Dominującym taksonem była *Fragilaria capucina*.



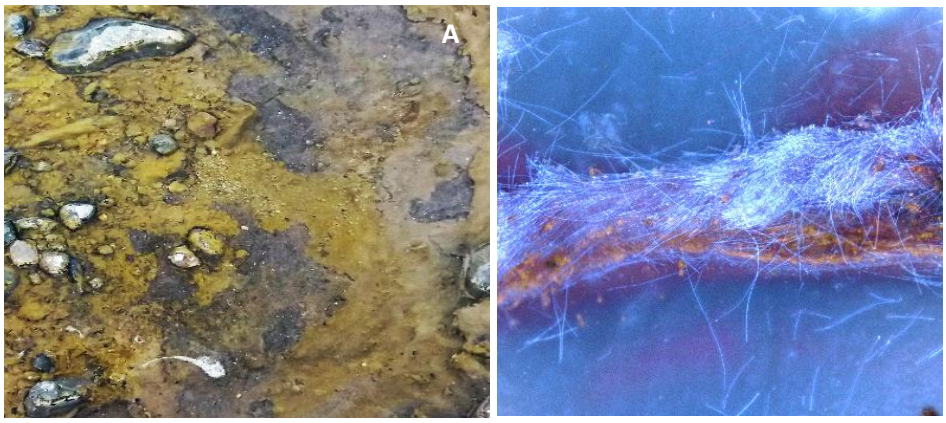
Rycina 10. Makroskopowa (A) i mikroskopowa (B) (przekrój poprzeczny) struktura maty mikrobialnej Potoku Skamieniałego Lasu (MS)
Figure 10. Macroscopic (A) and microscopic (B) (cross section) structure of the microbial mat of Petrified Forest Creek (MS)

Mata występująca w Potoku Skamieniałego Lasu - MS charakteryzowała się bardzo luźną strukturą o wysokim stopniu uwodnienia 88% i żółtym zabarwieniu. Struktura taksonomiczna maty charakteryzowała się występowaniem trzech głównych grup fotoautotroficznych, sinic i okrzemek i zielenic. Struktura taksonomiczna sinic składała się z trzech rodzajów: Planktolyngbya, Planktothrix i Phormidium. Strukturę taksonomiczną okrzemek stanowiło siedem rodzajów: Achnanthidium, Fragilaria, Gomphonema, Hantzschia, Nitzschia, Planothidium, Tabullaria. Strukturę taksonomiczną zielenic stanowiły dwa rodzaje: Keratoccoccus i Prasiola.



Rycina 11. Makroskopowa (A) i mikroskopowa (B) (przekrój poprzeczny) struktura maty mikrobialnej Potoku Ekologii (ME)
Figure 11. Macroscopic (A) and microscopic (B) (cross section) structure of the microbial mat of the Ecology Stream (ME)

Mata występująca w Potoku Ekologii - ME charakteryzowała się luźną, włóknistą, śluzowatą strukturą, o uwodnieniu 61% i żółtym zabarwieniu. Struktura taksonomiczna maty charakteryzowała się występowaniem dwóch głównych grup fotoautotroficznych, sinic i okrzemek. Struktura taksonomiczna sinic składała się z dwóch rodzajów Planktolyngbya i Phormidium. Strukturę taksonomiczną okrzemek stanowiło dziewięć rodzajów: Achnanthidium, Fragilaria, Gomphonema, Hantzschia, Navicula, Nitzschia, Pinnularia, Planothidium i Stauroneis. Łącznie opisano 13 gatunków. Nie wykazano dominującego taksonu.



Rycina 12. Makroskopowa (A) i mikroskopowa (B) (przekrój poprzeczny) struktura maty mikrobialnej Potoku Bezimiennego (MO)
Figure 12. Macroscopic (A) and microscopic (B) (cross section) structure of the microbial mat of the Nameless Stream (MO)

Mata występująca w Potoku Bezimiennym - MO charakteryzowała się bardzo luźną, śluzowatą strukturą, o uwodnieniu 67% i jasno żółtym zabarwieniu. Struktura taksonomiczna maty charakteryzowała się występowaniem dwóch głównych grup fotoautotroficznych, sinic i okrzemek. Struktura taksonomiczna sinic składała się z czterech rodzajów Planktolyngbya Planktothrix, Pseudanabaena i Phormidium. Strukturę taksonomiczną okrzemek stanowiło jedynie trzy rodzaje: Fragilaria, Gomphonema, Planothidium, nie wykazano dominującego gatunku.

3.3. Analizy metagenomiczne

Analizę metagenomiczną wykonano dla 10 prób, w tym: 6 mat mikrobialnych i 4 prób gleb (Tab. 1, Ryc. 4). Materiał badawczy pobrano z zachowaniem jałowości do sterylnych worków WhirlPack. Próbki gleby uśredniano poprzez pulowanie pięciu podpróbek pobranych w odległości 1,5 metra od siebie. Materiał przywieziono do Polski w stanie zamrożonym.

Tabela 1. Wykaz prób poddanych analizom metagenomicznym
Table 1. Description of the samples subjected to metagenomic analyses

L.p.	Rodzaj próby	Opis stanowiska	Oznaczenie
1.	Mata – ciek	Potok Skamieniałego Lasu	MS
2.	Mata – ciek	Potok Ekologii	ME
3.	Mata – ciek	Potok Bezimienny	MO
4.	Mata – zbiornik	Zbiornik astatyczny 1	MZ1
5.	Mata – zbiornik	Zbiornik astatyczny 2	MZ2
6.	Mata – zbiornik	Zbiornik astatyczny 3	MZ3
7.	Gleba – antropogeniczna	Rejon Potoku Skamieniałego lasu	GS
8.	Gleba – młoda	Rejon Potoku Ekologii	GE
9.	Gleba – ornitogenna	Rejon Potoku Bezimienny	GO
10.	Gleba – stara	Rejon zbiorników astatycznych	GZ

Izolację DNA oraz przygotowanie materiału do sekwencjonowania przeprowadzono w firmie A&A Biotechnology (Gdańsk, Polska). DNA izolowano zmodyfikowaną metodą opartą o zestaw Genomic Mini AX Bacteria (A&A Biotechnology, Polska). Zastosowano dodatkową lizę mechaniczną próbek w urządzeniu typu FastPrep-24 z użyciem kulek cyrkoniowych. Po izolacji DNA dodatkowo oczyszczono za pomocą zestawu Anty-Inhibitor Kit (A&A Biotechnology). Stężenie DNA mierzono metodą fluorometryczną na urządzeniu Qubit 4 Fluorometer. Obecność bakteryjnego DNA w próbach potwierdzono za pomocą Real-Time PCR. Reakcję Real-Time PCR przeprowadzono w termocyklerze Mx3000P (Stratagene), z wykorzystaniem barwnika SYBR Green jako fluorochromu znacznikowego. W reakcji zastosowano uniwersalne startery (Ferris i in. 1996), amplifikujące fragment bakteryjnego genu 16S rRNA.

Przygotowanie bibliotek do sekwencjonowania oraz sekwencjonowanie na platformie Illumina MiSeq 2x300 bp zostały przeprowadzone przez firmę Macrogen (Holandia). Przed przygotowaniem biblioteki amplikonów V3-V4 eluaty DNA były sprawdzone pod względem ilościowym i jakościowym. Biblioteki przygotowane zostały zgodnie z wytycznymi 16S Metagenomic Sequencing Library Preparation Part # 15044223 Rev. B. Dwustopniowy PCR przeprowadzono za pomocą zestawu Herculase II Fusion DNA Plymerase Nextera XT Index Kit V2. Jakość biblioteki sprawdzono zgodnie z Illumina qPCR Quantification Protocol Guide.

Analizy metagenomu 10 prób, jakościowej oraz ilościowej identyfikacji taksonomicznej przeprowadzono w firmie A&A Biotechnology. Przygotowana baza

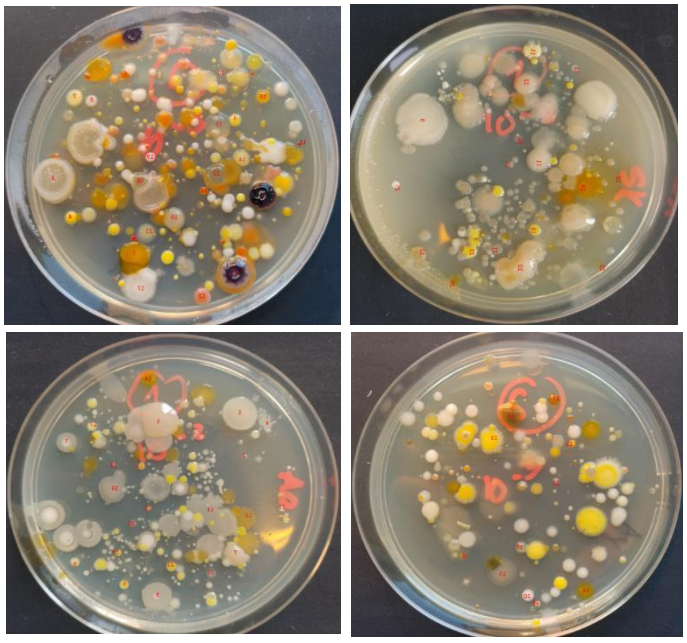
danych uwzględniała pozycję taksonomiczne zidentyfikowanych sekwencji zgodną z systematyką mikrobiologiczną obowiązującą do 2022 roku. Ze względu na znaczną liczbę sekwencji nie przypisanych do rodzajów i gatunków, analizę danych metagenomicznych prowadzono na poziomie rodzin.

3.4. Izolacja, przechowywanie i wstępna charakterystyka szczepów

3.4.1. Izolacja czystych kultur bakterii

Wyjściowy materiał badawczy stanowiły hodowle bakterii pozyskane podczas letniej wyprawy antarktycznej do Stacji Polarnej im. H. Arctowskiego w 2019 roku. Pobrane jałowo z wyznaczonych stanowisk (Ryc. 4) próbki mat, o szacunkowej powierzchni 1 cm^2 wytrząsano w 50 ml jałowego płynu fizjologicznego (30 min./200 rpm). Zawiesinę rozcieńczano 10^{-3} i 10^{-4}, a następnie 50 µl wysiewano na stałe podłoże R2A (Biomaxima, Polska) w trzech powtórzeniach. Hodowle prowadzono w temperaturze 10^{o}C. Przetransportowane do Polski hodowle stanowiły wyjściowy materiał do izolacji czystych kultur (Ryc. 13). Z hodowli na płytkach wybierano różniące się makroskopowo kolonie i posiewano redukcyjnie na stałe podłoże R2A (Biomaxima, Polska). Hodowle prowadzono w temperaturze 10°C do uzyskania wzrostu (max. 4 tygodnie).

W celu potwierdzenia czystości kultur, oznaczenia morfologii komórek oraz budowy ściany komórkowej dla wszystkich szczepów wykonano barwienie metodą Grama. Ostatecznie do dalszych analiz uzyskano 127 izolatów bakteryjnych.



Rycina 13. Hodowle bakterii izolowanych z mat mikrobialnych
Figure 13. Cultures of bacteria isolated from microbial mats

3.4.2. Tworzenie banku szczepów

W celu zabezpieczenia izolatów do długotrwałego przechowywania, poszczególne szczepy namnażano w płynnym podłożu R2A (Biomaxima, Polska) (Tab. 2), a następnie zamrażano w pożywce z glicerolem (Tab. 3). Na podłożu R2A hodowle prowadzono w temperaturze w 10^{o}C przez 72 godz. z mieszaniem 150 rpm. Pożywkę z glicerolem po sterylizacji porcjowano po 300 µl do sterylnych probówek Eppendorfa o pojemności 0,75 ml i inokulowano w stosunku 1:1 namnożoną hodowlą płynną. Każdy szczep porcjowano do czterech niezależnych probówek. Hodowle umieszczano w temperaturze 4^{o}C na 30 minut, a następnie po dokładnym wymieszaniu zamrażano w temperaturze -80°C.

Tabela 2. Skład płynnego podłoża R2A
Table 2. Composition of R2A liquid medium
…….

Składnik	g/l
Pepton	0,75
Ekstrakt drożdżowy	0,5
Trypton	0,25
Glukoza	0,5
Skrobia	0,5
K_2HPO_4	0,3
Pirogronian sodu	0,3
$MgSO_4$	0,024

Tabela 3. Skład pożywki glicerolowej do zamrażania szczepów
Table 3. Composition of glycerol medium for freezing strains

Składnik	g/100 ml
pepton	0,4
ekstrakt drożdżowy	0,2
glukoza	0,1
woda destylowana	70 ml
glicerol 100%	30 ml

3.5. Identyfikacja szczepów - sekwencjonowanie 16S rDNA

3.5.1. Izolacja genomowego DNA z czystych kultur

Izolację genomowego DNA z 127 szczepów wyizolowanych z mat mikrobialnych przeprowadzono w firmie A&A Biotechnology (Gdańsk, Polska), a ich sekwencjonowanie w firmie Macrogen (Holandia). DNA izolowano z wykorzystaniem zestawu Genomic Mini AX Bacteria+ (A&A Biotechnology, Polska) z dodatkową lizą

mechaniczną próbki w urządzeniu typu FastPrep-24 z użyciem kulek cyrkonowych. Stężenie DNA mierzono metodą fluorymetryczną na urządzeniu Qubit 4 Fluorometer.

3.5.2. Reakcja PCR

Fragmenty DNA uzyskane w wyniku reakcji amplifikacji zostały oczyszczone za pomocą zestawu Clean-Up AX (A&A Biotechnology, Polska). Zawieszone w buforze 10 mM Tris-HCl pH 8,0 i rozcieńczone do stężenia 50 ng/µl produkty PCR wysłane zostały do sekwencjonowania w firmie Macrogen (Holandia). Zastosowano startery: **27f** - 5' – GAG TTT GAT CCT GGC TCA G – 3' (JOHNSEN I IN. 1999) oraz **rp2** - 5' – ACG GCT ACC TTG TTA CGA CTT – 3' (WEISBURG I IN. 1991). Uzyskane sekwencje zostały poddane analizie w programie CLC Main Workbench 8 oraz w programie BLAST przez firmę A&A Biotechnology (Polska), a uzyskane wyniki wykorzystano w dalszych analizach. Listę zidentyfikowanych szczepów zamieszczono w tabeli 4.

Tabela 4. Identyfikacja taksonomiczna szczepów bakterii wyizolowanych z mat mikrobialnych
Table 4. Taxonomic identification of bacterial strains isolated from microbial mats

Typ	Klasa	Rząd	Rodzina	Gatunek	Kod szczepu	Pochodzenie
Actinobacteria	*Actinobacteria*	*Micrococcales*	*Microbacteriaceae*	*Agreia sp.*	75	Zbiornik
				Cryobacterium psychrotolerans	11	Zbiornik
				Marisediminicola sp.	32	Potok
				Salinibacterium xinjiangense	1	Potok
				Salinibacterium xinjiangense	28	Zbiornik
			Micrococcaceae	*Arthrobacter psychrochitiniphilus*	18	Potok
				Arthrobacter sclerom ae	24	Potok
				Arthrobacter sp.	67	Potok
				Arthrobacter sp.	83	Potok
		Mycobacteriales	*Nocardiaceae*	*Rhodococcus erythropolis*	26	Zbiornik
				Rhodococcus qingshengii	97	Zbiornik
				Rhodococcus qingshengii	100	Zbiornik
				Rhodocuccus yunnanensis	9	Zbiornik
Bacteroidetes	*Flavobacteriia*	*Flavobacteriales*	*Flavobacteriaceae*	*Flavobacterium antarcticum*	5	Zbiornik
				Flavobacterium antarcticum	7	Zbiornik
				Flavobacterium antarcticum	8	Zbiornik
				Flavobacterium degerlachei	4	Zbiornik
				Flavobacterium limicola	12	Zbiornik
				Flavobacterium pectinovorum	19	Potok
				Flavobacterium pectinovorum	20	Potok
				Flavobacterium psychrolimnae	14	Zbiornik
				Flavobacterium tiangeerense	13	Zbiornik
				Flavobacterium xanthum	15	Zbiornik
				Flavobacterium xanthum	17	Potok
				Flavobacterium sp.	34	Potok
				Flavobacterium sp.	35	Potok
				Flavobacterium sp.	36	Potok
				Flavobacterium sp.	39	Zbiornik
				Flavobacterium sp.	40	Zbiornik
				Flavobacterium sp.	43	Zbiornik
				Flavobacterium sp.	44	Zbiornik
				Flavobacterium sp.	45	Zbiornik
				Flavobacterium sp.	46	Zbiornik
				Flavobacterium sp.	47	Zbiornik
				Flavobacterium sp.	48	Zbiornik
				Flavobacterium sp.	49	Zbiornik
				Flavobacterium sp.	50	Zbiornik
				Flavobacterium sp.	51	Zbiornik

Tabela 4, cd.
Table 4, cont.

Typ	Klasa	Rząd	Rodzina	Gatunek	Kod szczepu	Pochodzenie
				Flavobacterium sp.	54	Potok
				Flavobacterium sp.	55	Potok
				Flavobacterium sp.	56	Potok
				Flavobacterium sp.	57	Potok
				Flavobacterium sp.	58	Potok
				Flavobacterium sp.	59	Potok
				Flavobacterium sp.	60	Potok
				Flavobacterium sp.	61	Potok
				Flavobacterium sp.	62	Zbiornik
				Flavobacterium sp.	63	Zbiornik
				Flavobacterium sp.	65	Potok
				Flavobacterium sp.	68	Potok
				Flavobacterium sp.	70	Potok
				Flavobacterium sp.	71	Potok
				Flavobacterium sp.	72	Potok
				Flavobacterium sp.	74	Potok
				Flavobacterium sp.	77	Potok
				Flavobacterium sp.	78	Potok
				Flavobacterium sp.	79	Potok
				Flavobacterium sp.	80	Potok
				Flavobacterium sp.	81	Potok
				Flavobacterium sp.	87	Zbiornik
				Flavobacterium sp.	90	Potok
				Flavobacterium sp.	91	Potok
				Flavobacterium sp.	89	Potok
	Sphingobacteriia	*Sphingobacteriales*	*Sphingobacteriaceae*	*Pedobacter terrae*	21	Potok
				Pedobacter sp.	66	Potok
Proteobacteria	*Alphaproteobacteria*	*Hyphomicrobiales*	*Boseaceae*	*Bosea lathyri*	98	Zbiornik
		Sphingomonadales	*Sphingomonadaceae*	*Sphingomonas sp.*	69	Potok
	Betaproteobacteria	*Burkholderiales*	*Comamonadaceae*	*Rhodoferax ferrireducens*	3	Potok
				Rhodoferas sp.	33	Potok
			Oxalobacteraceae	*Janthinobacterium lividum*	29	Potok
				Janthinobacterium lividum	99	Zbiornik
				Janthinobacterium lividum	112	Potok
				Janthinobacterium lividum	118	Potok
				Janthinobacterium lividum	119	Potok
				Janthinobacterium lividum	110	Zbiornik
				Janthinobacterium lividum	113	Potok
				Janthinobacterium svalbardensis	101	Zbiornik
				Janthinobacterium svalbardensis	103	Zbiornik
				Janthinobacterium svalbardensis	104	Zbiornik
				Janthinobacterium svalbardensis	109	Zbiornik
				Janthinobacterium svalbardensis	114	Potok
				Janthinobacterium svalbardensis	115	Potok
				Janthinobacterium svalbardensis	111	Zbiornik
				Janthinobacterium tructae	107	Zbiornik
				Janthinobacterium sp.	22	Potok
				Janthinobacterium sp.	37	Zbiornik
				Janthinobacterium sp.	38	Zbiornik
				Janthinobacterium sp.	41	Zbiornik
				Janthinobacterium sp.	53	Zbiornik
				Janthinobacterium sp.	64	Zbiornik
				Janthinobacterium sp.	73	Potok
				Janthinobacterium sp.	88	Potok
				Janthinobacterium sp.	92	Potok
		Neisseriales	*Chromobacteriaceae*	*Iodobacter arcticus*	6	Zbiornik
				Iodobacter arcticus	27	Zbiornik
				Iodobacter fluviatillis	2	Potok
				Iodobacter fluviatillis	16	Zbiornik
	Gammaproteobacteria	*Lysobacterales*	*Lysobacteraceae*	*Stenotrophomonas rhizophila*	23	Potok
				Stenotrophomonas rhizophila	25	Potok
				Stenotrophomonas rhizophila	94	Zbiornik
				Stenotrophomonas rhizophila	95	Zbiornik
				Stenotrophomonas rhizophila	116	Potok
				Stenotrophomonas rhizophila	117	Potok
				Stenotrophomonas rhizophila	120	Potok
				Stenotrophomonas rhizophila	121	Potok
				Stenotrophomonas rhizophila	122	Potok
				Stenotrophomonas rhizophila	123	Potok
				Stenotrophomonas rhizophila	124	Potok

Tabela 4, cd.
Table 4, cont.

Typ	Klasa	Rząd	Rodzina	Gatunek	Kod szczepu	Pochodzenie
				Stenotrophomonas rhizophila	125	Potok
				Stenotrophomonas rhizophila	126	Potok
				Stenotrophomonas rhizophila	127	Potok
				Stenotrophomonas rhizophila	128	Potok
				Stenotrophomonas sp.	84	Potok
		Pseudomonadales	*Pseudomonadaceae*	*Pseudomonas antarctica*	30	Potok
				Pseudomonas antarctica	31	Potok
				Pseudomonas azotoformans	133	Potok
				Pseudomonas frederiksbergensis	93	Potok
				Pseudomonas frederiksbergensis	96	Zbiornik
				Pseudomonas poae	131	Potok
				Pseudomonas sp.	42	Zbiornik
				Pseudomonas sp.	52	Zbiornik
				Pseudomonas sp.	76	Potok
				Pseudomonas sp.	82	Potok
				Pseudomonas sp.	85	Zbiornik
				Pseudomonas sp.	86	Zbiornik
				Pseudomonas sp.	105	Zbiornik
				Pseudomonas sp.	108	Zbiornik

3.6. Ożywianie szczepów do analiz

Dla każdego szczepu wykonano sześć niezależnych analiz (Ryc. 14). W badaniach pilotażowych wyznaczono optymalną temperaturę prowadzenia hodowli bakteryjnych, wynoszącą 20°C.

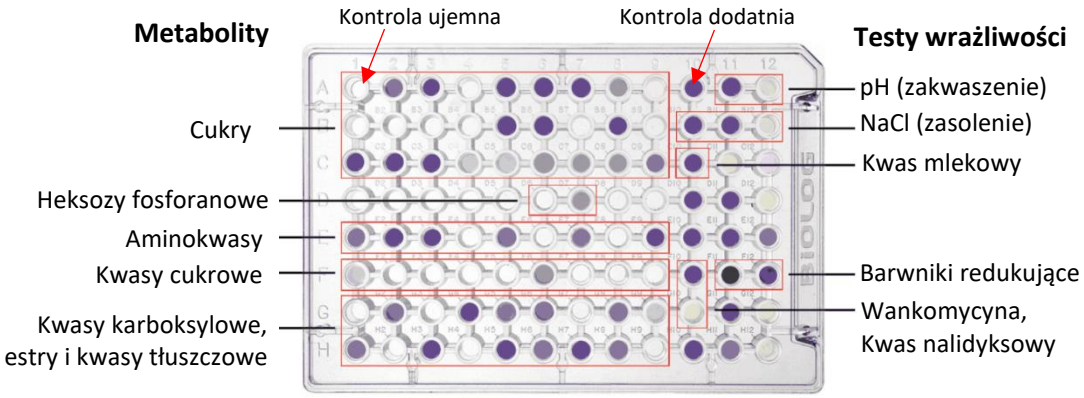


Rycina 14. Analiza właściwości fizjologicznych i metabolicznych szczepów bakterii izolowanych z mat
Figure 14. Physiological and metabolic analyses of bacterial strains isolated from mats

W celu uniknięcia wielokrotnego pasażowania i utraty cech badanych szczepów, każdorazowo przed kolejną turą analiz szczepy ożywiane były z nowej zamrożonej podpróbki. Ożywianie szczepów prowadzono poprzez inokulację 10 µl hodowli na podłożu z glicerolem do płynnej pożywki R2A. Hodowle prowadzono w temperaturze 20^{o}C z mieszaniem (150 rpm) przez 3 - 7 dni w zależności od tempa wzrostu szczepów. Po uzyskaniu wzrostu szczepy poddawano analizom i eksperymentom służącym opisaniu ich metabolizmu i potencjału środowiskowego.

3.7. Analiza aktywności fizjologicznej i biochemicznej

Do identyfikacji właściwości metabolicznych i potencjału środowiskowego wyizolowanych z mat mikrobialnych szczepów bakterii wykorzystano komercyjne zestawy GEN III MicroPlate^{TM} firmy BIOLOG Inc. (US). Zestaw testowy przeznaczony jest do identyfikacji właściwości biochemicznych i środowiskowych metodą ”fenotypowego odcisku palca”. Zestaw składa się z 94 reakcji biochemicznych w tym 71 testów opartych na zdolności bakterii do metabolizowania różnych źródeł węgla oraz 23 testy wrażliwości na czynniki chemiczne. Tetrazoliowy barwnik redoks służy do kolorymetrycznego wskazania wykorzystania poszczególnych substratów lub odporności na związki hamujące wzrost (Ryc. 15).

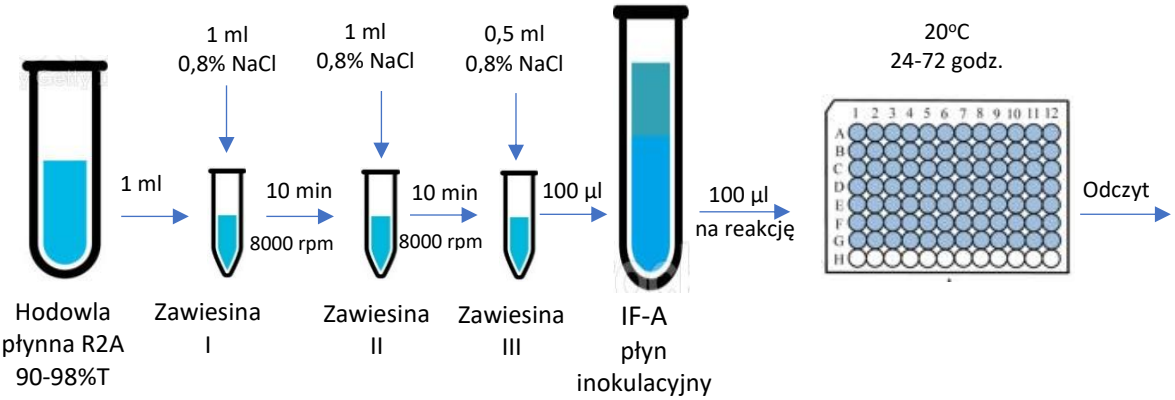


Rycina 15. Test GEN III MicroPlate^{TM} (BIOLOG Inc. US) (https://www.biolog.com)
Figure 15. Test GEN III MicroPlate^{TM} (BIOLOG Inc. US)

Studzienki z wynikiem dodatnim wykazują fioletowe zabarwienie. W testach wrażliwości chemicznej analizowano zdolność szczepów do wzrostu w zmiennych warunkach pH, zasolenia, związków antybakteryjnych. Testy oparte na wykorzystaniu źródeł węgla zawierają monosacharydy, disacharydy, oligosacharydy, alkohole cukrowe, aminocukry, aldozy, aminokwasy, kwasy karboksylowe, kwasy hydroksylowe, estry

kwasów, kwasy cukrowe. W analizie metabolicznej znajdują się również inne substraty w tym D-Salicyna, kwas acetyloneuraminowy, dekstryny, pektyny, inozyna, kwas chinowy, żelatyna i Tween 40.

Przed przystąpieniem do inokulacji płytek, wszystkie szczepy ożywiano zgodnie z opisaną wcześniej metodyką. Następnie z każdego szczepu przygotowywano zawiesinę o gęstości 90-98%T zgodnie z protokołem A testu GEN III MicroPlate™ (BIOLOG). Z płynnych hodowli pobierano 1 ml, przenoszono do probówek Eppendorfa o pojemności 1,5 ml i wirowano 10 min przy 8000 rpm. Supernatant odrzucano, a osad zawieszano w 1 ml 0,85% NaCl, mieszano do uzyskania jednorodnej zawiesiny i ponownie wirowano przez 10 minut przy 8000 rpm. Supernatant odrzucano, a osad zawieszano w 0,5 ml soli fizjologicznej. Następnie 100 µl zawiesiny komórek przenoszono do płynu inokulacyjnego IF-A dołączonego do testu GEN III MicroPlate™. Przy użyciu pipety wielokanałowej inokulowano studzienki płytki GEN III standaryzowaną zawiesiną komórek w objętości 100 µl. Płytkę nakrywano wieczkiem i inkubowano w 20°C przez 24 do 72 godzin w zależności od tempa wzrostu szczepu (Ryc. 16). Po tym czasie dokonywano odczytu studzienek z użyciem czytnika płytek NanoQuant Infinite M200 Pro (Tecan, USA) przy długości fali 534 nm. Wyniki odczytywano z użyciem programu i-control 1.7 (*Microplate Reader Software; Tecan. USA) i zapisywano w formie obrazu płytki w formacie .xlsx. Zabarwienie studzienek wyrażone wielkością absorbancji było wskaźnikiem dodatnich reakcji.



Rycina 16. Procedura wykonania testu GEN III MicroPlate™
Figure 16. Test GEN III MicroPlate™ procedure

3.8. Oporność na antybiotyki

Do oceny oporności szczepów bakterii na antybiotyki zastosowano metodę dyfuzyjno-krążkową (BAUER I IN. 1966). Jako podłoże wzrostowe do antybiogramów użyto agar R2A. W badaniach zastosowano 25 antybiotyków o różnym spektrum działania, należących do odmiennych grup funkcyjnych. Zastosowane antybiotyki oraz dawki zawarte w krążkach przedstawia tabela 5. Przed wykonaniem posiewów przygotowywano zawiesinę szczepu o gęstości 0,5 w skali McFarlanda (OD_{565}) w płynie fizjologicznym, co odpowiada $1{,}5x10^8$ kom./ml. Przy użyciu sterylnej wymazówki inokulowano dwie szalki Petriego z pożywką. Po wchłonięciu płynu wykładano krążki z antybiotykami przy użyciu dyspensera. Płytki odwracano i inkubowano w temperaturze 20^{o}C przez 48-96 godzin w zależności od tempa wzrostu szczepu. Następnie dokonywano odczytu wyników. Brak strefy zahamowania wzrostu szczepu wokół krążka z antybiotykiem uznawano za oporność na antybiotyk.

Tabela 5. Wykaz antybiotyków zastosowanych w testach oporności
Table 5. List of antibiotics used in resistance tests

Antybiotyk	Oznaczenie	Grupa funkcjonalna	Spektrum działania	Stężenie w krążku (μg)
Ampicylina	AM	β-laktamy	Szerokie	2
Karbenicylina	PY	β-laktamy	Szerokie	10
Cefiksym	CFM	β-laktamy	Szerokie	100
Cefotaksym	CTX	β-laktamy	Szerokie	5
Ceftazydym	CAZ	β-laktamy	Szerokie	5
Imipenem	IMP	β-laktamy	Szerokie	2
Wankomycyna	VA	Antybiotyk glikopeptydowy	Wąskie	30
Gentamycyna	CN	Aminoglikozydy	Szerokie	15
Kanamycyna	K	Aminoglikozydy	Szerokie	15
Streptomycyna	S	Aminoglikozydy	Szerokie	30
Nowobiocyna	NV	Aminokumaryna	Szerokie	10
Chloramfenikol	C	Chloramfenikol	Szerokie	10
Tetracyklina	TE	Tetracykliny	Szerokie	1,25
Klarytromycyna	CLR	Makrolidy	Wąskie	10
Erytromycyna	E	Makrolidy	Wąskie	5
Klindamycyna	DA	Linkozamidy	Wąskie	15
Linkomycyna	L	Linkozamidy	Wąskie	30
Kwas nalidyksowy	NA	Chinolony	Szerokie	5
Nitrofurantoina	F	Nitrofuran	Szerokie	5
Kotrimoksazol	SXT	Trimetoprim/ Sulfametoksazol	Szerokie	5
Mupirocyna	MUP	Mupirocyna	Wąskie	5
Cyprofloksacyna	CIP	Chinolony	Szerokie	30
Ryfampicyna	RA	Ryfamycyny	Szerokie	25
Trimetoprym	TMP	Trimetoprym	Szerokie	5
Metronidazol	MET	Metronizadol	Beztlenowce	100

3.9. Odporność na promieniowanie UVB

W celu wyznaczenia wartości granicznych ekspozycji na światło UVB badanych szczepów zastosowano lampę TL 20W/12 RS SLV/25 o mocy 20W (Philips). Dawkę energii określano przy użyciu miernika promieniowania UVB Extech UV505. Do wyznaczenia minimalnej granicznej dawki promieniowania, hamującej wzrost szczepu wzorcowego *E. coli* 035P z kolekcji ATCC, wykorzystano procedurę naświetlania sektorowego 24 godzinnej hodowli *E. coli* naniesionej na agar odżywczy. Zawiesinę *E. coli* (0,5 MF) wysiewano na agar odżywczy techniką murawy. Inokulowane płytki dzielono na 6 stref, które kolejno poddawano ekspozycji na wzrastające dawki promieniowania UVB przy ekspozycji od 1 do 5 minut. Po ekspozycji hodowlę inkubowano w temperaturze 37°C przez 24 godziny, a następnie oceniano redukcję wzrostu w odniesieniu do kontroli. Za wynik pozytywny przyjęto co najmniej 50% redukcję wzrostu przy najmniejszej energii naświetlania w porównaniu z nienaświetlaną kontrolą. Na tej podstawie wyznaczono graniczną dawkę dla szczepu wzorcowego, która stanowiła odniesienie dla badanych szczepów polarnych. Przed przystąpieniem do testu odporności na promieniowanie UVB szczepy ożywiano zgodnie z opisaną wcześniej metodyką. Do hodowli podobnie jak we wcześniejszych doświadczeniach zastosowano stałe podłoże R2A. Szczepy naświetlano we wzrastających dawkach energii promieniowania UVB, powyżej dawki granicznej wyznaczonej dla *E. coli* i na tej podstawie wyznaczano odporność. Hodowle prowadzono w temp. 20°C przez 7 dni. Odporność szczepów na promieniowanie UVB określano w czterostopniowej skali: brak odporności (brak wzrostu powyżej dawki 0,39 kJ/m^2), słabą (brak wzrostu powyżej dawki 0,78 kJ/m^2), średnią (wzrost bakterii po otrzymaniu dawki 0,79-1,95 kJ/m^2) oraz wysoką odporność (wzrost po dawce wyższej niż 1,95 kJ/m^2).

3.10. Oddziaływania antagonistyczne

Oddziaływania antagonistyczne pomiędzy szczepami bakterii izolowanymi z mat mikrobialnych badano z wykorzystaniem zmodyfikowanej metody opisanej przez PRASAD I IN. (2011). Testowano oddziaływania zachodzące pomiędzy szczepami, w oparciu o system „każdy z każdym". Ze względu na bardzo dużą liczbę reakcji do testów zastosowano kwadratowe szalki Petriego wymiarach 12 x 12 cm, podzielone na 45 równych sektorów. Ze świeżo ożywionej płynnej hodowli badanych szczepów, po trzykrotnym wirowaniu (8000 rpm/10 min) przygotowywano zawiesinę komórek w płynie fizjologicznym o gęstości 0,5 MF. Zawiesinę wysiewano techniką murawy na

całej powierzchni płytki. Następnie 5 µl płynnej hodowli każdego z testowanych szczepów nanoszono punktowo na pożywkę w wyznaczonych sektorach. Płytkę inkubowano w temperaturze 20°C przez 7 dni. Za antagonistyczne oddziaływanie uznawano powstanie stref zahamowania wzrostu wokół punktowo naniesionych szczepów. Na podstawie liczby dodatnich reakcji określano potencjał antagonistyczny oraz wrażliwość na oddziaływania antagonistyczne badanych szczepów. Szczepy o najwyższym potencjale antagonistycznym testowano w odniesieniu do wybranych fitopatogenów oraz potencjalnie chorobotwórczych bakterii dla ludzi i zwierząt: *Agrobacterium tumefaciens, Ervinia carotovora, Escherichia coli, Micrococcus luteus, Pseudomonas fluorescens, Staphylococcus aureus, Staphylococcus epidermidis*. Szczepy pochodziły z kolekcji Katedry Mikrobiologii i Mykologii WBiB. Zastosowano trzystopniową skalę oceny siły oddziaływania antagonistycznego. Strefę zahamowania wzrostu szczepu do 3 mm oznaczono (+), od 4 mm do 6 mm (++), powyżej 7 mm (+++).

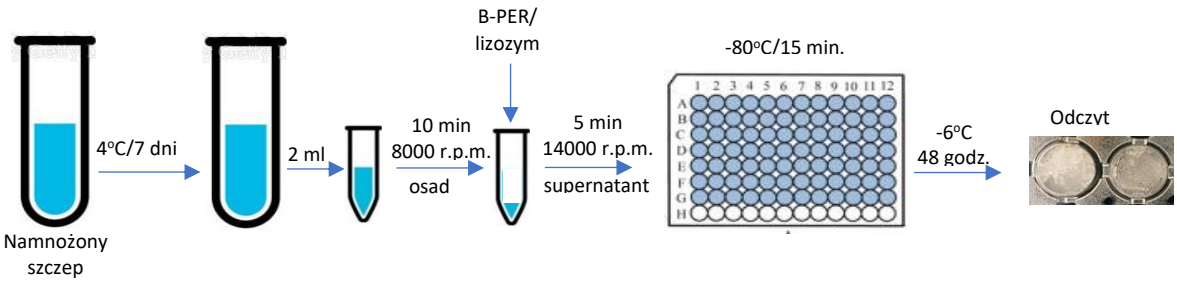
3.11. Właściwości adhezyjne

W celu określenia zdolności do adhezji badanych szczepów wykorzystano metodykę opisaną przez O'TOOLE (2011) i CHARLESWORTH I IN. (2019). Przed przystąpieniem do testu szczepy ożywiano zgodnie z opisaną wcześniej procedurą. Do oceny zdolności adhezyjnych zastosowano jałowe, 96 dołkowe „U" kształtne płytki titracyjne. Do siedmiu studzienek płytki wprowadzano po 200 µl jałowego płynnego podłoża R2A, a następnie do sześciu dodawano 20 µl świeżej, płynnej hodowli badanego szczepu. Siódma studzienka nie zawierała zawiesiny bakteryjnej i stanowiła kontrolę negatywną. Zaszczepione płytki zamykano wieczkiem, oklejano parafilmem i inkubowano z mieszaniem 150 rpm w temperaturze 20°C przez 48 godzin. Po inkubacji z dołków usuwano pożywkę i przepłukiwano trzykrotnie wodą destylowaną. Płytki suszono bez pokrywek w cieplarce z nawiewem w temperaturze 50°C do całkowitego wyschnięcia. Następnie do każdej studzienki dodawano 220 µl 0,1% roztworu fioletu krystalicznego i barwiono biofilm bakteryjny przez 15 minut w 20°C. Po usunięciu barwnika studzienki trzykrotnie płukano wodą destylowaną, każdorazowo dokładnie opróżniając ich zawartość. Płytki suszono w temp. 50°C, a po całkowitym wyschnięciu studzienek barwnik związany z komórkami bakteryjnymi rozpuszczano w 250 µl 95% etanolu przez 30 minut w 20°C. Po tym czasie z każdej studzienki 220 µl przenoszono do nowej płytki titracyjnej i mierzono absorbancję z użyciem czytnika płytek NanoQuant InfiniteM200

Pro (Tecan, USA) przy długości fali 570 nm. Wartości absorbancji odczytywano z użyciem programu i-control 1.7 (Microplate Reader Software; Tecan. USA) i zapisywano w formie obrazu płytki w formacie .xlsx. Intensywność zabarwienia roztworu wyrażona wielkością absorbancji była wskaźnikiem siły adhezji i utworzonego biofilmu. Od odczytanej wartość absorbancji odjęto średnią absorbancję kontroli ujemnej. Na podstawie otrzymanej wartości szczepy podzielono na cztery grupy: wykazujące brak adhezji - absorbancja równa kontroli ujemnej bądź niższa, wykazujące słabą adhezję – wartość do 0,4, wykazujące średnią adhezję - wynik pomiędzy 0,4 a 0,8 oraz wykazujące silną adhezję - wartość powyżej 0,8.

3.12. Odporność na zamarzanie

Zdolność do wytwarzania białek przeciwlodowych u badanych szczepów określano przy wykorzystaniu metodyki opisanej przez CID I IN. (2016) w modyfikacji własnej. Przed przystąpieniem do testu, szczepy ożywiano zgodnie z opisaną wcześniej procedurą. W celu aklimatyzacji do zimna hodowle umieszczano w temperaturze 4°C na 7 dni. Do wytarowanych probówek Eppendorfa przenoszono 2 ml aklimatyzowanej hodowli bakterii i wirowano 10 minut przy 8000 rpm. Supernatant usuwano, a osad ważono. W celu ekstrakcji białek, do osadu komórkowego dodawano B-PER (Bacterial Protein Extraction Reagent, Thermo Fisher Scientific, US) z lizozymem (2 µl/ ml) w objętości 200 µl na każde 50 mg osadu komórkowego. Zawartość probówek dokładnie mieszano przez pipetowanie i inkubowano 15 minut w temperaturze pokojowej. W celu oddzielenia białek rozpuszczalnych od nierozpuszczalnych oraz pozostałości komórkowych, lizat wirowano 5 minut przy 14000 rpm. Supernatant przenoszono do 96 dołkowej, płaskodennej płytki titracyjnej i zamrażano przez 15 minut w temperaturze -80°C. Następnie płytki z lizatami umieszczano na 2 dni w temperaturze -6°C. Po tym czasie dokonywano odczytu w mikroskopie stereoskopowym, oceniając strukturę i przejrzystość zamarzniętych studzienek w trzystopniowej skali. Mętny, grubokrystaliczny lód wypełniający studzienkę świadczył o braku aktywności białek przeciwlodowych. Przejrzysta, drobnokrystaliczna zawartość o jednolitej strukturze wskazywała na obecność białek przeciwlodowych i hamowanie powstawania dużych kryształów lodu (Ryc. 17). Kontrolę ujemną stanowiła hodowla wzorcowego szczepu *E. coli* nie wytwarzającego białek przeciwlodowych. Podczas odczytów ustalono trzy zakresy wytwarzania białek przeciwlodowych: słaby, średni i silny.



Rycina 17. Wykrywanie białek przeciwlodowych u bakterii izolowanych z mat
Figure 17. Detection of antifreeze proteins in bacterial strains isolated from mats

3.13. Analizy fizyczne i chemiczne wody i gleby

Wyniki analiz chemicznych próbek wody i gleby wykorzystane podczas interpretacji wyników badań własnych pochodziły z bazy danych Katedry Mikrobiologii i Mykologii WBiB UWM w Olsztynie. Podstawowe parametry wody, w tym temperaturę, pH, przewodnictwo mierzono *in situ* przy użyciu miernika WTW GmbH. Pozostałe analizy wody i gleby wykonano w kraju zgodnie ze standardowymi procedurami (Tab. 6, 7).

Tabela 6. Fizyczne i chemiczne parametry wody potoków i zbiorników astatycznych
Table 6. Physical and chemical parameters of water in streams and ponds

Parametr	Stanowisko					
	MZ1	MZ2	MZ3	MS	ME	MO
Temperatura, T (°C)	4,2	3,7	4,4	2,8	1,3	2,3
pH	6,98	7,22	7,49	7,58	7,12	6,5
Przewodnictwo elektrolityczne (µS cm−1)	72	350	270	70	90	76
Azot ogólny N-Tot (mg dm−3)	0,354	0,423	0,183	0,262	0,151	0,21
Azotyny N-NO_2-N (mg dm^{-3})	0,011	0,018	0,011	0	0	0
Azotany N-NO_3-N (mg dm^{-3})	0,011	0,013	0,01	0,017	0,01	0,008
Fosforany PO4-P (mg dm^{-3})	0,107	0,12	0,16	0,231	0,185	0,543
TOC (mg dm^{-3})	1,29	1,45	1,21	0,9	0,4	0,56
POC (mg dm^{-3})	0,19	0,23	0,13	0,17	0,12	0,15
DOC (mg dm^{-3})	1,1	1,22	1,08	0,82	0,28	0,41
Ca^{2+} (mg dm^{-3})	7,356	8,1	6,2	6,2	4,3	8,93
Mg^{2+} (mg dm^{-3})	4,097	3,8	3	1,1	1,5	1,91
Na^{+} (mg dm^{-3})	50,27	40,6	53,42	42,48	38,35	41,58
K^{+} (mg dm^{-3})	0,77	0,7	0,77	0,512	0,34	0,62
Cl^{-} (mg dm^{-3})	63,33	73,62	34,78	46,01	34,2	45,52
SO_4^{2-} (mg dm^{-3})	0,131	0,311	1,8	4,97	4,2	3,21

Tabela 7. Fizyczne i chemiczne parametry gleb
Table 7. Physical and chemical parameters of soils

Gleba	pH	Mat. org. %	N g/kg	C %	C/N	P g/kg	Ca g/kg	Mg g/kg	K g/kg	Na g/kg
GS	5,27	1,29	0,10	0,75	7,18	2,94	5,97	12,89	3,03	2,25
GE	5,72	0,38	0,06	0,16	2,82	0,45	24,45	28,01	3,99	11,57
GO	4,25	3,94	0,81	2,29	2,83	34,89	45,21	3,37	10,03	1,28
GZ	5,54	2,60	0,23	1,50	6,65	7,70	11,25	14,10	3,00	1,67

3.14. Analizy statystyczne

Do interpretacji i wizualizacji wyników analiz mikrobiologicznych zastosowano procedury statystyczne zawarte w pakiecie programu Statistica 13.3 (StatSoft Inc.). W ocenie istotności różnic uzyskanych danych zastosowano wieloczynnikową analizę wariancji (ANOVA), a w przypadku danych nie spełniających warunków normalności nieparametryczny test Kruskala-Wallisa. Do wizualizacji danych wielowymiarowych przeprowadzono analizę statystyczną metodami porządkowania z wykorzystaniem Canoco v. 5.0 dla Windows 10 (TER BRAAK I SMILAUER 2012). W celu oceny poprawności danych zastosowano wielokrotną symulacją prawdopodobieństwa w teście Monte Carlo. Do grupowania danych, wykorzystano techniki ordynacyjne w tym analizę głównych składowych (PCA) oraz analizę redundancji (RDA). Pozwoliło to na wyodrębnienie różnic w rozkładzie prób w zależności od składu taksonomicznego oraz powiązanie ich z warunkami środowiskowymi. Analizę bioróżnorodności i równocenności bakteriocenoz przeprowadzono przy wykorzystaniu wskaźników Shannona-Wienera i Pielou.

4. Wyniki

4.1. Struktura taksonomiczna bakteriocenoz mat i gleb (analiza metagenomiczna)

Badania metagenomiczne wykazały znaczne zróżnicowanie taksonomiczne bakterii mat mikrobialnych i gleb (Tab. 8, Ryc. 18). Analizy molekularne 6 prób mat i 4 prób gleb pozwoliły odczytać łącznie 480766 sekwencji, które zakwalifikowano do 22 typów, 55 rzędów i 109 rodzin. W celu weryfikacji przyjętej hipotezy: współzależności taksonomicznej bakteriocenoz mat mikrobialnych i gleb, wybrane grupy taksonomiczne mające najwyższy udział w badanych mikrobiocenozach, omówiono łącznie dla obu środowisk.

Tabela 8. Struktura taksonomiczna bakteriocenoz mat i gleb wg typów (% sekwencji)
Table 8. Taxonomic structure of the bacteriocenosis of mats and soils at the phylum level (% sequences)

Grupa taksonomiczna	Stanowisko									
	GS	GE	GO	GZ	MS	ME	MO	MZ1	MZ2	MZ3
Thermi	0,02	0,01	2,35	0,48	0	0	0	0	0	0
Acidobacteria	4,04	10,02	5,28	2,99	0,02	0	0	0,23	0,14	0,11
Actinobacteria	13,50	16,48	10,96	12,47	0,26	0,01	0,09	13,59	3,62	4,96
AD3	0,08	6,73	0,05	0,08	0	0	0	0	0	0
Armatimonadetes	0,37	0,32	1,19	0,61	0	0	0	0	0	0
Bacteroidetes	11,62	7,45	21,01	30,59	0,78	1,52	7,95	2,20	3,04	1,26
Chlorobi	0,12	0,66	2,22	0,41	0	0	0	0	0	0
Chloroflexi	9,75	3,39	8,35	0,24	0,29	0	0,01	0,44	0,08	0,13
Cyanobacteria	0,57	1,02	0,66	0,08	67,91	73,50	53,67	40,28	63,90	67,72
Elusimicrobia	0,49	0,17	0	0	0	0	0	0	0	0
Firmicutes	4,45	0,64	0,21	0,40	0,09	0	0,05	1,74	0,93	0,68
FBP	0,20	0,10	1,79	0,25	0	0	0	0	0	0
Gemmatimonadetes	4,71	5,09	5,64	0,65	0	0	0	0,45	0,83	0,19
GNO2	0	0,02	0	0,03	0	0	0	0	0	0
OD1	2,28	0,95	0,48	0,89	2,96	0,01	0,22	1,88	0,34	0,50
OP11	0,02	0,07	0	0,05	0	0	0	0	0	0
Planctomycetes	1,61	2,26	2,84	1,30	0,02	0	0	7,67	2,19	3,30
Proteobacteria	32,82	26,77	22,71	36,48	19,95	23,89	36,17	22,85	16,16	15,91
TM6	0,02	0,04	0,01	0,05	0	0	0	0	0	0
TM7	3,24	3,14	2,20	4,70	0	0	0	1,26	0,38	0,98
Verrucomicrobia	9,14	11,91	0,54	4,19	7,72	1,08	1,83	7,41	8,38	4,26
WPS-2	0,55	2,35	10,87	3,03	0	0	0	0	0	0
N/A	0,40	0,41	0,65	0,04	0	0	0	0	0	0
Liczba sekwencji	**49724**	**30852**	**33004**	**97965**	**53161**	**43343**	**67480**	**15388**	**47817**	**42032**

W badanych matach mikrobialnych łącznie zidentyfikowano 12 typów bakterii. Wykazano znaczne zróżnicowanie mikrobioty mat występujących w potokach i zbiornikach (Tab. 8, Ryc. 18). W sześciu próbach mat ogółem zarejestrowano 269221 odczytów. Liczba opisanych sekwencji wahała się od 15388 w zbiorniku MZ1 do 67480 w Potoku Bezimiennym. W matach zbiorników występowało 12 typów bakterii. W matach potoków liczba typów wahała się od 6 (Potoku Ekologii) do 10 (Potoku Skamieniałego Lasu). Charakterystyczną cechą mikrobioty mat była wysoka obfitość

sinic, stanowiących od 40,3% do 73,5%, średnio 61,2% ogólnej liczby odczytów. Nie wykazano istotnej różnicy w udziale sinic w mikrobiocie mat zbiorników i potoków, które wynosił średnio: 57,3% i 65,0%. Drugim pod względem liczebności sekwencji były Proteobacteria, których udział w mikrobiocie mat wahał się od 15,9% do 36,2%, średnio 22,5%. Wykazano znaczące różnice w obfitości Proteobacteria w bakteriocenozach mat badanych środowisk. W matach potoków Proteobacteria stanowiły średnio 26,7%, podczas gdy w matach zbiorników udział tych bakterii był niższy i wynosił średnio 18,3%. Wśród pozostałych taksonów przeważały bakterie należące do typów Verrucomicrobia, Actinobacteria i Bacteroidetes. Udział tych bakterii w mikrobiocenozie wynosił średnio, odpowiednio 5,1%, 3,8%, 2,8%. W matach zbiorników zanotowano znacząco wyższy udział bakterii należących do typów Verrucomicrobia i Actinobacteria w porównaniu z mikrobiocenozą mat potokowych. Istotny udział w strukturze taksonomicznej mat zbiorników miały bakterie należące do Planctomycetes, które stanowiły średnio 4,4% zidentyfikowanych sekwencji. Szczegółowa analiza ilościowa struktury taksonomicznej mikrobioty mat wykazała znaczne różnice pomiędzy strukturą mat rozwijających się w potokach i zbiornikach. W porównaniu z matami potoków, w matach zbiorników zanotowano kilkukrotnie wyższą liczebność odczytów Actinobacteria, Planctomycetes, Firmicutes oraz TM7. Pozostałe taksony nie wykazywały tak jednoznacznych prawidłowości. Analiza RDA wykazała istotne zróżnicowanie badanych mat w odniesieniu do parametrów środowiskowych (Ryc. 19). Zbiorniki astatyczne, w których występowały badane maty, charakteryzowały się znacząco wyższą koncentracją różnych form materii organicznej oraz mineralnych form fosforu i azotu.
W potokach stanowiących siedlisko badanych mat zanotowano wyższe wartości fosforanów i siarczanów.

W próbach gleb łącznie uzyskano 211545 odczytów różnych sekwencji, średnio w próbach 52886 odczytów, które przypisano do 22 typy bakterii (Tab. 8; Ryc. 18). Najwyższą obfitość bakterii wykazały 3 typy: Proteobacteria, Bacteroidetes i Actinobacteria, które stanowiły średnio, odpowiednio: 29,7%, 17,7% i 13,4% ogółem zidentyfikowanych sekwencji. Stosunkowo wysoki udział w mikrobiocenozie gleb stanowiły również bakterie zaliczane do Verrucomicrobia, średnio 6,4%. W grupie fototroficznych bakterii zidentyfikowano trzy typy: Chloroflexi, Chlorobi i Cyanobacteria, które stanowiły średnio, odpowiednio 5,4% 0,9% i 0,6 % ogółu odczytanych sekwencji. Zbliżony udział ilościowy w mikrobiocenozie gleb posiadały

bakterie należące do typów Acidobacteria i Gemmatimonadetes stanowiąc średnio, odpowiednio 5,6% i 4,0%. W badanych glebach wykryto również stosunkowo liczne bakterie zaliczone do nowo opisanych typów WPS-2 (Eremiobacteria) TM7 (Saccharibacteria), AD3 (Dormibacteraeota) OD1 (Percubacteria), których udział w mikrobiocenozie wynosił średnio, odpowiednio: 4,2%, 3,3%, 1,7% i 1,1%. Udział pozostałych, mniej licznych taksonów był bardzo zróżnicowany w poszczególnych próbach gleb i zazwyczaj nie przekraczał średnio 1%.

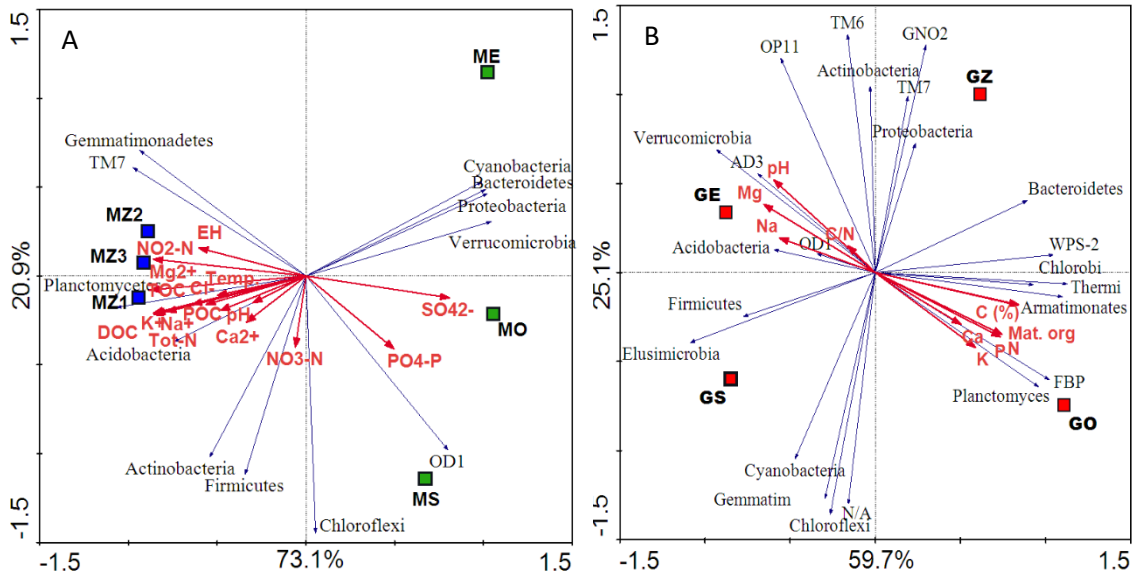


Rycina 18. Zróżnicowanie taksonomiczne bakterii w matach i glebach na poziomie typów

Figure 18. Taxonomic diversity of bacteria at the phylum level in the mats and soils

Najwyższą liczbę zidentyfikowanych sekwencji – 97965 wykazano w glebie zlokalizowanej w rejonie zbiorników (próba GZ), w której najobfitszą formację stanowiły Proteobacteria, Bacteroidetes i Actinobacteria, odpowiednio 36,5%, 30,6% i 12,5%. Dwukrotnie niższą liczbę odczytów 49724 ustalono w glebie występującej w rejonie Potoku Skamieniałego Lasu (próba GS), w której dominującą rolę odgrywały bakterie należące do typów Proteobacteria, Actinobacteria i Bacteroidetes. Taksony te stanowiły w mikrobiocenozie gleby odpowiednio 32,8%, 13,5 11,6%. Niższą liczbę odczytów

odnotowano w glebie występującej w rejonie Potoku Bezimiennego (próba GO), odpowiednio 33004 oraz w glebie występującej w rejonie moreny dennej Lodowca Ekologii (próba GE), odpowiednio 30852 zidentyfikowanych sekwencji. Również w tych glebach dominowały bakterie należące do typów Proteobacteria (średnio 24,7%), Bacteroidetes, (średnio 14,2%) i Actinobacteria (średnio13,7%).



Rycina 19. Analiza redundancji (RDA) zależności pomiędzy typami bakterii w odniesieniu do czynników środowiskowych; (A) maty, (B) gleby

Figure 19. Redundancy analysis (RDA) of the relationship between bacterial phyla in relation to environmental variables; (A) mats, (B) soils

W każdej z badanych gleb znaczącym ilościowo komponentem mikrobiocenozy były Verrucomicrobia, których udział wahał się od 0,5% do 11,9% oraz Acidobacteria, które stanowiły od 3,0% do 10%. Bakterie należące do tych typów występowały najliczniej w glebie z rejonu Potoku Ekologii (próba GE). Ważnym ilościowo składnikiem mikrobiocenozy gleby z rejonu Potoku Bezimiennego były bakterie należące do typu WPS2, które stanowiły 10,9%. Przeprowadzona analiza RDA wykazała istotne zróżnicowanie badanych gleb w odniesieniu do parametrów fizykochemicznych (Ryc. 19). Gleby zlokalizowane w rejonie zbiorników (GZ) oraz Potoku Bezimiennego (GO) charakteryzowały się wyższą koncentracją materii organicznej oraz znaczącym udziałem mineralnych form azotu i fosforu. W glebach zlokalizowanych w rejonie potoków Ekologii i Skamieniałego Lasu czynnikiem wyróżniającym te środowiska było pH oraz koncentracja jonów magnezu i sodu. Porównanie struktury taksonomicznej mat i gleb, bez względu na udział ilościowy poszczególnych typów bakterii, wykazało istotną zależność. Wszystkie taksony na poziomie typów bakterii występujące w matach mikrobialnych były reprezentowane w mikrobiocenozie gleb (Tab. 9).

Tabela 9. Unikalne i wspólne taksony bakterii na poziomie typów, w matach i glebach
Table 9. Unique and common bacterial taxa at the phylum level in mats and soils

Grupy taksonomiczne		
Unikalne w matach	Wspólne	Unikalne w glebach
	Acidobacteria	AD3
	Actinobacteria	Armatimonadetes
	Bacteroidetes	Chlorobi
	Chloroflexi	Elusimicrobia
	Cyanobacteria	FBP
	Firmicutes	GNO2
	Gemmatimonadetes	OP11
	OD1	Thermi
	Planctomycetes	TM6
	Proteobacteria	
	TM7	
	Verrucomicrobia	

Typ Bacteroidetes

W matach mikrobialnych łącznie odczytano 8764 sekwencji zakwalifikowanych do 9 grup taksonomicznych należących do typu Bacteroidetes (Tab. 10, Ryc. 20). W poszczególnych badanych matach liczba zidentyfikowanych grup bakterii wahała się od 4 (próba ME) do 9 (próba MZ2). Najwyższą obfitością charakteryzowały się bakterie należące do trzech rodzin: Flavobacteriaceae, Cytophagaceae, i Chitinophagaceae. Udział tych bakterii wśród Bacteroidetes wynosił średnio, odpowiednio: 32,6%, 23,1% i 22,6%. W matach występujących w potokach dominowały bakterie z rodzin Flavobacteriaceae i Cytophagaceae, średnio, odpowiednio: 49,0% i 42,0%. W matach zbiorników zanotowano dość liczne odczyty Chitinophagaceae i Porphyromonadaceae, które stanowiły średnio, odpowiednio 44,7% i 24,6% w strukturze Bacteroidetes. Analiza PCA potwierdziła różnice w strukturze taksonomicznej głównych dominatów bakteryjnych występujących w matach potoków i zbiorników (Ryc. 21).

Ogółem w badanych glebach zanotowano 44983 odczyty sekwencji zinterpretowanych jako Bacteroidetes (Tab. 10, Ryc. 20). W poszczególnych próbach gleb liczba odczytów wahała się od 2298 w glebie z rejonu Potoku Ekologii (próba GE) do 29971 w glebie zlokalizowanej w rejonie zbiorników (próba GZ). Łącznie wykryto 10 grup taksonomicznych. W badanych glebach liczba zidentyfikowanych grup bakterii wahała się od 7 (próba GE) do 10 (próby GS i GZ). Najbardziej obfitym taksonem były bakterie należące do rodziny Sphingobacteriaceae, które stanowiły w poszczególnych próbach gleb od 20,0% (próba GO) do 75,1% (próba GZ), średnio 40,3% ogółu zidentyfikowanych Bacteroidetes.

Tabela 10. Struktura taksonomiczna bakteriocenoz mat mikrobialnych i gleb (% sekwencji)

Table 10. Taxonomic structure of bacteriocenoses of microbial mats and soil (% sequences)

Grupa taksonomiczna	Stanowisko									
	GS	**GE**	**GO**	**GZ**	**MS**	**ME**	**MO**	**MZ1**	**MZ2**	**MZ3**
Acidobacteria										
Acidobacteria-6	0	0	0	0	0	0	0	0	14,71	4,44
Acidobacteriaceae	45,34	4,04	32,09	67,40	0	0	0	0	0	0
Acidobacteriales	1,05	0	0,86	1,09	0	0	0	0	0	0
AKIW659	1,64	0,78	0	0	0	0	0	0	0	0
c. TM1	0	2,20	0	0	0	0	0	0	0	0
Ellin6075	0,35	1,39	1,21	1,30	61,54	0	100	100	57,35	84,44
Koribacteraceae	16,89	22,90	60,68	29,53	0	0	0	0	0	0
o. DS-18	0,30	5,53	0	0	0	0	0	0	0	0
o. Ellin6513	0,20	20,99	0,11	0	0	0	0	0	0	0
o. iii1-15	9,07	10,35	0	0,03	0	0	0	0	0	0
o. RB41	0	1,23	0	0	0	0	0	0	0	0
o. Sva0725	0	0,61	0	0	0	0	0	0	0	0
RB40	5,63	0,87	0	0	0	0	0	0	0	0
Solibacteraceae	5,43	3,07	0,92	0,10	23,08	0	0	0	19,12	0
Solibacterales	14,10	26,03	4,13	0,55	15,38	0	0	0	8,82	11,11
Liczba sekwencji	**2007**	**3092**	**1742**	**2926**	**13**	**0**	**1**	**35**	**68**	**45**
Actinobacteria										
Acidimicrobiales	8,27	35,52	24,52	16,56	2,86	0	3,17	0,77	13,34	12,66
Actinobacteria	4,65	1,12	3,73	1,52	10,00	0	19,05	2,25	5,72	6,66
Actinomycetales	13,50	3,58	8,60	4,31	19,29	0	3,17	11,24	13,92	11,89
AKIW874	0	0	0	0	0	0	0	0	1,50	2,11
c. OPB41	0	0	0	0	0,71	0	0	1,43	14,33	9,01
C111	0,42	0,02	0,17	0,55	5,00	0	4,76	44,57	21,84	20,42
Dermabacteraceae	0,39	0	0,25	0,16	0	0	0	0	0	0
Dermatophilaceae	0,51	0	1,74	1,12	0	0	0	0	0	0
EB1017	4,19	2,30	0,25	0,10	0	0	0	0	0	0
Frankiaceae	3,75	4,62	10,81	14,00	13,57	0	0	1,48	0,17	0,19
Gaiellaceae	11,05	10,42	7,60	1,93	2,14	0	1,59	0	0,58	0,14
Intrasporangiaceae	9,07	0,63	10,67	1,49	11,43	0	3,17	2,82	1,27	1,58
Kineosporiaceae	0	0	0	0	2,14	0	1,59	0,81	0,23	0
Microbacteriaceae	24,49	2,38	2,38	34,36	4,29	100	11,11	17,79	11,38	27,61
Micrococcaceae	4,66	12,69	1,52	3,62	1,43	0	17,46	0	1,44	1,01
Micromonosporaceae	1,22	1,00	0,11	0,82	0	0	20,63	0,57	1,96	0,05
Mycobacteriaceae	1,13	0,77	0,22	6,71	0,71	0	3,17	0	0,35	0,24
Nocardiaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0,23	0,19
Nocardioidaceae	1,89	0,31	3,68	3,49	7,86	0	4,76	1,00	3,29	1,49
Gaiellales	5,36	1,59	0,91	1,00	0	0	0	0	0	0
Pseudonocardiaceae	1,37	0,57	0,11	1,03	11,43	0	0	13,06	2,66	1,63
Rarobacteraceae	0	0	0	0	0	0	0	0,96	2,31	0,38
Solirubrobacterales	1,89	21,75	20,82	4,44	6,43	0	6,35	0,62	3,00	2,59
Streptomyces	0	0	0	0	0	0	0	0,62	0	0
Streptomycetaceae	0,07	0,51	0,08	1,00	0,71	0	0	0	0,46	0,14
Tsukamurellaceae	2,10	0,20	1,82	1,78	0	0	0	0	0	0
Liczba sekwencji	**6712**	**5084**	**3617**	**12218**	**140**	**3**	**63**	**2091**	**1731**	**2086**
AD3										
c.ABS-6	0	42,24	0	0	0	0	0	0	0	0
c. JG37-AG-4	100	57,76	100	100	0	0	0	0	0	0
Liczba sekwencji	**41**	**2076**	**18**	**82**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**

Tabela 10 c.d.
Table 10 cont.

Grupa taksonomiczna	Stanowisko									
	GS	**GE**	**GO**	**GZ**	**MS**	**ME**	**MO**	**MZ1**	**MZ2**	**MZ3**
Armatimonadetes										
Armatimonadaceae	0	0	0	2,16	0	0	0	0	0	0
c. 0319-6E2	34,59	18,37	44,78	22,26	0	0	0	0	0	0
Fimbriimonadaceae	9,73	14,29	29,52	0,66	0	0	0	0	0	0
o. FW68	15,68	6,12	17,81	67,11	0	0	0	0	0	0
Chthonomonadaceae	8,65	28,57	0	0	0	0	0	0	0	0
c. OPB50	5,41	30,61	7,38	0,17	0	0	0	0	0	0
c. SHA-37	25,95	2,04	0,51	7,64	0	0	0	0	0	0
Liczba sekwencji	**185**	**98**	**393**	**602**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**
Bacteroidetes										
Bacteroidales	2,25	0	0,04	0,06	0	0	0	10,03	2,68	4,14
c. At12OctB3	0,80	0,26	0	0,10	0	0	0	0	0	0
Chitinophagaceae	50,73	24,02	55,86	16,22	1,45	0,30	0,11	2,95	50,62	80,41
Cryomorphaceae	0,97	0	0,06	0,18	0,24	0	0	0	0,62	0
Cytophagaceae	0,33	0,17	3,42	1,24	15,46	40,88	69,78	4,42	6,53	1,32
Flavobacteriaceae	0,21	0	3,71	1,06	60,87	56,84	29,36	10,03	32,67	5,65
Porphyromonadaceae	0	0	0	0	0	0	0	71,39	0,89	1,51
Saprospiraceae	0	0	0	0	0	0	0,48	1,18	0,69	0
Saprospirales	1,16	0,96	0,19	0,56	0	0	0	0	0	0
Sphingobacteriaceae	25,28	40,69	20,02	75,14	21,98	1,98	0,24	0	5,02	6,59
Sphingobacteriales	18,01	31,46	12,91	4,91	0	0	0	0	0	0
Weeksellaceae	0,28	2,44	3,81	0,53	0	0	0,02	0	0,28	0,38
Liczba sekwencji	**5780**	**2298**	**6934**	**29971**	**414**	**658**	**5368**	**339**	**1454**	**531**
Chlorobi	100	100	100	100	0	0	0	0	0	0
Liczba sekwencji	**60**	**203**	**734**	**398**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**
Chloroflexi										
Anaerolineae	0,08	5,64	0,69	15,09	0	0	0	0	0	0
c. C0119	4,02	3,06	0,22	8,62	1,92	0	0	0	5,00	3,70
c. Ellin6529	8,19	11,76	0,80	9,05	2,56	0	83,33	13,43	27,50	11,11
Caldilineaceae	0	0	0	0	0	0	0	5,97	15,00	20,37
Chloroflexaceae	0	0	0	0	0	0	0	71,64	0	0
Kouleothrixaceae	0	0	0	0	0	0	0	8,96	0	0
Ktedonobacteraceae	0	0	0	0	94,23	0	0	0	0	0
Ktedonobacteria	2,13	2,39	0,04	6,90	0	0	0	0	0	0
o. B12-WMSP1	0,06	7,07	31,94	0	0	0	0	0	0	0
o. Ellin6537	0,31	6,12	1,20	0	0	0	0	0	0	0
o. JG30-KF-CM45	2,27	2,96	0,80	20,26	0,64	0	0	0	12,50	16,67
o. mle1-48	2,33	0,38	2,11	35,78	0,64	0	0	0	7,50	0
f. SHA-20	0	0	0	0	0	0	16,67	0	30,00	9,26
Sphaerobacterales	0	0,19	1,60	1,29	0	0	0	0	0	0
Thermogemmatisporaceae	80,60	60,42	60,62	3,02	0	0	0	0	0	0
WCHB1-50	0	0	0	0	0	0	0	0	2,50	38,89
Liczba sekwencji	**4846**	**1046**	**2755**	**232**	**156**	**0**	**6**	**67**	**40**	**54**
Cyanobacteria										
c. ML635J-21	23,40	22,78	0,92	29,73	0	0	0	0	0	0
Chamaesiphonaceae	0	0	0	0	0,13	0	0	4,31	0,30	0,12
Cyanobacteria	0	0	0	0	0	0	0	1,32	0,12	0,29
Nostocaceae	0	0	0	0	0	0	0	12,49	0,11	0
o. MLE1-12	59,22	77,22	25,23	4,05	0	0	0	0	0	0
Phormidiaceae	17,38	0	73,85	66,22	99,86	100,00	99,50	12,86	97,73	96,55
Prochlorococcus	0	0	0	0	0	0	0	0,27	0	0
Pseudanabaenaceae	0	0	0	0	0	0	0	68,38	0,68	1,52
Rivulariaceae	0	0	0	0	0	0	0	0,18	0	0
Synechococcaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0,04	0,01
Xenococcaceae	0	0	0	0	0	0	0,50	0,06	0	0
YS2	0	0	0	0	0	0	0	0,13	1,01	1,51
Liczba sekwencji	**282**	**316**	**218**	**74**	**36103**	**31856**	**36215**	**6198**	**30555**	**28463**

Tabela 10 c.d.
Table 10 cont.

Grupa taksonomiczna	Stanowisko									
	GS	**GE**	**GO**	**GZ**	**MS**	**ME**	**MO**	**MZ1**	**MZ2**	**MZ3**
Deinococcus-Thermus										
Deinococcaceae	100	100	100	100	0	0	0	0	0	0
Liczba sekwencji	**8**	**2**	**774**	**469**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**
Elusimicrobia										
o. FAC88	8,20	67,31	0	0	0	0	0	0	0	0
o. IIb	91,80	32,69	0	100	0	0	0	0	0	0
Liczba sekwencji	**244**	**52**	**0**	**1**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**
Firmicutes										
Acidaminobacteraceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0,67	1,05
Bacillaceae	5,33	4,57	4,35	17,71	12,77	0	0	0	5,83	10,18
Bacillales	0	0	0	0	2,13	0	0	0	2,02	0,70
Clostridiaceae	83,96	88,32	23,19	72,00	0	0	0	0	0	0
Clostridiales	0	0	0	0	8,51	0	0	82,46	47,31	41,40
Eubacteriaceae	0	0	0	0	0	0	0	1,49	8,30	19,65
Exiguobacteraceae	0	0	0	0	0	0	100	2,99	23,77	0,70
Gracilibacteraceae	0	0	0	0	0	0	0	2,24	0	2,11
Lachnospiraceae	4,61	2,03	5,80	4,57	0	0	0	0	0,90	0
Paenibacillaceae	0	0	0	0	4,26	0	0	0	1,12	0,35
Peptococcaceae	1,31	0,51	0	0,57	0	0	0	0	1,79	2,11
Peptostreptococcaceae	2,35	2,54	8,70	0,57	2,13	0	0	0	0,45	0,35
Planococcaceae	0,50	0	15,94	0,29	0	0	0	0	0	0
Ruminococcaceae	1,90	0	40,58	4,00	70,21	0	0	1,49	0,45	0
Staphylococcaceae	0,05	2,03	1,45	0,29	0	0	0	0	0	0
Veillonellaceae	0	0	0	0	0	0	0	9,33	7,40	21,40
Liczba sekwencji	**2213**	**197**	**69**	**350**	**47**	**0**	**36**	**268**	**446**	**285**
FBP	100	100	100	100	0	0	0	0	0	0
Liczba sekwencji	**98**	**32**	**590**	**244**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**
Gemmatimonadetes										
f. A1-B1	0	0	0	0	0	0	0	85,71	44,47	58,23
c. Gemm-1	12,85	25,59	0,22	3,80	0	0	0	0	0	0
f. Ellin5301	5,59	0,13	0	0	0	0	0	0	0	0
Gemmatimonadaceae	6,92	0,25	0	3,96	0	0	0	14,29	55,53	41,77
Gemmatimonadetes	27,92	21,71	0,11	1,90	0	0	0	0	0	0
o. Ellin5290	18,49	3,25	18,92	28,80	0	0	0	0	0	0
o. KD8-87	7,34	26,10	2,42	2,53	0	0	0	0	0	0
o. N1423WL	20,88	22,98	78,33	59,02	0	0	0	0	0	0
Liczba sekwencji	**2342**	**1571**	**1860**	**632**	**0**	**0**	**0**	**70**	**398**	**79**
OD1										
c. Mb-NB09	2,47	2,72	5,70	8,65	0	0	0	0	0	0
c. SM2F11	5,11	47,62	5,70	23,07	100	100	99,32	100	87,65	63,68
c. ZB2	78,31	36,05	69,62	45,67	0	0	0,68	0	12,35	36,32
p. OD1	14,11	13,61	18,99	22,61	0	0	0	0	0	0
Liczba sekwencji	**1134**	**294**	**158**	**867**	**1571**	**6**	**147**	**290**	**162**	**212**
Planctomycetes										
DH61	1,88	0,43	16,03	4,98	0	0	0	0	0	0
Gemmataceae	4,75	37,30	21,37	3,48	0	0	50	4,32	2,58	3,18
Isosphaeraceae	35,13	11,33	39,32	38,86	0	0	0	0	0	0
o. CPla-3	5,25	1,29	5,66	11,22	0	0	0	0	0	0
o. WD2101	37,38	25,68	17,09	34,60	40	0	0	0	0,76	0,51
Pirellulaceae	8,63	11,62	0,32	2,37	60	0	50	88,22	91,97	89,17
Planctomycetaceae	7,00	12,34	0,21	4,50	0	0	0	7,46	4,68	7,15
Liczba sekwencji	**800**	**697**	**936**	**1266**	**10**	**0**	**2**	**1180**	**1046**	**1385**

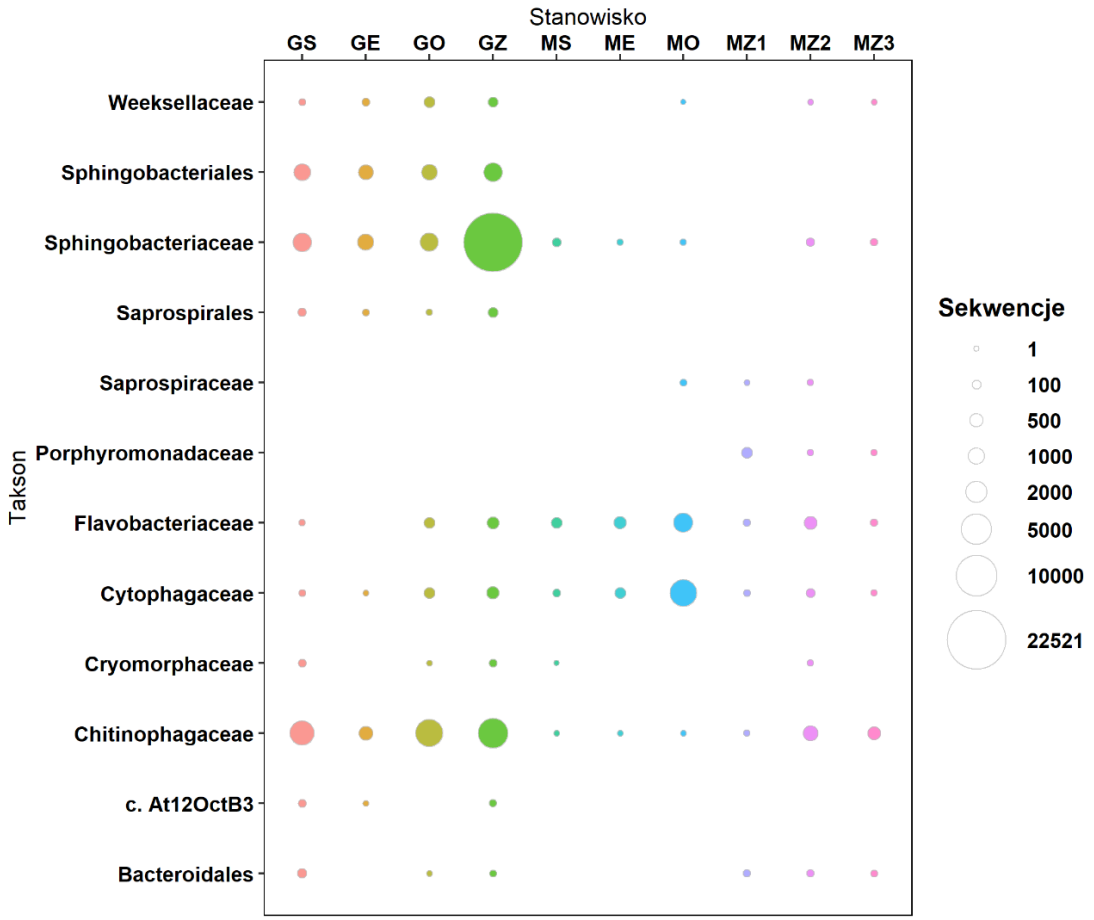
Tabela 10 c.d.
Table 10 cont.

Grupa taksonomiczna	Stanowisko									
	GS	**GE**	**GO**	**GZ**	**MS**	**ME**	**MO**	**MZ1**	**MZ2**	**MZ3**
Alphaproteobacteria										
Acetobacteraceae	6,25	7,47	36,32	4,17	1,13	0	0,04	13,57	7,21	2,38
Alphaproteobacteria	8,51	7,92	4,14	6,35	32,85	25,87	49,38	9,42	4,52	22,88
Beijerinckiaceae	0	0	0	0	0	0	0	0,24	0,78	0,11
Bradyrhizobiaceae	11,04	9,67	7,13	2,27	1,03	0	0,15	0,28	0,78	0,78
Caulobacteraceae	7,06	3,64	22,90	4,57	0,06	0	0,06	0,80	0,25	0,11
Hyphomicrobiaceae	17,89	15,16	2,67	25,01	0,71	0	0,12	0	0,85	0,91
Hyphomonadaceae	0	0	0	0	0,39	0,65	0,92	0	0,08	0,13
Methylocystaceae	0,28	0,87	0,47	2,10	0	0	0	0	0	0
o. BD7-3	0,72	0,19	0,68	1,64	0	0	0	0	0	0
o. Ellin329	9,39	6,13	4,09	3,00	0	0	0	0	0	0
Phyllobacteriaceae	0	0	0	0	0,68	0	0,71	0	0	0
Rhizobiaceae	0,05	4,13	0,10	0,57	0	0	0	0	0	0
Rhizobiales	4,96	28,46	7,18	5,37	0,42	0	0,13	12,06	7,51	3,83
Rhodobacteraceae	0	0	0	0	57,22	66,21	45,91	42,39	52,14	48,09
Rhodospirillaceae	5,72	8,62	4,66	2,85	0	0	0	0	0	0
Rickettsiales	0,24	0,28	3,98	1,60	0	0	0	0	0	0
Sphingomonadaceae	1,77	4,90	5,35	2,16	5,22	6,98	2,57	19,78	23,67	13,22
Sphingomonadales	0	0	0	0	0,13	0,29	0,02	1,46	1,31	0,88
Xanthobacteraceae	26,12	2,55	0,31	38,34	0,16	0	0	0	0,90	6,69
Liczba sekwencji	**5807**	**4697**	**1908**	**11016**	**3102**	**1376**	**5217**	**2123**	**3980**	**3737**
Betaproteobacteria										
Betaproteobacteria	12,76	6,65	1,11	0,73	0	0	0	0	0	0
Burkholderiaceae	2,18	19,14	3,02	20,68	0	0	0	0	0	0
Burkholderiales	1,25	0	2,70	1,46	0	0	0	0	0	0
Comamonadaceae	47,05	4,80	67,94	41,25	99,53	99,98	99,98	74,90	81,52	62,75
f. UD5	0,03	6,73	0	0	0	0	0	0	0	0
o. Ellin6067	8,26	3,10	0	0,01	0,04	0	0,01	1,61	3,88	7,74
o. MKC10	2,89	0	1,90	4,67	0	0	0	0	0	0
o. SC-I-84	11,78	49,22	0,79	0,66	0,01	0	0	0,80	0,72	1,20
Oxalobacteraceae	5,28	7,39	5,40	29,75	0,41	0,02	0,02	21,99	11,60	23,50
Rhodocyclaceae	8,53	2,96	17,14	0,80	0	0	0	0	2,28	4,81
Liczba sekwencji	**3354**	**1353**	**630**	**8764**	**7483**	**8975**	**19171**	**996**	**1802**	**749**
Deltaproteobacteria										
Bdellovibrionaceae	4,03	0,93	0,88	2,53	50	0	50	0	8,93	9,43
Deltaproteobacteria	3,43	4,20	9,12	3,62	0	0	0	0	0	0
Geobacteraceae	0	0	0	0	0	0	0	0	26,79	3,77
Haliangiaceae	2,23	6,29	0,35	1,70	0	0	0	0	0	0
Myxococcaceae	3,65	6,76	0,88	9,80	0	0	0	0	5,36	3,77
Myxococcales	78,29	74,36	67,54	75,49	50	0	50	50	37,50	20,75
Nannocystaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	7,14	62,26
o. MIZ46	7,24	4,43	15,44	4,81	0	0	0	0	0	0
Spirobacillales	0,98	0,47	5,61	2,06	0	0	0	50	14,29	0
Syntrophobacteraceae	0,16	2,56	0,18	0	0	0	0	0	0	0
Liczba sekwencji	**1838**	**429**	**570**	**2766**	**4**	**0**	**2**	**8**	**56**	**53**

Tabela 10 c.d.
Table 10 cont.

Grupa taksonomiczna	Stanowisko									
	GS	**GE**	**GO**	**GZ**	**MS**	**ME**	**MO**	**MZ1**	**MZ2**	**MZ3**
Gammaproteobacteria										
Coxiellaceae	0,92	3,26	1,21	5,21	0	0	0	1,29	4,98	3,72
Enterobacteriaceae	0	4,89	0,09	0,04	0	0	0	0	0	0
Gammaproteobacteria	0	0	0	0	0	0	0	4,88	0	0
Legionellaceae	0,32	0,34	0,93	1,90	0	0	0	0	0,21	0,05
Legionellales	0,83	0,67	1,46	1,49	0	0	0	0	0	0
Methylococcaceae	0	0	0	0	0	0	0	6,94	0,21	0,05
Moraxellaceae	0,24	0,51	1,50	1,43	0	0	0	0	0	0
Pseudomonadaceae	0,26	1,07	0,05	10,06	0	0	75	1,54	0,16	0
Sinobacteraceae	13,60	19,67	3,60	2,49	7,14	0	0	1,03	3,65	6,05
Xanthomonadaceae	83,82	69,59	91,16	77,40	92,86	100	25	84,32	90,79	90,14
Liczba sekwencji	**5322**	**1779**	**4388**	**12657**	**14**	**2**	**16**	**389**	**1889**	**2150**
TM6										
c. SJA-4	100	100	100	100	0	0	0	0	0	0
Liczba sekwencji	**10**	**13**	**3**	**50**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**
TM7										
o. Blgi18	0	0	0	0	0	0	0	0	5,98	4,36
c. SC3	18,57	62,23	27,59	15,25	0	0	0	0	0	0
c. TM7-1	48,82	29,82	61,24	31,61	100	0	100	78,87	80,98	62,71
c. TM7-3	18,57	6,81	9,10	46,58	0	0	0	9,28	3,26	2,91
o. EW055	14,04	1,14	2,07	6,55	0	0	0	11,86	6,52	29,06
o. I025	0	0	0	0	0	0	0	0	1,63	0,73
o. TM7	0	0	0	0	0	0	0	0	1,63	0,24
Liczba sekwencji	**1610**	**969**	**725**	**4609**	**1**	**0**	**1**	**194**	**184**	**413**
Verrucomicrobia										
Chthoniobacteraceae	41,21	90,15	22,15	10,71	2,51	5,35	31,26	2,54	9,04	46,09
f. auto67_4W	11,33	0,33	25,95	14,95	0	0	0	0	0	0
f. Ellin517	0	2,20	0	0,02	0	0	0	0	0	0
f. LD19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,34
f. R4-41B	0	0	0	0	0	0	0	0	0,07	0,06
Methylacidiphilales	1,74	0,82	1,90	5,38	0	0	0	0	0	0
o. S-BQ2-57	0,09	1,96	0,63	0	0	0	0	0	0	0
Opitutaceae	7,90	0,35	27,85	31,31	0	0	0	0	0	0
Pedosphaerales	8,36	1,82	11,39	0,24	0	0	0	0	0	0
Verrucomicrobia	1,50	1,88	2,53	0,07	0	0	0	0	0	0
Verrucomicrobiaceae	27,89	0,49	7,59	37,30	97,49	94,65	67,94	82,98	90,89	53,35
N/A	0	0	0	0	0	0	0,81	14,47	0	0,17
Liczba sekwencji	**4547**	**3676**	**158**	**4107**	**557**	**467**	**1235**	**1140**	**4006**	**1790**
WPS-2	100	100	100	100	0	0	0	0	0	0
Liczba sekwencji	**275**	**725**	**3586**	**2973**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**
N/A	100	100	100	100	0	0	0	0	0	0
Liczba sekwencji	**200**	**125**	**216**	**39**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**	**0**
Liczba wszystkich sekwencji	**49715**	**30824**	**32982**	**97313**	**49607**	**43343**	**67479**	**15353**	**47768**	**41992**

Równie częste w mikrobiocenozie gleb były bakterie należące do rodziny Chitinophagaceae. Udział tych bakterii wahał się od 16,2% (próba GZ) do 55,9% (próba GO), średnio 36,7%. Pozostałe taksony były mniej obfite. Stosunkowo liczną grupę stanowiły sekwencje zaliczone do rzędu Sphingobacteriales, bez wskazania dominującego niższego taksonu. Udział tych sekwencji wahał się od 4,9% (próba GZ) do 31,5% (próba GE), średnio 16,8%. W glebach występujących w rejonie Potoku Bezimiennego oraz w rejonie zbiorników zanotowano wyższą częstość odczytów Flavobacteriaceae i Cytophagaceae, które stanowiły średnio odpowiednio 2,4% i 2,3%. Charakterystycznym komponentem w strukturze gleb z rejonów Potoków Ekologii i Bezimiennego były bakterie z rodziny Weeksellaceae, które stanowiły odpowiednio 2,4% i 3,8%.



Rycina 20. Struktura taksonomiczna Bacteroidetes w matach i glebach
Figure 20. Taxonomic structure of Bacteroidetes of mats and soils

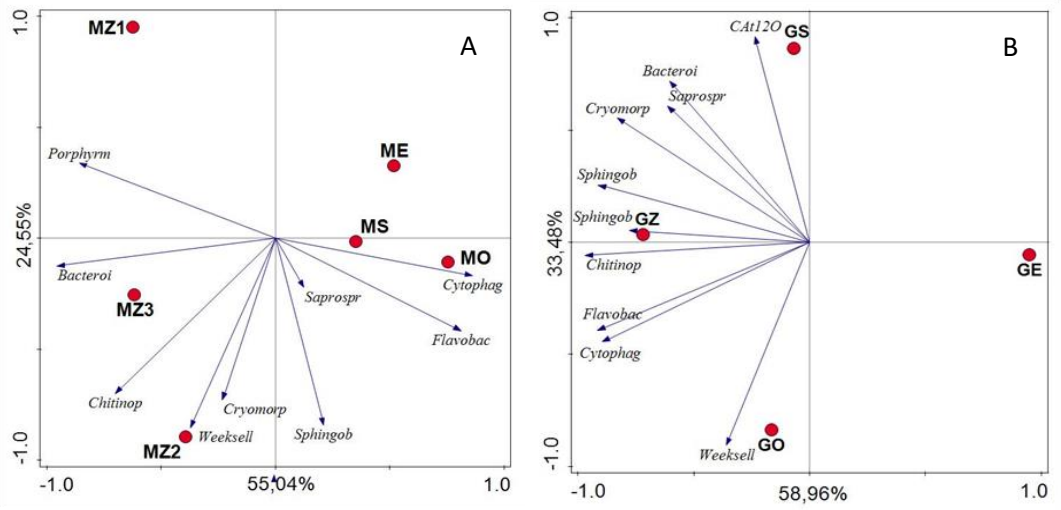
Porównanie struktury taksonomicznej Bacteroidetes mat i gleb, bez względu na udział ilościowy poszczególnych grup, wykazało istotną zależność analizowanych mikrobiocenoz (Tab. 11). Spośród 12 wykrytych taksonów 7 występowało zarówno

w glebach jak i matach. W strukturze mikrobiocenozy mat wspólne taksony obejmowały 96,5% wszystkich zidentyfikowanych sekwencji. W strukturze gleb wspólne taksony stanowiły 90,0% ogółu zidentyfikowanych sekwencji. Największy udział wspólnych taksonów (7 grup) wykazano w mikrobiocenozach mat i gleb w rejonie najstarszej moreny, próby MZ1-3 i GZ. Najniższą współzależność związaną z jedynie z 3 taksonami odnotowano w rejonie najmłodszych gleb (próby GE i ME) położonych w bezpośrednim sąsiedztwie Lodowca Ekologii.

Tabela 11. Unikalne i wspólne taksony Bacteroidetes w matach i glebach
Table 11. Unique and common bacterial taxa of Bacteroidetes in mats and soils

Grupy taksonomiczne			
Unikalne w matach	Wspólne	Unikalne w glebach	
Porphyromonadaceae	Chitinophagaceae	c. At12OctB3	
Saprospiraceae	Cryomorphaceae	Saprospirales	
	Cytophagaceae	Sphingobacteriales	
	Flavobacteriaceae		
	Sphingobacteriaceae		
	Weeksellaceae		
3,46%	96,54%	90,04%	9,96%

Analiza PCA wykazała istotną odmienność struktury taksonomicznej gleby z rejonu Potoku Ekologii, charakteryzującej się uboższym składem i mniejszą obfitością izolowanych sekwencji (Ryc. 21).



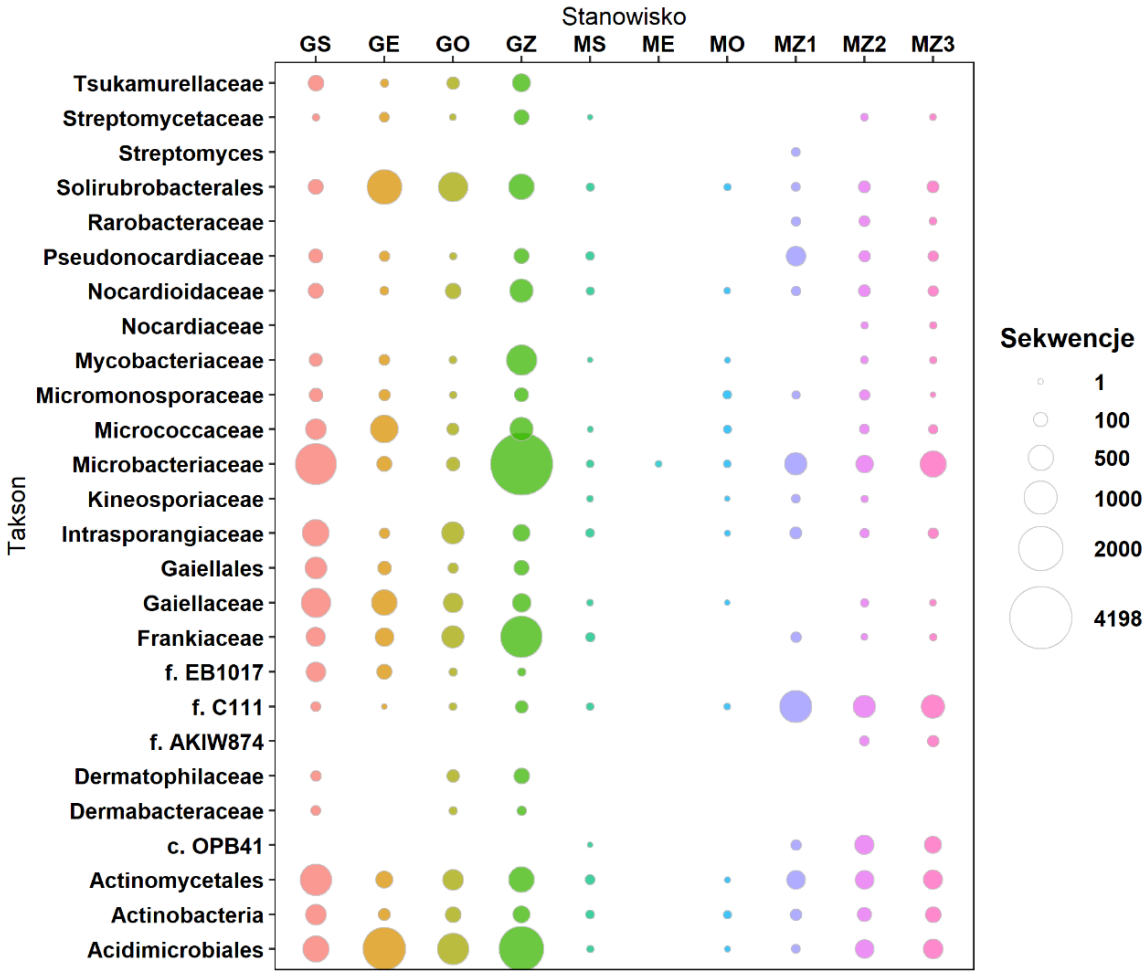
Rycina 21. Analiza głównych składowych (PCA) struktury taksonomicznej Bacteroidetes w matach (A) i glebach (B)
Figure 21. Principal component analysis (PCA) of taxonomic structure of Bacteroidetes in mats (A) and soils (B)

Typ Actinobacteria

W matach mikrobialnych liczba odczytów Actinobacteria była czterokrotnie niższa w porównaniu z glebami i wynosiła 6114 (Tab. 10, Ryc. 22). Jednocześnie wykazano bardzo istotną różnicę w obfitości tych bakterii w matach potoków i zbiorników, w których odczyty sekwencji wynosiły średnio, odpowiednio 69 i 1969. W macie występującej w potoku moreny dennej Lodowca Ekologii zanotowano jedynie 3 odczyty Actinobacteria. W matach pozostałych dwóch potoków, mimo stosunkowo wysokiej różnorodności taksonomicznej, odczyty były sporadyczne. Znacząco wyższe odczyty zanotowano w matach zbiorników astatycznych. Najwyższą obfitością wśród Actinobacteria charakteryzowała się rodzina C111. Udział tych bakterii w mikrobiocenozie mat zbiorników wahał się od 20,4% do 44,6%, średnio 28,9%. Drugą dominującą grupą bakterii była rodzina Microbacteriaceae. Udział tych bakterii wahał się od 11,4% do 27,6%, średnio 18,9%. Udział trzeciego dominanta bakterii z rzędu Actinomycetales był wyrównany we wszystkich matach i wynosił średnio 12,4%. Udział sekwencji należących do Acidomicrobiales, Pseudonocardiaceae i klasy OPB41 był bardzo zróżnicowany w matach badanych zbiorników. Przeprowadzona Analiz PCA potwierdziła istotne różnice ilościowe i jakościowe w strukturze mat pochodzących z dwóch typów środowisk wodnych. Charakterystyczna dla mat potoków była bardzo uboga struktura Actinobacteria (Ryc. 23).

W próbach gleb odczytanych zostało łącznie 27631 sekwencji przypisanych do Actinobacteria. Poprawną identyfikację uzyskano dla 26 grup taksonomicznych, w tym zidentyfikowanych 16 rodzin. W czterech przypadkach uzyskano odczyty dotyczące nowo opisanych taksonów: AKIW874, OPB41, C111, EB1017. W czterech przypadkach odczytane sekwencje przypisano jedynie do poziomu rzędów. W badanych glebach największą częstością występowania charakteryzowały się bakterie należące do grup taksonomicznych: Acidomicrobiales, Microbacteriaceae oraz Solirubrobacterales, które wśród Actinobacteria stanowiły średnio, odpowiednio 21,2%, 15,9% i 12,2%. Niższą obfitością charakteryzowały się Intrasporangiaceae (5,5%), Frankiaceae (8,3%) i Gaiellaceae (7,7%). Rozkład poszczególnych taksonów w badanych glebach był bardzo zróżnicowany. Najwyższy poziom odczytów, wynoszący 12218 sekwencji zanotowano w glebie zlokalizowanej w rejonie astatycznych zbiorników, MZ1-MZ3. Trzy taksony Microbacteriaceae, Acidomicrobiales i Frankiaceae stanowiły 64,9% ogółu bakterii występujących w mikrobiocenozie tej gleby. Dwukrotnie niższy poziom odczytów 6712 zanotowano w glebie występującej w rejonie Potoku Skamieniałego Lasu. Najwyższą

obfitością charakteryzowały się Microbacteriaceae (24,5%) oraz Actinomycetales (13,5%). W pozostałych glebach zanotowano niższe odczyty specyficznych sekwencji, które przypisano do głównych, dominujących taksonów Acidomicrobiales i Solirubrobacterales, stanowiących średnio, odpowiednio 30,0% oraz 21,3%. Analiza PCA potwierdziła większą obfitość zidentyfikowanych sekwencji w glebach występujących w rejonach Potoku Skamieniałego Lasu (próba GS) oraz zbiorników astatycznych (próba GZ). Najistotniejszą rolę w wyróżnieniu prób gleb ze stanowisk GS i GZ odgrywały taksony Acidimicrobiales i C111, natomiast prób gleb ze stanowisk GO i GE Solirubrobacterales (Ryc. 23).



Rycina 22. Struktura taksonomiczna Actinobacteria w matach i glebach
Figure 22. Taxonomic structure of Actinobacteria in mats and soils

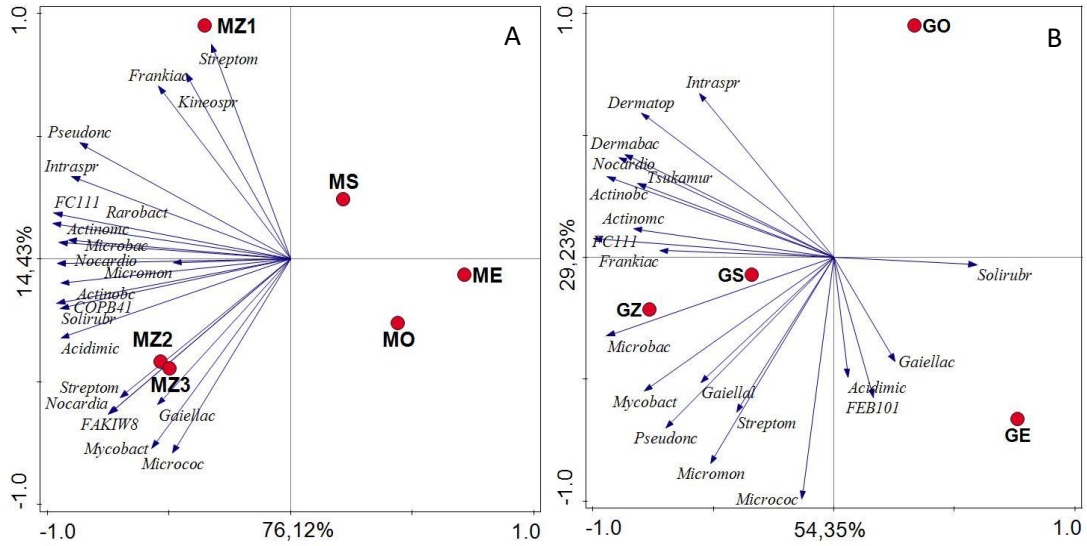
Porównanie struktury taksonomicznej Actinobacteria mat i gleb, bez względu na udział ilościowy poszczególnych grup, wykazało istotną współzależność badanych mikrobiocenoz (Tab. 12). W glebach i matach wykazano odpowiednio 5 i 6 unikalnych

dla tych środowisk taksonów. W strukturze mikrobiocenozy mat wspólne taksony obejmowały 89,4% wszystkich zidentyfikowanych sekwencji. W strukturze gleb wspólne taksony stanowiły 93,7% ogółu zidentyfikowanych sekwencji. Największy udział wspólnych taksonów, 16 grup taksonomicznych, wykazano w mikrobiocenozach gleb i mat w rejonie najstarszej moreny (próba GZ) oraz w rejonie zbiorników astatycznych (próby MZ).

Tabela 12. Unikalne i wspólne taksony Actinobacteria w matach i glebach
Table 12. Unique and common bacterial taxa of Actinobacteria in mats and soils

Grupy taksonomiczne			
Unikalne w matach	Wspólne		Unikalne w glebach
AKIW874	Acidimicrobiales		Dermabacteraceae
c. OPB41	Actinobacteria		Dermatophilaceae
Streptomyces	Actinomycetales		EB1017
Nocardiaceae	C111		Gaiellales
Rarobacteraceae	Frankiaceae		Tsukamurellaceae
Kineosporiaceae	Gaiellaceae		
	Intrasporangiaceae		
	Microbacteriaceae		
	Micrococcaceae		
	Micromonosporaceae		
	Mycobacteriaceae		
	Nocardioidaceae		
	Pseudonocardiaceae		
	Solirubrobacterales		
	Streptomycetaceae		
10,64%	89,36%	93,70%	6,30%

Najniższą współzależność związaną jedynie z jednym taksonem odnotowano w rejonie najmłodszych gleb (próby GE i ME) położonych w bezpośrednim sąsiedztwie Lodowca Ekologii. Zasadniczą rolę wśród Actinobacteria w kreowaniu mikrobiocenoz mat i gleb pełniły bakterie należące do rodziny Microbacteriaceae, a w mniejszym stopniu Actinomycetales i Solirubrobacterales.



.

Rycina 23. Analiza głównych składowych (PCA) struktury taksonomicznej Actinobacteria w matach (A) i glebach (B)

Figure 23. Principal component analysis (PCA) of taxonomic structure of Actinobacteria in mats (A) and soils (B)

Klasa Alphaproteobacteria

W analizowanych próbach mat odczytanych zostało łącznie 19535 sekwencji (Tab. 10, Ryc. 24) Poprawną adnotację uzyskano dla 10 rodzin. W przypadku sekwencji zakwalifikowanych do jednej klasy i dwóch rzędów nie zidentyfikowano niższych wskazań taksonomicznych. Wykazano istotne różnice w strukturze mikrobiocenozy poszczególnych mat. We wszystkich próbach dominowały bakterie zidentyfikowane jako Rhodobacteraceae, których udział wahał się od 42,4% (próba MZ1) do 66,2% (próba ME), średnio 52,0%. Kolejną istotną grupą były bakterie z rodziny Sphingomonadaceae, których udział wahał się od 2,6% (próba MO) do 23,7% (próba MZ2), średnio 11,9%. Wykazano istotną różnicę w obfitości tych bakterii w matach występujących w potokach i zbiornikach, średnio odpowiednio 4,9% i 18,9%. Podobną zależność, t.j. znamiennie wyższy udział bakterii należących do rodziny Acetobacteraceae oraz rzędu Rhizobiales wykazano w matach występujących w zbiornikach. Udział tych taksonów w matach zbiorników wynosił odpowiednio 7,7% i 7,8%, podczas gdy w matach potoków nie przekraczał średnio 0,5%. Znaczną liczebność w mikrobiocenozie mat stanowiły sekwencje Alphaproteobacteria, których nie udało się zakwalifikować do niższego taksonu. W matach potoków udział tych bakterii wahał się od 25,9% (próba ME) do 49,4% (próba MO), średnio 36,0%. W matach zbiorników astatycznych udział bakterii

z tej grupy był średnio trzykrotnie niższy i wynosił 12,3%. W jednej z mat zbiorników (próba MZ3) stosunkowo obficie (6,7%) występowały bakterie z rodziny Xanthobacteraceae. Udział pozostałych taksonów był sporadyczny. Analiza PCA potwierdziła różnice w strukturze taksonomicznej głównych dominatów bakteryjnych występujących w matach potoków i zbiorników (Ryc. 25).



Rycina 24. Struktura taksonomiczna Alphaproteobacteria w matach i glebach
Figure 24. Taxonomic structure of Alphaproteobacteria in mats and soils

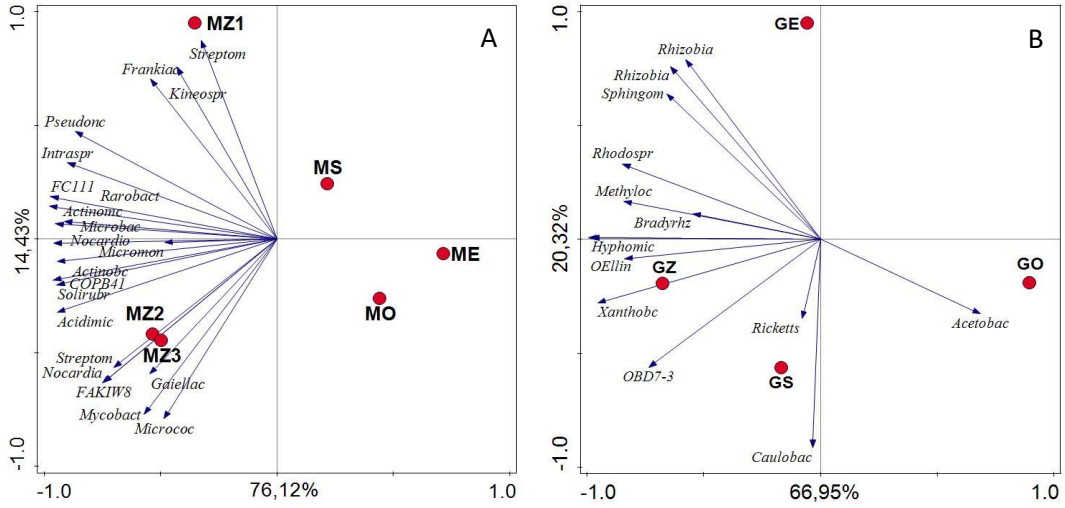
Ogółem w badanych glebach zarejestrowano 23428 odczytów sekwencji zidentyfikowanych jako Alphaproteobacteria. W poszczególnych próbach gleb liczba odczytów wahała się od 1908 w glebie z rejonu Potoku Bezimiennego (próba GO) do 11016 w glebie zlokalizowanej w rejonie zbiorników astatycznych (próba GZ). W badanych glebach zidentyfikowano 14 grup taksonomicznych bakterii. Najbardziej obfitym taksonem były bakterie należące do rodziny Xanthobacteraceae, które stanowiły w poszczególnych próbach gleb od 0,3% (próba GO) do 38,3% (próba GZ), średnio 16,8% Podobny udział w mikrobiocenozie gleb stanowiły bakterie należące do rodziny Hyphomicrobiaceae. Udział tych bakterii wahał się od 2,7% (próba GO) do 25,0% (próba

GZ), średnio 15,2%. Stosunkowo liczną grupę stanowiły sekwencje zaliczone do rodziny Acetobacteraceae. Udział tych sekwencji wahał się od 4,2% (próba GZ) do 36,3% (próba GO), średnio 13,6%. Sekwencje należące do rzędu Rhizobiales stanowiły znaczący udział (28,5%) w mikrobiocie gleby zlokalizowanej w rejonie Potoku Ekologii. W pozostałych glebach sekwencje te występowały mniej licznie, średnio 5,8%. Znaczącym komponentem mikrobiocenozy gleby z rejonu Potoku Bezimiennego (22,9%) były bakterie należące do rodziny Caulobacteraceae. W pozostałych glebach udział tych bakterii wynosił średnio 5,1%. We wszystkich próbach gleb odnotowano obecność taksonów: Bradyrhizobiaceae, Rhodospirillaceae i nowo opisanego rzędu Ellin329, które stanowiły średnio odpowiednio 7,5%, 5,5% i 5,7%. Pozostałe taksony był mniej liczne. Analiza PCA wykazała istotne zróżnicowanie struktury taksonomicznej gleb. Sekwencje zaliczone do grup taksonomicznych Hyphomicrobiaceae i Ellin329 były czynnikiem wyróżniającym glebę zlokalizowaną w rejonie zbiorników astatycznych (próba GZ). Dla gleb z rejonów Potoku Skamieniałego Lasu (próba GS) oraz Potoku Bezimiennego (próba GO) czynnikami wyróżniającymi były odpowiednio Caulobacteraceae oraz Acetobacteraceae. Gleba z rejonu Potoku Ekologii charakteryzowała się znaczącym udziałem sekwencji zaliczonych do rzędu Rhizobiales (Ryc. 25).

Porównanie struktury taksonomicznej Alphaproteobacteria występujących w matach i glebach, bez względu na udział ilościowy poszczególnych grup, wykazało istotną współzależność badanych mikrobiocenoz (Tab. 13). W glebach i matach wykazano odpowiednio 6 i 5 unikalnych dla tych środowisk taksonów. W strukturze mikrobioty mat wspólne taksony obejmowały 48,0% wszystkich zidentyfikowanych sekwencji. W strukturze gleb wspólne taksony stanowiły 85,2% ogółu zidentyfikowanych sekwencji. Największy udział wspólnych taksonów (9 grup), wykazano w mikrobiocie gleb i mat w rejonie Potoku Skamieniałego Lasu (próby GS i MS) oraz w rejonie zbiorników astatycznych (próby GZ i MZ) - 8 wspólnych taksonów. Najniższą współzależność związaną jedynie z dwoma taksonami odnotowano w rejonie najmłodszych gleb (próby GE i ME) położonych w bezpośrednim sąsiedztwie Lodowca Ekologii. Zasadniczą rolę wśród Alphaproteobacteria w kreowaniu mikrobiomów gleb i mat pełniły bakterie należące do rodziny Sphingomonadaceae.

Tabela 13. Unikalne i wspólne taksony Alphaproteobacteria w matach i glebach
Table 13. Unique and common bacterial taxa of Alphaproteobacteria in mats and soils

Grupy taksonomiczne			
Unikalne w matach	Wspólne	Unikalne w glebach	
Beijerinckiaceae	Acetobacteraceae	Methylocystaceae	
Hyphomonadaceae	Alphaproteobacteria	o. BD7-3	
Phyllobacteriaceae	Bradyrhizobiaceae	o. Ellin329	
Rhodobacteraceae	Caulobacteraceae	Rhizobiaceae	
Sphingomonadales	Hyphomicrobiaceae	Rhodospirillaceae	
	Rhizobiales	Rickettsiales	
	Sphingomonadaceae		
	Xanthobacteraceae		
51,97%	48,03%	85,20%	14,80%

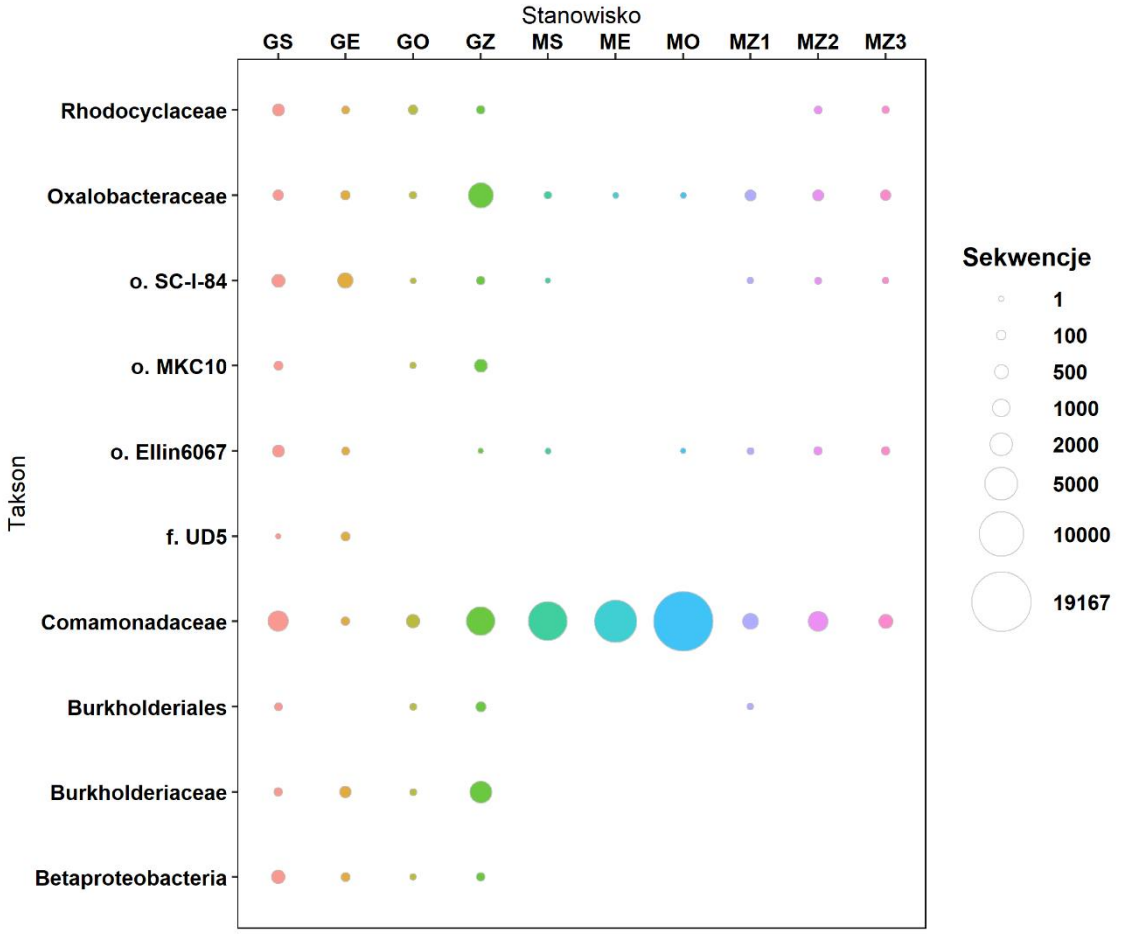


Rycina 25. Analiza głównych składowych (PCA) struktury taksonomicznej Alphaproteobacteria w matach (A) i glebach (B)
Figure 25. Principal component analysis (PCA) of taxonomic structure of Alphaproteobacteria in mats (A) and soils (B)

Klasa Betaproteobacteria

W analizowanych próbach mat odczytanych zostało łącznie 39176 sekwencji (Tab. 10, Ryc. 26). Zidentyfikowano 6 grup taksonomicznych, w tym 3 rodziny oraz 3 rzędy bez wskazania niższych taksonów. Wykazano istotne różnice w strukturze mikrobiocenoz poszczególnych mat. We wszystkich próbach dominowały bakterie zidentyfikowane jako Comamonadaceae, których udział wahał się od 62,8% (próba MZ3)

do 99,98% (próba ME), średnio 86,4%. Jedynie w matach zbiorników, istotną grupą były bakterie z rodziny Oxalobacteraceae, których udział wahał się od 11,6% (próba MZ2) do 23,5% (próba MZ3), średnio 19,0%. W matach występujących w potokach liczebność tych bakterii była znacznie niższa i wynosiła średnio 0,1%. Wyższy udział bakterii należących do rzędów Ellin6067, SCI-I-84 oraz rodziny Rhodocyclaceae wykazano w matach występujących w zbiornikach astatycznych. Udział tych taksonów wynosił średnio odpowiednio 4,4%, 0,9% i 2,4%, podczas gdy w matach potoków nie przekraczał średnio 0,1%. Pozostałe taksony występowały sporadycznie.



Rycina 26. Struktura taksonomiczna Betaproteobacteria matach i glebach
Figure 26. Taxonomic structure of Betaproteobacteria in mats and soils

Ogółem w badanych glebach zidentyfikowano 14101 sekwencji należących do Betaproteobacteria. W poszczególnych próbach gleb liczba odczytów wahała się od 630 w glebie z rejonu Potoku Bezimiennego (próba GO) do 8764 w glebie zlokalizowanej w rejonie zbiorników astatycznych (próba GZ). W badanych glebach zidentyfikowano 10 grup taksonomicznych, w tym pięć rodzin, cztery rzędy i jedną klasę bez wskazania niższych taksonów. Najczęstszym taksonem były bakterie należące do rodziny

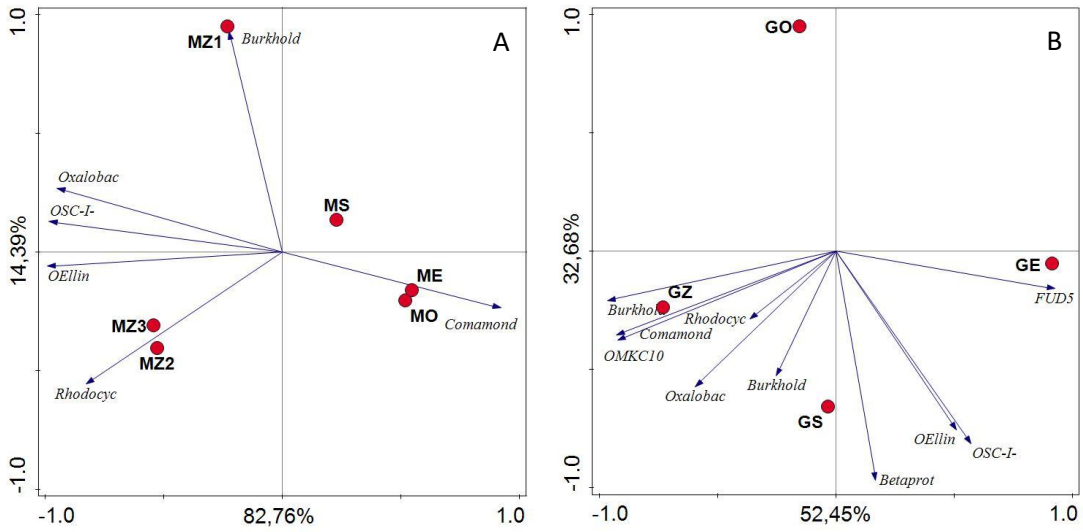
Comamonadaceae, które stanowiły w poszczególnych próbach gleb od 4,8% (próba GE) do 67,9% (próba GO), średnio 40,3% Betaproteobacteria. Stosunkowo liczną grupę stanowiły sekwencje zaliczone do rodziny Oxalobacteraceae. Ich udział wahał się od 5,3% (próba GS) do 29,8% (próba GZ), średnio 11,9%. Podobny udział w mikrobiocenozie gleb stanowiły bakterie należące do rodziny Burkholderiaceae. Udział tych bakterii wahał się od 2,2% (próba GS) do 20,7% (próba GZ), średnio 11,3%. Ważnym komponentem mikrobiocenozy gleb był nowo wykryty rząd SC-I-84, stanowiący od 0,7% (próba GZ) do 49,2% (próba GE), średnio 15,6%. Niższy udział w mikrobiocie gleb stanowiły sekwencje należące do Rhodocyclaceae. Udział tych bakterii wahał się od 0,8% (próba GZ) do 17,1% (próba GO), średnio 7,4%. Znaczącym komponentem mikrobiocenozy gleby występującej w rejonie Potoku Skamieniałego Lasu (8,3%), były bakterie należące do nowo opisanego rzędu Ellin6067. W pozostałych glebach udział tych bakterii nie przekraczał 1,0%. Bakterie z rodziny UD5 stanowiły istotny komponent gleby z rejonu Potoku Ekologii - 6,7%. Pozostałe taksony występowały sporadycznie.

Porównanie struktury taksonomicznej Betaproteobacteria w glebach i matach bez względu na udział ilościowy poszczególnych grup taksonomicznych wykazało istotną współzależność tych mikrobiocenoz (Tab. 14). W glebach stwierdzono bakterie należące do 4 unikatowych taksonów. Wszystkie grupy taksonomiczne występujące w matach występowały również w glebach - zaliczono do tej grupy 6 taksonów, w tym dwa nowo opisane rzędy Elin 6067 i SC-I-84. Najwyższą jakościową współzależność zanotowano pomiędzy glebami zlokalizowanymi w rejonie zbiorników (próba GZ) oraz mat zbiorników (próba MZ). W glebach zlokalizowanych w rejonie potoków oraz w matach występujących w potokach współzależność taksonomiczna była niższa i wahała się od 1 (próba GO-MO) do 4 taksonów (próba GS-MS).

Tabela 14. Unikalne i wspólne taksony Betaproteobacteria w matach i glebach
Table 14. Unique and common bacterial taxa of Betaproteobacteria in mats and soil

Grupy taksonomiczne			
Unikalne w matach	Wspólne		Unikalne w glebach
	Comamonadaceae		Betaproteobacteria
	o. Ellin6067		Burkholderiaceae
	o. SC-I-84		f. UD5
	Oxalobacteraceae		o. MKC10
	Rhodocyclaceae		
	Burkholderiales		
0%	100%	74,82%	25,18%

Analiza PCA potwierdziła różnice w strukturze taksonomicznej bakterii występujących w matach potoków i zbiorników (Ryc. 27). W matach potoków czynnikiem wyróżniającym te mikrobiocenozy były bakterie należące do rodziny Comamonadaceae. Dla mat występujących w zbiornikach charakterystycznymi taksonami były Burkholderiales (próba MZ1) oraz Rhodocyclaceae (próby MZ2 i MZ3). Analiza PCA wykazała istotne zróżnicowanie struktury taksonomicznej gleb (Ryc. 27). Sekwencje zaliczone do rodziny Burkholderiaceae wyróżniały glebę zlokalizowaną w rejonie zbiorników (próba GZ). Glebę z rejonów Potoku Ekologii (próba GE) wyróżniały bakterie z nowo opisanej rodziny UD5. Gleba z rejonu Potoku Skamieniałego Lasu charakteryzowała się znaczącym udziałem sekwencji zaliczonych do grupy niesklasyfikowanych taksonów.

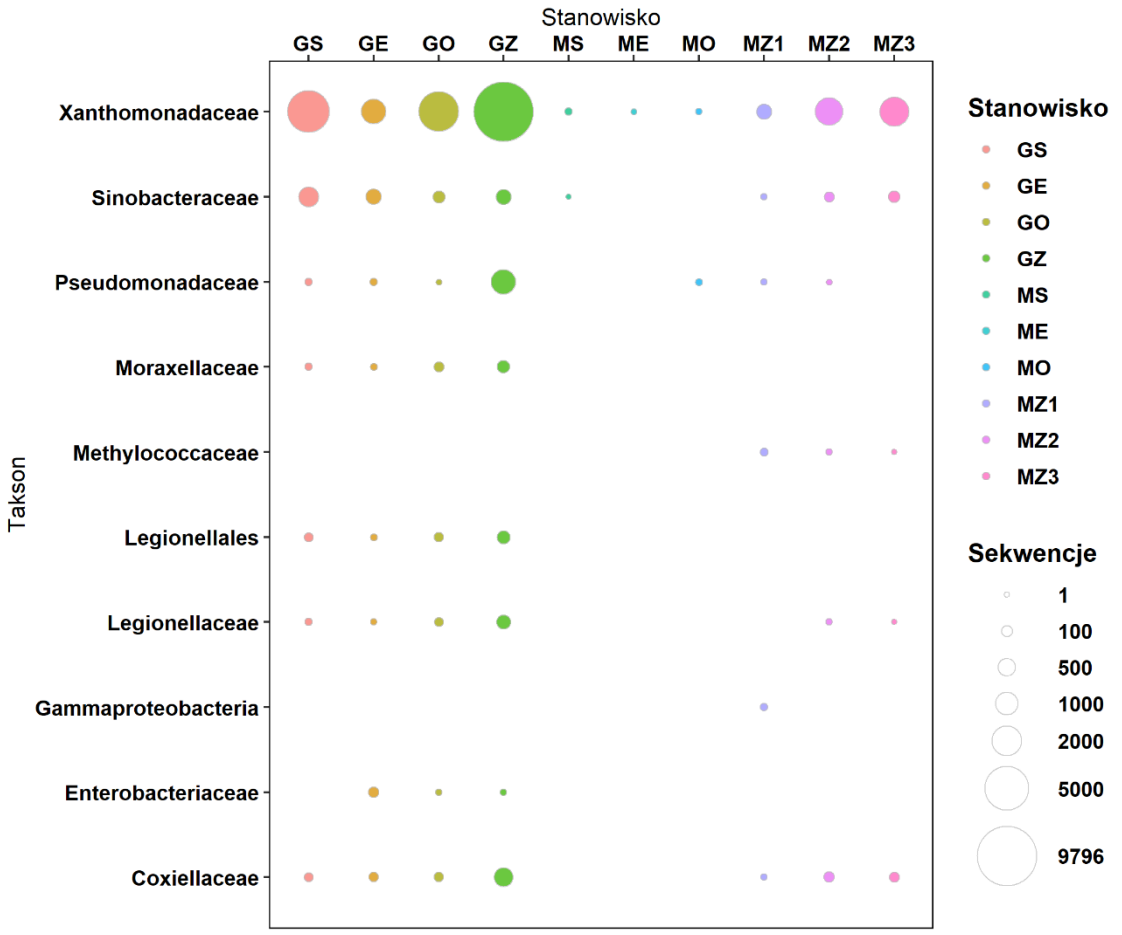


Rycina 27. Analiza głównych składowych (PCA) struktury taksonomicznej Betaproteobacteria w matach (A) i glebach (B)
Figure 27. Principal component analysis (PCA) of taxonomic structure of Betaproteobacteria in mats (A) and soils (B)

Klasa Gammaproteobacteria

W analizowanych próbach mat odczytanych zostało łącznie 4460 sekwencji Gammaproteobacteria (Tab. 10, Ryc. 28). Zidentyfikowano sześć rodzin. Wykazano istotne różnice w strukturze mikrobiocenozy poszczególnych mat. We wszystkich próbach dominowały bakterie zidentyfikowane jako Xanthomonadaceae, których udział wahał się od 25,0% (próba MO) do 100% (próba ME), średnio 80,5%. W matach zbiorników, istotnym komponentem były bakterie należące do rodzin Sinobacteraceae, Coxiellaceae i Methylococcaceae, których udział wynosił średnio, odpowiednie 3,6%, 3,3% 2,4%. W macie występującej w Potoku Bezimiennym stwierdzono charakterystyczny skład mikrobiocenozy z dominującą rolą bakterii z rodziny Pseudomonadaceae. Udział pozostałych taksonów był sporadyczny i ilościowo bardzo ograniczony.

Ogółem w badanych glebach zidentyfikowano 24146 sekwencji należących do Gammaproteobacteria (Tab. 10, Ryc. 28). W poszczególnych próbach gleb liczba odczytów wahała się od 1779 w glebie z rejonu Potoku Ekologii (próba GE) do 12657 w glebie zlokalizowanej w rejonie zbiorników astatycznych (próba GZ). W badanych glebach zidentyfikowano 8 grup taksonomicznych, w tym siedem rodzin i jeden rząd bez wskazania niższych taksonów. Najczęściej identyfikowano sekwencje należące do rodziny Xanthomonadaceae, które stanowiły w poszczególnych próbach gleb od 69,6% (próba GE) do 91,2% (próba GO), średnio 80,5% ogółu zidentyfikowanych Gammaproteobacteria. Stosunkowo liczną grupę stanowiły sekwencje zaliczone do rodziny Sinobacteraceae. Udział tych sekwencji wahał się od 2,5% (próba GZ) do 19,7% (próba GE), średnio 9,8%. Umiarkowany udział w mikrobiocenozie gleb miały bakterie należące do rodziny Pseudomonadaceae. Udział tych bakterii wynosił 10,1% w próbie GZ, a w pozostałych glebach nie przekraczał 1,0%. Niższy udział w mikrobiocenozie gleb stanowiły sekwencje należące do Rhodocyclaceae. Pozostałe taksony występowały sporadycznie średnio 2,7%.



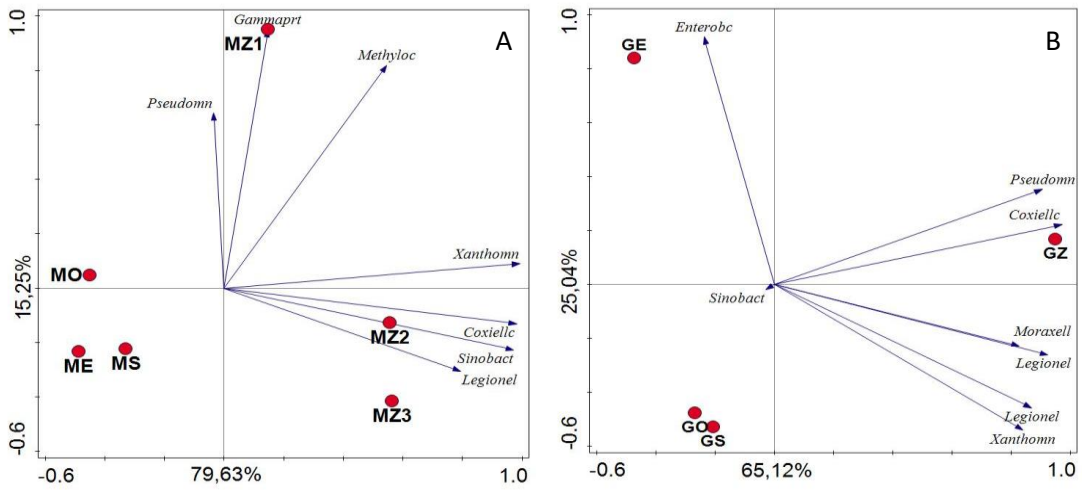
Rycina 28. Struktura taksonomiczna Gammaproteobacteria w matach i glebach
Figure 28. Taxonomic structure of Gammaproteobacteria in mats and soils

Porównanie struktury taksonomicznej Gammaproteobacteria występujących w matach i glebach, bez względu na udział ilościowy poszczególnych grup, wykazało istotną współzależność (Tab. 15). W matach i glebach wykazano odpowiednio 1 i 3 unikalne dla tych środowisk taksony. W strukturze mikrobiocenozy mat, 5 wspólnych taksonów obejmowało 99,3% wszystkich zidentyfikowanych sekwencji. W strukturze gleb wspólne taksony stanowiły 97,2% ogółu opisanych sekwencji. Największy udział wspólnych taksonów, 5 grup, wykazano w mikrobiocenozach gleb i mat w rejonie zbiorników astatycznych (próby GZ i MZ2). Najniższą współzależność związaną jedynie z jednym taksonem odnotowano w rejonie najmłodszych gleb (próby GE i ME), położonych w bezpośrednim sąsiedztwie Lodowca Ekologii. Zasadniczą rolę wśród Gammaproteobacteria w kreowaniu mikrobiocenozy gleb i mat pełniły bakterie należące do rodziny Xanthomonadaceae.

Tabela 15. Unikalne i wspólne taksony Gammaproteobacteria w matach i glebach
Table 15. Unique and common bacterial taxa of Gammaproteobacteria in mats and soils

Grupy taksonomiczne			
Unikalne w matach	Wspólne	Unikalne w glebach	
Methylococcaceae	Coxiellaceae	Enterobacteriaceae	
	Legionellaceae	Legionellales	
	Pseudomonadaceae	Moraxellaceae	
	Sinobacteraceae		
	Xanthomonadaceae		
0,72%	99,28%	97,21%	2,79%

Analiza PCA potwierdziła różnice w strukturze taksonomicznej bakterii występujących w matach potoków i zbiorników oraz glebach (Ryc. 29). W matach zbiorników czynnikiem wyróżniającym te mikrobiocenozy były bakterie należące do rodziny Xanthomonadaceae. Sekwencje Pseudomonadaceae wyróżniały glebę zlokalizowaną w rejonie zbiorników. Analiza PCA wykazała istotne zróżnicowanie struktury taksonomicznej gleb. Sekwencje zaliczone do rodziny Pseudomonadaceae wyróżniały glebę zlokalizowaną w rejonie zbiorników (próba GZ).

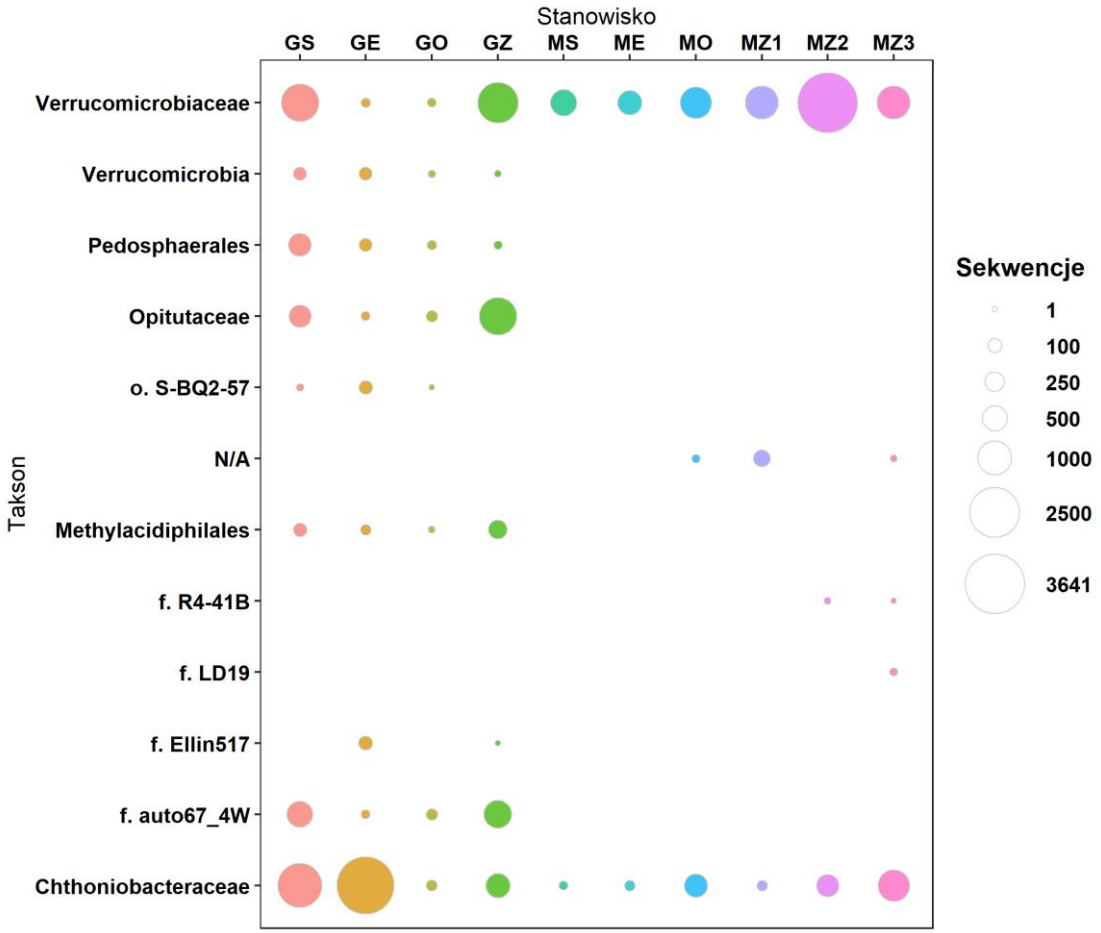


Rycina 29. Analiza głównych składowych (PCA) struktury taksonomicznej Gammaproteobacteria w matach (A) i glebach (B)
Figure 29. Principal component analysis (PCA) of taxonomic structure of Gammaproteobacteria in mats (A) and soils (B)

Typ Verrucomicrobia

W analizowanych próbach mat odczytanych zostało łącznie 9195 sekwencji, zakwalifikowanych do 4 rodzin (Tab. 10, Ryc. 30). Wykazano istotne różnice w strukturze mikrobiocenozy poszczególnych mat. We wszystkich próbach dominowały bakterie należące do rodziny Verrucomicrobiaceae, których udział wahał się od 53,4% (próba MZ3) do 97,5% (próba MS), średnio 81,2%. Drugim dominującym komponentem były bakterie należące do rodziny Chthoniobacteraceae, stanowiące od 2,5% (próby MS i MZ1) do 46,1% (próba MZ3). Udział pozostałych taksonów był sporadyczny i ograniczony do prób zbiorników MZ2 i MZ3.

Ogółem w badanych glebach zidentyfikowano 12488 sekwencji należących do Verrucomicrobia. W poszczególnych próbach liczba odczytów wahała się od 158 w glebie z rejonu Potoku Bezimiennego (próba GO) do 4547 w glebie zlokalizowanej w rejonie Potoku Skamieniałego Lasu (próba GS). W badanych glebach zidentyfikowano 11 grup taksonomicznych, w tym 7 rodzin. Dla trzech rzędów nie wskazano niższych taksonów. Najczęściej identyfikowane sekwencje należały do rodziny Chthoniobacteraceae, które stanowiły w poszczególnych próbach gleb od 10,7% (próba GZ) do 90,2% (próba GE), średnio 41,1% ogółu zidentyfikowanych Verrucomicrobia. Liczną grupę stanowiły również sekwencje zaliczone do rodziny Verrucomicrobiaceae. Udział tych sekwencji w mikrobiocenozie gleb wahał się od 0,5% (próba GE) do 37,3% (próba GZ), średnio 18,3%. Zbliżone wartości wykazano dla sekwencji należących do rodziny Opitutaceae. Udział tych bakterii wahał się od 0,4% w próbie GE, do 31,3% w próbie GZ, średnio 16,9%. Istotnym elementem mikrobiocenozy badanych gleb były również bakterie nalężące do nowo opisanej rodziny Auto67_4W, które stanowiły od 0,3% (próba GE) do 26,0% (próba GO), średnio 13,2%. Niższy udział w mikrobiocie gleb stanowiły sekwencje należące do rzędu Pedosphaerales, wahający się od 0,2% do 11,4%, średnio 5,5%. Pozostałe taksony były mniej liczne i nie przekraczały 5% udziału.



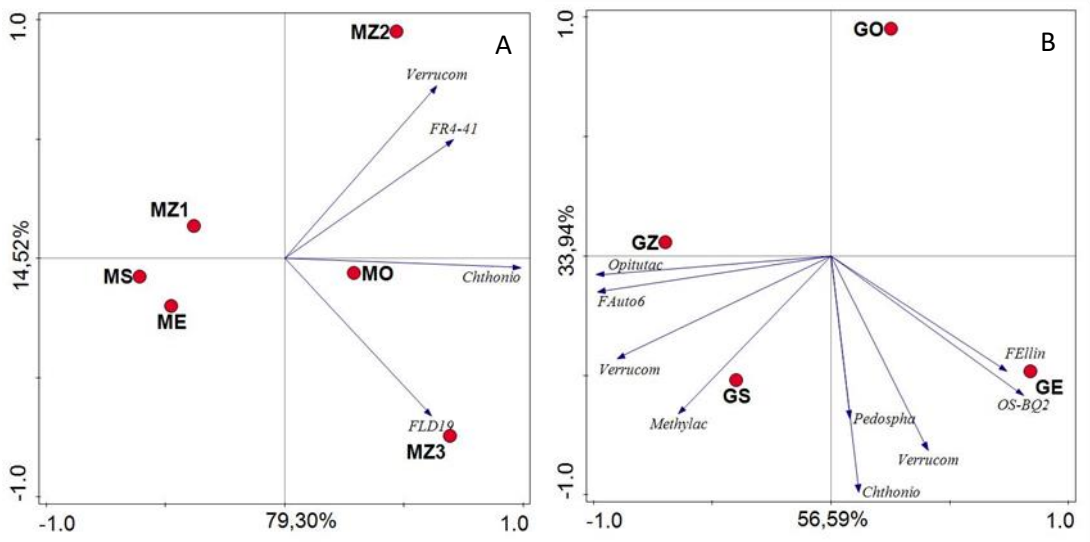
Rycina 30. Struktura taksonomiczna Verrucomicrobia w matach i glebach
Figure 30. Taxonomic structure of Verrucomicrobia in mats and soils

Porównanie struktury taksonomicznej Verrucomicrobia występujących w matach i glebach, bez względu na udział ilościowy poszczególnych grup, wykazało istotną współzależność badanych mikrobiocenoz (Tab. 16). W matach i glebach wykazano odpowiednio 2 i 7 unikalnych dla tych środowisk taksonów. W strukturze mikrobiocenozy mat 2 wspólne taksony obejmowały 99,9% wszystkich zidentyfikowanych sekwencji. W strukturze gleb wspólne taksony stanowiły 68,0% ogółu opisanych sekwencji.

Tabela 16. Unikalne i wspólne taksony Verrucomicrobia w matach i glebach
Table 16. Unique and common bacterial taxa of Verrucomicrobia in mats and soils

Grupy taksonomiczne			
Unikalne w matach	Wspólne	Unikalne w glebach	
f. LD19	Chthoniobacteraceae	f. auto67_4W	
f. R4-41B	Verrucomicrobiaceae	f. Ellin517	
		Methylacidiphilales	
		o. S-BQ2-57	
		Opitutaceae	
		Pedosphaerales	
		Verrucomicrobia	
0,11%	99,89%	68,01%	31,99%

Analiza PCA potwierdziła różnice w strukturze taksonomicznej bakterii występujących w matach potoków i zbiorników oraz poszczególnych gleb (Ryc. 31). W matach zbiorników (MZ2 i MZ3) oraz macie z Potoku Bezimiennego, taksonami wyróżniającym były bakterie należące do rodzin Verrucomicrobiaceae, Chthoniobacteraceae i LD19. Sekwencje zaliczone do rodzin Opitutaceae i Auto67_4W wyróżniały gleby zlokalizowane w rejonie zbiorników (próba GZ) oraz Potoku Skamieniałego Lasu (próba MS). Dla gleby z rejonu Potoku Ekologii charakterystycznym taksonem była rodzina Ellin517. Ponad dwudziestokrotnie niższa, w stosunku do pozostałych prób, liczba wykrytych sekwencji Verrucomicrobia wyróżniała glebę z rejonu Potoku bezimiennego.



Rycina 31. Analiza głównych składowych (PCA) struktury taksonomicznej Verrucomicrobia w matach (A) i glebach (B)
Figure 31. Principal component analysis (PCA) of taxonomic structure of Verrucomicrobia in mats (A) and soils (B)

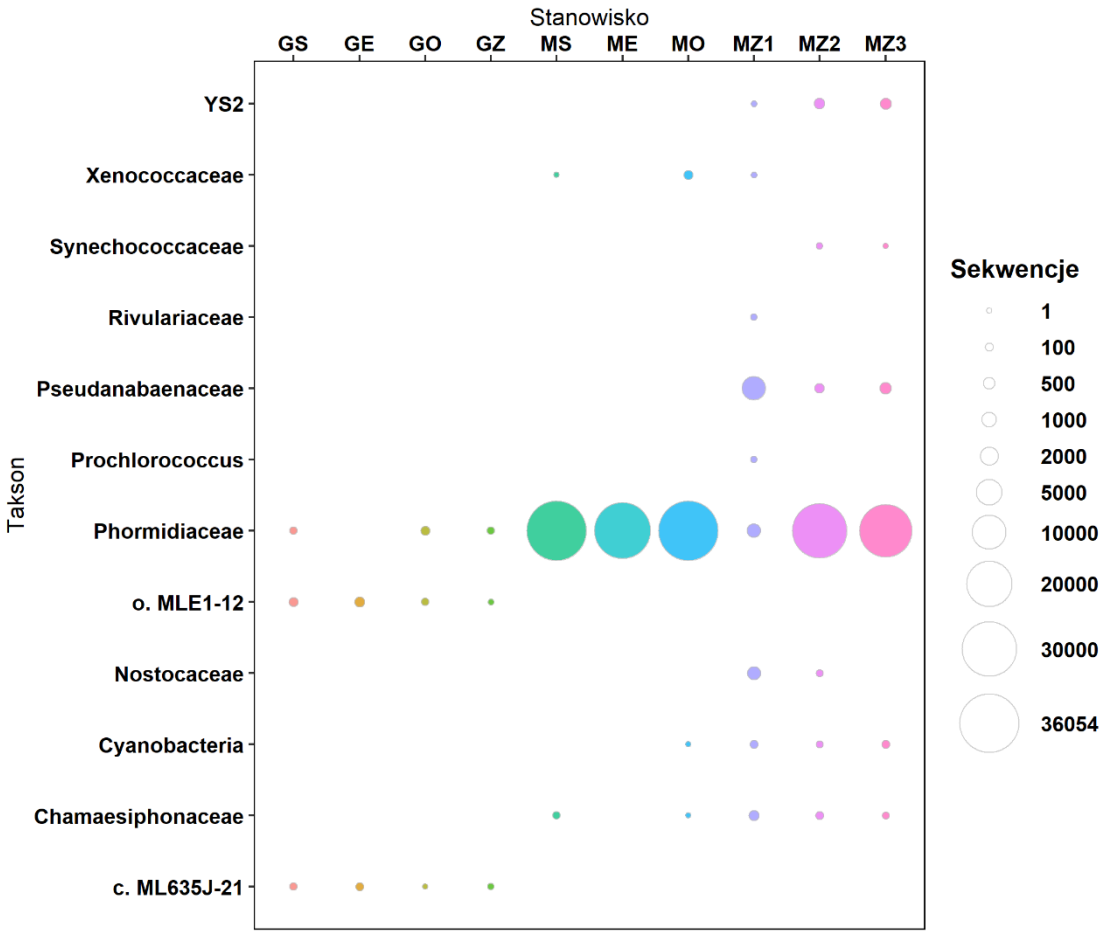
Typ Cyanobacteria

W analizowanych próbach mat odczytanych zostało łącznie 169390 sekwencji Cyanobacteria, zakwalifikowanych do 9 grup taksonomicznych (Tab. 10, Ryc. 32). Wykazano istotne różnice w strukturze mikrobiocenozy poszczególnych mat. Dominowały bakterie należące do rodziny Phormidiaceae, których udział wahał się od 12,9% (próba MZ1) do 100% (próba ME), średnio 84,4%. Pozostałe taksony występowały sporadycznie, głównie w próbach mat występujących w zbiornikach. Odmienną strukturą Cyanobacteria charakteryzowała się mata występująca w zbiorniku MZ1. Dominującym komponentem były sinice należące do rodziny Pseudanabaenaceae, stanowiące 68,4% ogółu zidentyfikowanych sekwencji. Kolejnymi istotnymi komponentami w tej próbie były sinice należące do rodzin Phormidiaceae, Nostocaceae, Chamaesiphonaceae, odpowiednio 12,9%, 12,5% i 4,3%.

Ogółem w badanych glebach zidentyfikowano 890 sekwencji należących do Cyanobacteria W poszczególnych próbach gleb liczba odczytów wahała się od 74 w glebie z rejonu zbiorników astatycznych (próba GZ) do 316 w glebie zlokalizowanej w rejonie Potoku Ekologii (próba GE). W badanych glebach zidentyfikowano 3 grupy taksonomiczne. Najczęściej identyfikowano sekwencje należące do nowo opisanego rzędu MLE1-12, które stanowiły w poszczególnych próbach gleb od 4,1% (próba GZ) do 77,2% (próba GE), średnio 41,4% ogółu zidentyfikowanych Cyanobacteria. Liczną grupę stanowiły również sekwencje zaliczone do rodziny Phormidiaceae. Udział tych sekwencji w mikrobiocenozie gleb wahał się od 0% (próba GE) do 73,9% (próba GO), średnio 39,4%. Niższy udział w stanowiły sekwencje należące do klasy ML635J-21, który wahał się od 0,9% (próba GO) do 29,7% (próba GZ), średnio 19,2%.

Analiza PCA potwierdziła różnice w strukturze taksonomicznej bakterii występujących w matach potoków i zbiorników (Ryc. 33). Wysoką odrębnością taksonomiczną charakteryzowała się próba MZ1.

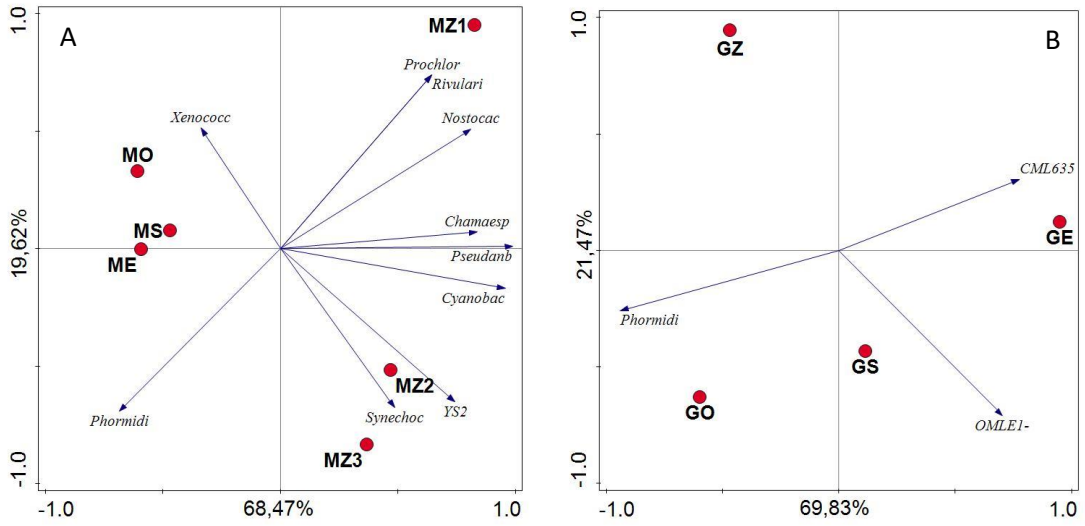
Porównanie struktury taksonomicznej Cyanobacteria występujących w matach i glebach, bez względu na udział ilościowy poszczególnych grup, wykazało istotną rolę wspólnego taksonu, bakterii rodziny Phormidiaceae, w kształtowaniu mikrobiocenozy mat (Tab. 17).



Rycina 32. Struktura taksonomiczna Cyanobacteria w matach i glebach
Figure 32. Taxonomic structure of Cyanobacteria in mats and soils

Tabela 17. Unikalne i wspólne taksony Cyanobacteria w matach i glebach
Table 17. Unique and common bacterial taxa of Cyanobacteria in mats and soils

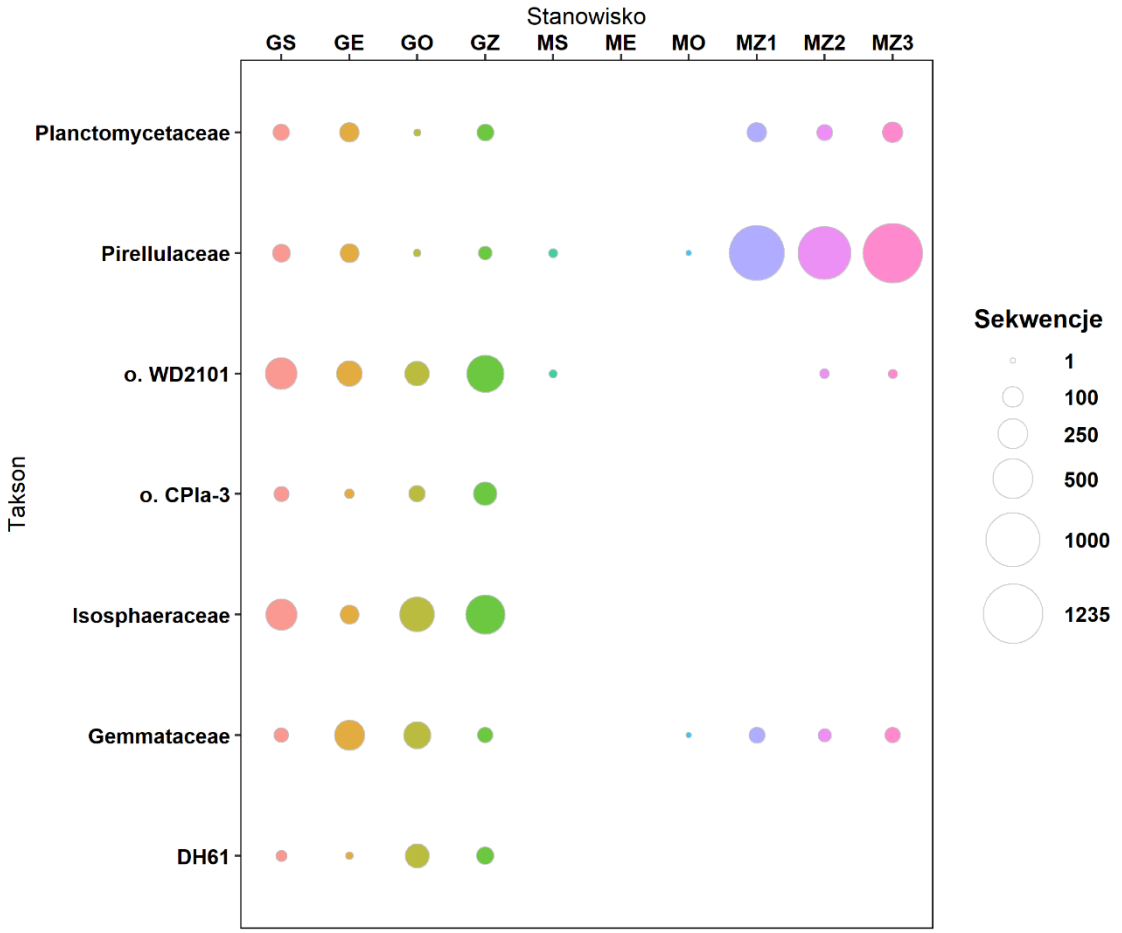
Grupy taksonomiczne			
Unikalne w matach	Wspólne	Unikalne w glebach	
Chamaesiphonaceae	Phormidiaceae	c. ML635J-21	
Cyanobacteria		o. MLE1-12	
Nostocaceae			
Prochlorococcus			
Pseudanabaenaceae			
Rivulariaceae			
Synechococcaceae			
Xenococcaceae			
YS2			
4,31%	95,69%	29,10%	70,90%



Rycina 33. Analiza głównych składowych (PCA) struktury taksonomicznej Cyanobacteria w matach (A) i glebach (B)
Figure 33. Principal component analysis (PCA) of taxonomic structure of Cyanobacteria in mats (A) and soils (B)

Typ Planctomycetes

W analizowanych próbach mat odczytanych zostało łącznie 3623 sekwencji Planctomycetes zakwalifikowanych do czterech grup taksonomicznych (Tab. 10, Ryc. 34). Wykazano istotne różnice w strukturze mikrobiocenoz poszczególnych mat. Dominowały bakterie należące do rodziny Pirellulaceae, których udział wahał się od 50,0% (próba MO) do 92,0% (próba MZ2), średnio 75,9%. Pozostałe taksony występowały sporadycznie, głównie w próbach mat pochodzących ze zbiorników astatycznych. W badanych glebach zidentyfikowano 3699 sekwencji należących do Planctomycetes. W poszczególnych próbach gleb liczba odczytów wahała się od 697 (próba GE) do 1266 (próba GZ). Zidentyfikowano 7 grup taksonomicznych. Najczęściej oznaczono sekwencje należące do rodziny Isospheraceae, które stanowiły w poszczególnych próbach od 11,3% (próba GE) do 39,3% (próba GO), średnio 31,2%. Liczną grupę stanowiły również sekwencje zaliczone do nowo opisanego rzędu WD2101. Udział tych sekwencji w mikrobiocenozie gleb wahał się od 17,1% (próba GO) do 37,4% (próba GS), średnio 28,7%. Niższy udział w mikrobiocenozie gleb stanowiły sekwencje należące do rodziny Gemmataceae. Udział tych bakterii wahał się od 3,5% (próba GZ) do 37,3% (próba GE), średnio 16,7%. Pozostałe grupy taksonomiczne były mniej liczne, a ich średni udział nie przekraczał 6%. Analiza PCA potwierdziła różnice w strukturze taksonomicznej bakterii występujących w matach potoków i zbiorników (Ryc. 35).

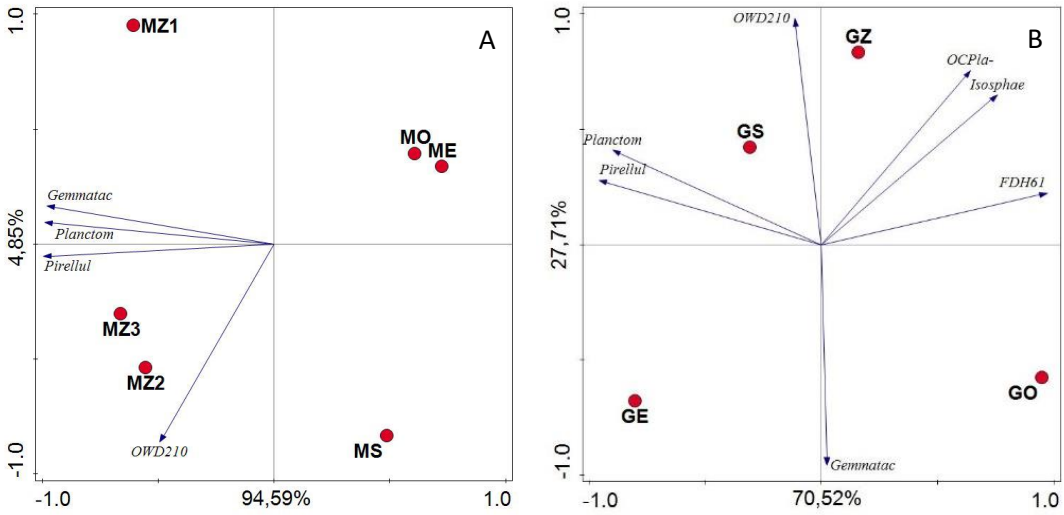


Rycina 34. Struktura taksonomiczna Planctomycetes w matach i glebach
Figure 34. Taxonomic structure of Planctomycetes in mats and soils

Porównanie struktury taksonomicznej Planctomycetes występujących w matach i glebach, bez względu na udział ilościowy poszczególnych grup, wykazało istotną rolę wspólnych taksonów, w kształtowaniu mikrobiocenozy mat (Tab. 18).

Tabela 18. Unikalne i wspólne taksony Planctomycetes w matach i glebach
Table 18. Unique and common bacterial taxa of Planctomycetes in mats and soils

Grupy taksonomiczne			
Unikalne w matach	Wspólne		Unikalne w glebach
	Gemmataceae		f. DH61
	o. WD2101		Isosphaeraceae
	Pirellulaceae		o. CPla-3
	Planctomycetaceae		
0%	100%	54,12%	45,88%



Rycina 35. Analiza głównych składowych (PCA) struktury taksonomicznej Planctomycetes w matach (A) i glebach (B)

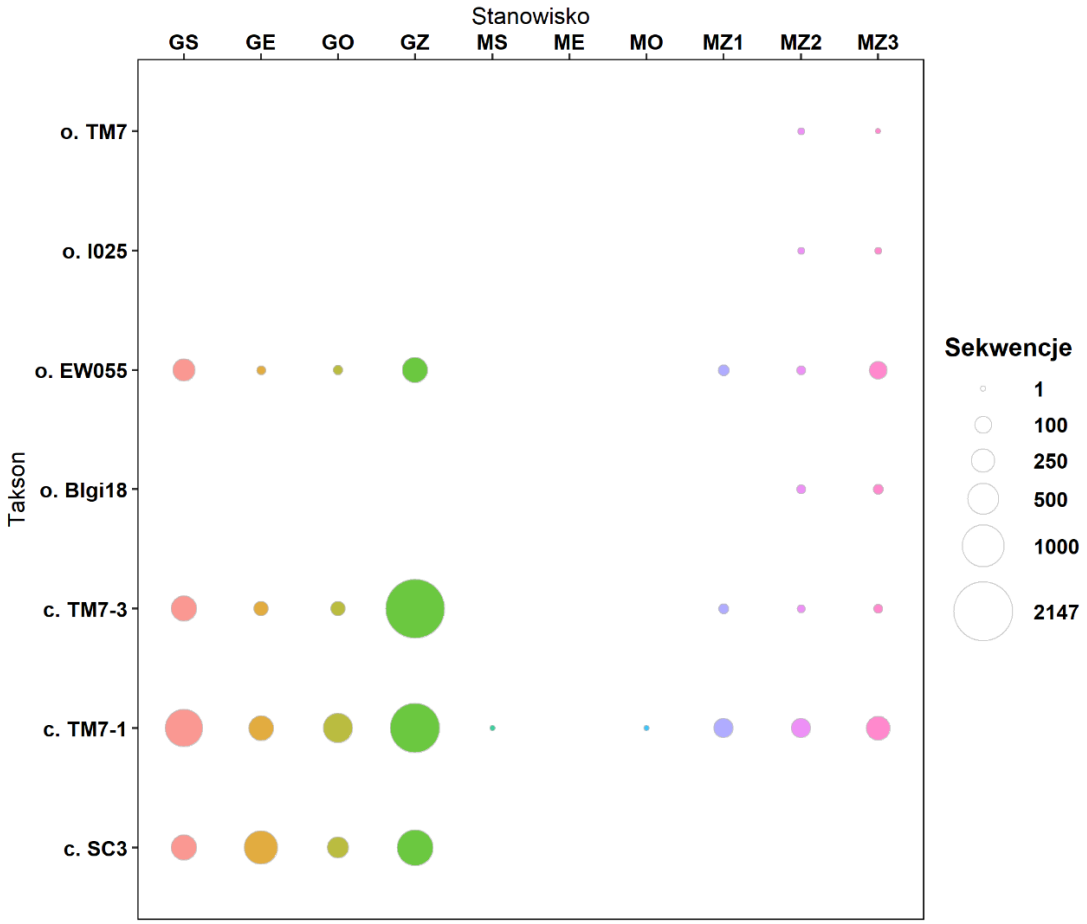
Figure 35. Principal component analysis (PCA) of taxonomic structure of Planctomycetes in mats (A) and soils (B)

Typ TM7

W analizowanych próbach mat odczytano łącznie 793 sekwencje TM-7 zakwalifikowane do 6 grup taksonomicznych (Tab. 10, Ryc. 36). Wykazano istotne różnice w strukturze mikrobiocenoz poszczególnych mat. W matach potoków, wykryto jedynie dwie sekwencje należące do typu TM-7. Pozostałe sekwencje pochodziły z mat zbiorników. Liczba odczytów wahała się od 184 (próba MZ2) do 413 (próba MZ3). Pozostałe taksony występowały sporadycznie, głównie w próbach mat występujących w zbiornikach. Najczęściej identyfikowano sekwencje należące do klasy TM7-1, które stanowiły w matach od 62,7% (próba MZ3) do 81,0% (próba MZ2), średnio 74,2%. Liczną grupę stanowiły również sekwencje zaliczone do klasy TM7-3 i rzędu EW055, których udział w mikrobiocie mat wynosił średnio, odpowiednio 5,2% i 15,8%. Udział pozostałych grup taksonomicznych nie przekraczał średnio 3,5%.

W badanych glebach zidentyfikowano 7913 sekwencji należących do nowo opisanego typu TM7 (Tab. 10, Ryc. 36). W poszczególnych próbach gleb liczba odczytów wahała się od 725 (próba GO) do 4609 (próba GZ). W glebach zidentyfikowano 4 grupy taksonomiczne. Najczęściej stwierdzano sekwencje należące do klasy TM7-1, które stanowiły w poszczególnych próbach od 29,8% (próba GE) do 61,2% (próba GO), średnio 42,9%. Liczną grupę stanowiły również sekwencje zaliczone do klasy SC3. Ich udział w mikrobiocenozie gleb wahał się od 15,3% (próba GZ) do 62,2%

(próba GE), średnio 30,9%. Niższy udział miały sekwencje należące do klasy TM7-3. Udział tych bakterii wahał się od 6,8% (próba GE) do 46,6% (próba GZ), średnio 20,3%. Bakterie przypisane do rzędy EW055 stanowiły 2,1% (próba GO) do 14,0% (próba GS), średnio 6,0%.



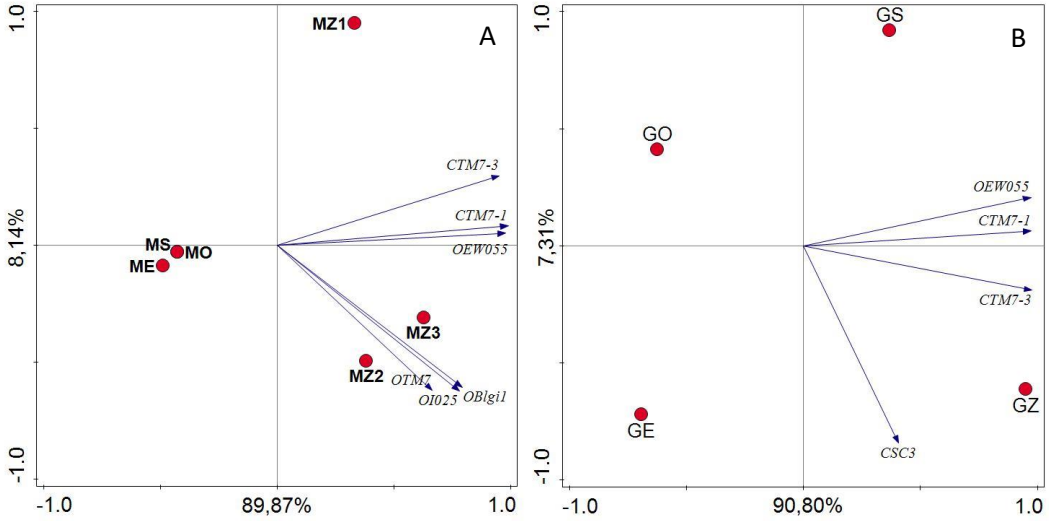
Rycina 36. Struktura taksonomiczna typu TM7 w matach i glebach
Figure 36. Taxonomic structure phylum TM7 of in mats and soils

Porównanie struktury taksonomicznej bakterii TM7, występujących w matach i glebach bez względu na udział ilościowy poszczególnych grup, wykazało istotną rolę wspólnych taksonów, które w 95,1% odpowiadały za kształtowanie mikrobiocenozy mat w obrębie tego typu, natomiast w glebach wspólne taksony stanowiły 77,2% (Tab. 19).

Tabela 19. Unikalne i wspólne taksony typu TM7 w matach i glebach
Table 19. Unique and common bacterial taxa of phylum TM7 in mats and soils

Grupy taksonomiczne			
Unikalne w matach	Wspólne		Unikalne w glebach
o. Blgi18	c. TM7-1		c. SC3
o. I025	c. TM7-3		
o. TM7	o. EW055		
4,91%	95,09%	77,19%	22,81%

Analiza PCA potwierdziła różnice w mikrobiocenozach mat zbiorników wodnych. Próby MZ2 i MZ3 charakteryzowały się większym zróżnicowaniem struktury taksonomicznej (Ryc. 37). Analiza PCA wykazała znaczące różnice w strukturze taksonomicznej typu TM7 mikrobiocenoz gleb. Gleba z rejonu zbiorników astatycznych charakteryzowała się największą obfitością poszczególnych zidentyfikowanych taksonów.



Rycina 37. Analiza głównych składowych (PCA) struktury taksonomicznej typuTM7 w matach (A) i glebach (B)
Figure 37. Principal component analysis (PCA) of taxonomic structure of phylum TM7 in mats (A) and soils (B)

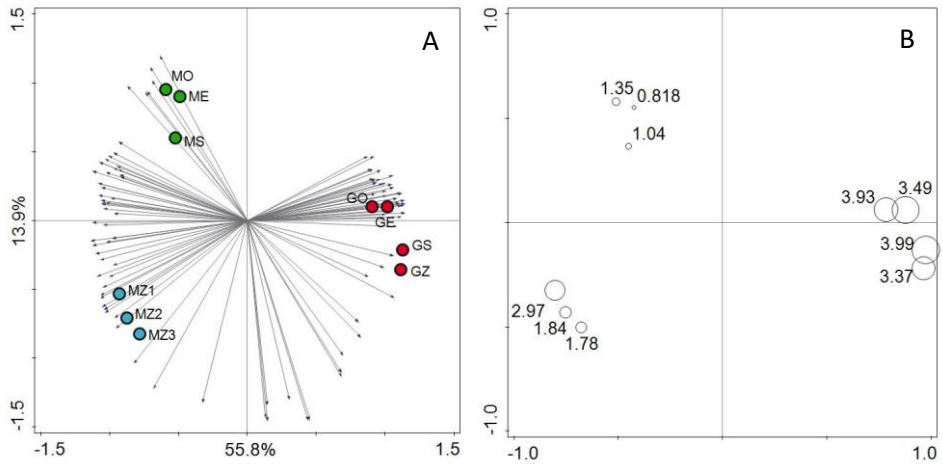
Podsumowanie analiz taksonomicznych

Przeprowadzona analiza struktury taksonomicznej badanych mat mikrobialnych i gleb, przy wykorzystaniu ekologicznych wskaźników statystycznych wykazała istotne różnice w bogactwie i bioróżnorodności bakteriocenoz (Tab. 20). Liczba zidentyfikowanych taksonów, co najmniej na poziomie rodzin, wynosiła średnio 45 w matach potoków, a średnio 93 w matach zbiorników astatycznych. Wykazano znaczne

różnice w wartościach wskaźnika różnorodności Shannona-Wienera oraz wskaźnika równomierności Pielou. Relatywnie wyższe wartości tych wskaźników wykazano dla bakteriocenoz mat rozwijających się w zbiornikach astatycznych. W glebach liczba zidentyfikowanych taksonów, co najmniej na poziomie rodzin, była zbliżona i wynosiła średnio 136. Nie wykazano istotnych różnic w wartościach wskaźnika różnorodności Shannona-Wienera oraz wskaźnika równomierności Pielou.

Tabela 20. Wskaźniki różnorodności biologicznej w matach mikrobialnych i glebach
Objaśnienia: H'- wskaźnik różnorodności Shannona-Wienera, J'- równocenności Pielou, S – liczba taksonów
Table 20. Biodiversity indicators in microbial mats and soils
Explanations: H'- Shannon-Wiener diversity index, J'- Pielou evenness, S - number of taxa

Wskaźnik	Gleby				Maty					
	GS	GE	GO	GZ	MS	MO	ME	MZ1	MZ2	MZ3
H'	3,99	3,93	3,49	3,37	0,44	1,35	0,81	2,97	1,84	1,78
J'	0,32	0,34	0,31	0,29	0,11	0,16	0,12	0,29	0,17	0,17
S	141	137	130	137	64	53	17	75	105	98

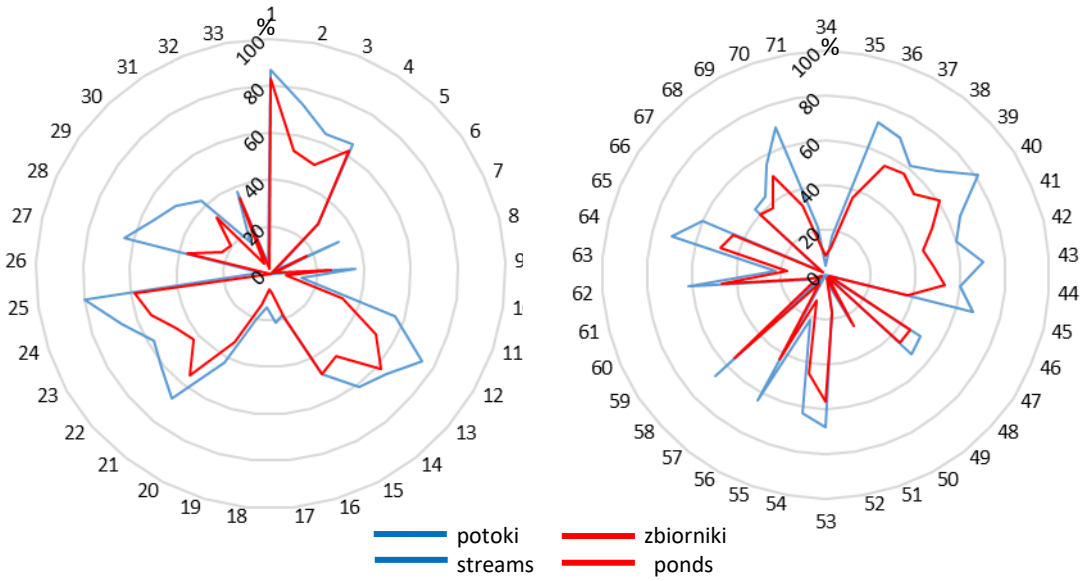


Rycina 38. Analiza głównych składowych (PCA) struktury taksonomicznej badanych mat i gleb (A), wskaźnik różnorodności Shannona-Wienera (B)
Figure 38. Principal component analysis (PCA) of taxonomic structure of mats and soils (A), Shannon-Wiener diversity index (B)

4.2. Aktywność fizjologiczna i biochemiczna szczepów bakterii

4.2.1. Aktywność biochemiczna

Przeprowadzona analiza wykazała istotne zróżnicowanie aktywności biochemiczna szczepów bakterii izolowanych z mat mikrobialnych występujących w potokach i zbiornikach astatycznych (Ryc. 39).



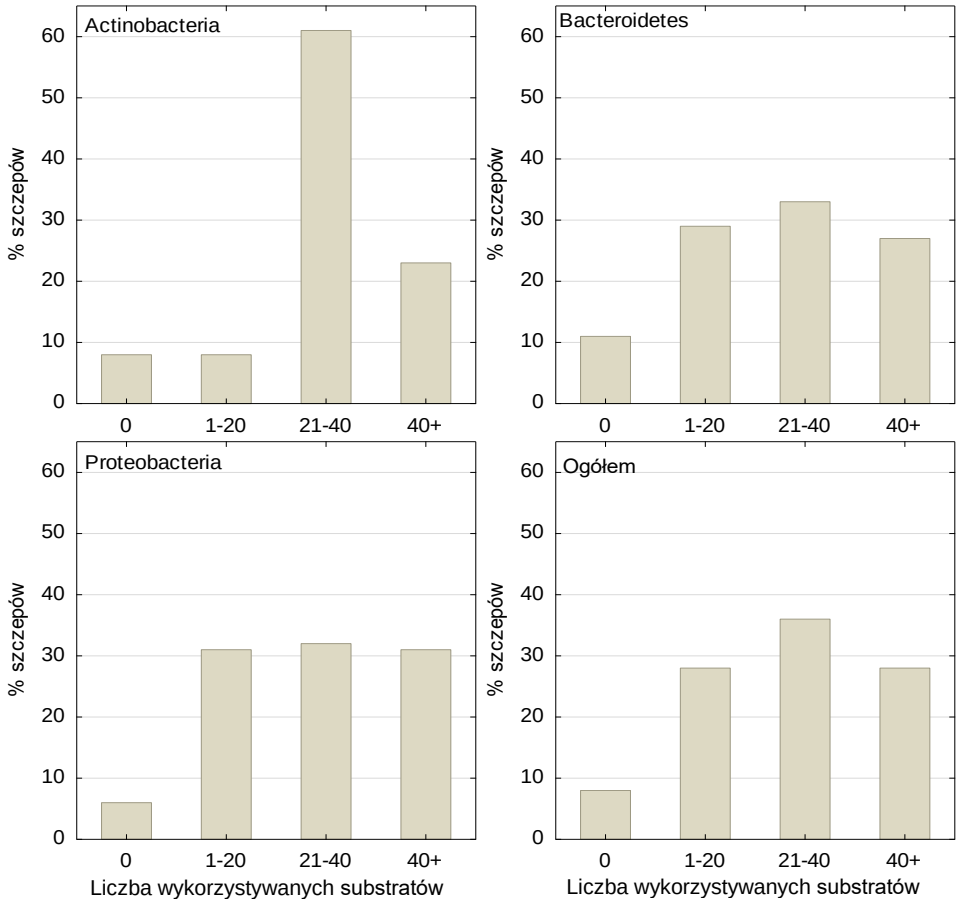
Rycina 39. Aktywność metaboliczna szczepów bakterii izolowanych z mat mikrobialnych (% szczepów aktywnych)

Objaśnienia: 1 – glukoza; 2 – fruktoza; 3 – mannoza; 4 – galaktoza; 5 – ramnoza; 6 – D-fukoza; 7 – L-fukoza; 8 – 3-metylo glukoza; 9 – β-metylo-D-glukozyd; 10 – laktoza; 11 – sacharoza; 12 – D-maltoza; 13 – D-trehaloza; 14 – D-celobioza; 15 – gencjobioza; 16 – D-turanoza; 17 – melibioza; 18 – stachioza; 19 – rafinoza; 20 – sorbitol; 21 – mannitol; 22 – arabitol; 23 – mio-inozytol; 24 – glicerol; 25 – N-acetylo-D-glukozamina; 26 – N-acetylo-β-D-mannozamina; 27 – N-acetylo-D-galaktozamina; 28 – glukozo-6-fosforan; 29 – fruktozo-6-fosforan; 30 – D-salicyna; 31 – kwas acetyloneuraminowy; 32 – dekstryny; 33 – pektyny; 34 – kwas D-asparaginowy; 35 – D-seryna; 36 – prolina; 37 – L-alanina; 38 – arginina; 39 – kwas L-asparaginowy; 40 – kwas L-glutaminowy; 41 – L-histydyna; 42 – kwas L-piroglutaminowy; 43 – L-seryna; 44 – kwas γ-amino-masłowy; 45 – inozyna; 46 – kwas acetooctowy; 47 – kwas propionowy; 48 – kwas octowy; 49 – kwas mrówkowy; 50 – kwas p-hydroksy-fenylooctowy; 51 – kwas bursztynowy; 52 – kwas α-ketoglutarowy; 53 – kwas L-mlekowy; 54 – kwas cytrynowy; 55 – kwas D-jabłkowy; 56 – kwas L-jabłkowy; 57 – kwas α-hydroksy-masłowy; 58 – kwas β-hydroksy-D,L-masłowy; 59 – kwas α-keto-masłowy; 60 – ester metylowy kwasu D-mlekowego; 61 – ester metylowy kwasu pirogronowego; 62 – kwas D-galakturonowy; 63 – kwas L-galaktonowy; 64 – kwas D-glukonowy; 65 – kwas D-glukuronowy; 66 – glukuronamid; 67 – kwas D-sacharozowy; 68 – kwas śluzowy; 69 – kwas chinowy; 70 – żelatyna 71 – tween 40

Figure 39. Metabolic activity of bacterial strains isolated from the microbial mats (% of active strains)

Explanations: 1 – glucose; 2 - fructose; 3 - mannose; 4 - galactose; 5 - rhamnose; 6 - D-fucose; 7 - L-fucose; 8 - 3-methyl glucose; 9 - β-methyl-D-glucoside; 10 - lactose; 11 - sucrose; 12 - D-maltose; 13 - D-trehalose; 14 – D-cellobiose; 15 – genciobiosis; 16 - D-turanose; 17 - melibiosis; 18 - stachyosis; 19 - raffinose; 20 - sorbitol; 21 - mannitol; 22 - arabitol; 23 - myo-inositol; 24 - glycerol; 25 - N-acetyl-D-glucosamine; 26 - N-acetyl-β-D-mannosamine; 27 - N-acetyl-D-galactosamine; 28 - glucose-6-phosphate; 29 - fructose-6-phosphate; 30 - D-salicin; 31 - acetylneuraminic acid; 32 - dextrins; 33 - pectins; 34 - D-aspartic acid; 35 - D-serine; 36 - proline; 37 - L-alanine; 38 - arginine; 39 - L-aspartic acid; 40 - L-glutamic acid; 41 - L-histidine; 42 - L-pyroglutamic acid; 43 - L-serine; 44 - γ-amino-butyric acid; 45 - inosine; 46 - acetoacetic acid; 47 - propionic acid; 48 - acetic acid; 49 - formic acid; 50 - p-hydroxy-phenylacetic acid; 51 - succinic acid; 52 - α-ketoglutaric acid; 53 - L-lactic acid; 54 - citric acid; 55 - D-malic acid; 56 - L-malic acid; 57 - α-hydroxybutyric acid; 58 - β-hydroxy-D,L-butyric acid; 59 - α-keto-butyric acid; 60 - D-lactic acid methyl ester; 61 - pyruvic acid methyl ester; 62 - D-galacturonic acid; 63 - L-galactonic acid; 64 - D-gluconic acid; 65 - D-glucuronic acid; 66 - glucuronamide; 67 - D-sucrose acid; 68 - mucic acid; 69 - quinic acid; 70 - gelatin 71 - tween 40

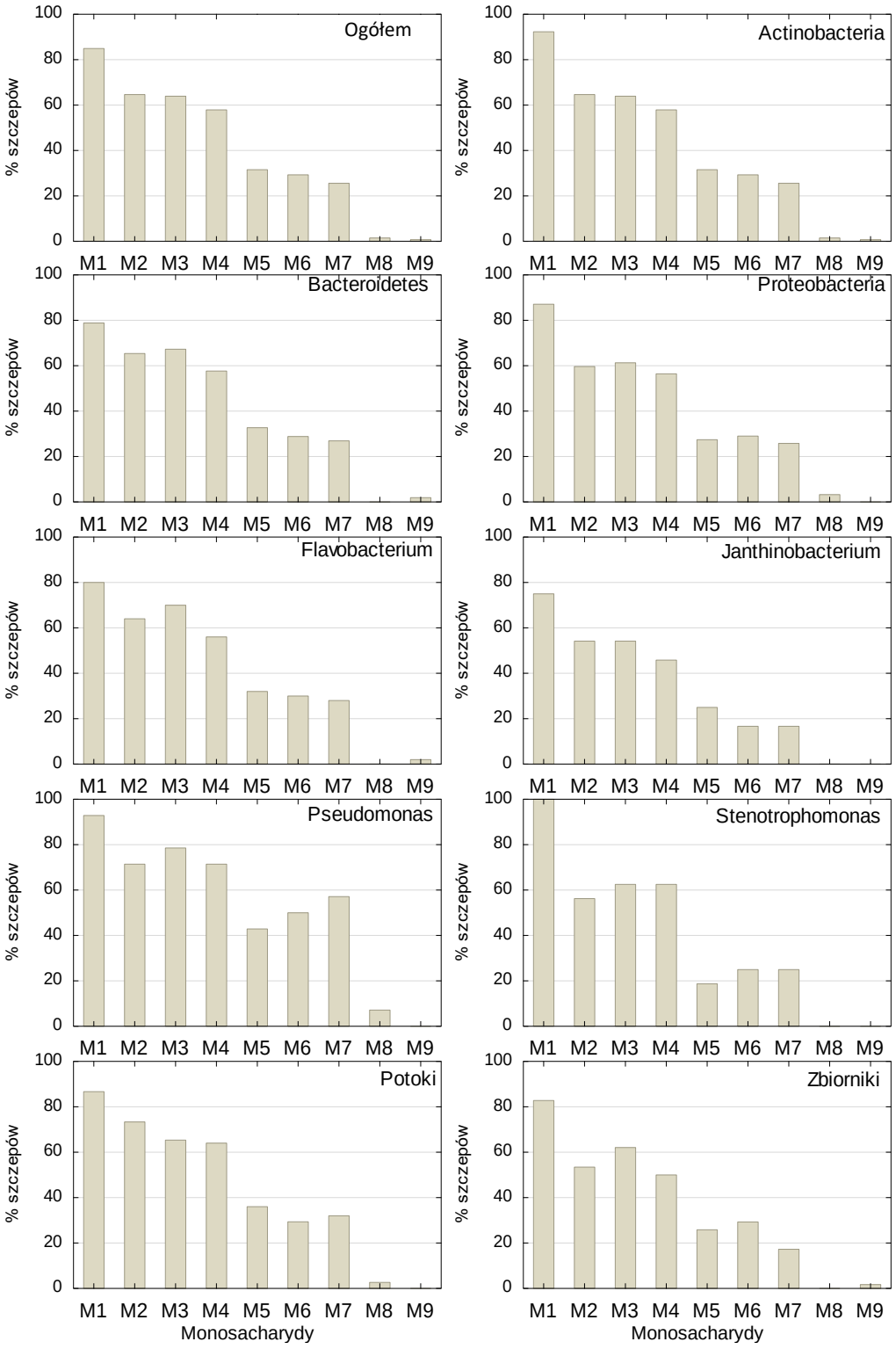
W poszczególnych grupach taksonomicznych wykazano zróżnicowaną aktywność metaboliczną szczepów. Wśród Actinobacteria ponad 60% szczepów wykorzystywało od 21 do 40 substratów. Ponad 23% szczepów utylizowało powyżej 40 związków. Wśród Bacteroidetes rozkład aktywności w grupie nisko, średnio i wysoko aktywnych szczepów był wyrównany i wynosił około 30%. Podobny rozkład wykazano dla Proteobacteria (Ryc. 40).



Rycina 40. Aktywność bakterii (wg typów) w odniesieniu do liczby wykorzystywanych substratów
Figure 40. Bacterial activity (at the phylum level) in relation to the number of utilized substrates

W grupie monosacharydów najczęściej wykorzystywanym substratem była glukoza (Ryc. 41). W poszczególnych grupach taksonomicznych odsetek szczepów wykorzystujących ten substrat wahał się od 79% w grupie Bacteroidetes do 95% wśród Actinobacteria, średnio 85%. Wśród najliczniejszych rodzajów najwyższą, 100%

aktywność w stosunku do glukozy wykazały szczepy Stenotrophomonas. Niższe wartości, wykazywały szczepy zaliczane do Janthinobacterium, średnio 75%. Średnio 61% szczepów charakteryzowało się zdolnością do rozkładu fruktozy, galaktozy i mannozy. Substraty z tej grupy wykorzystywane były przez 50% szczepów z rodzaju Janthinobacterium oraz 72% bakterii z rodzaju Pseudomonas. W umiarkowanym stopniu, średnio 27,5% wykorzystywane były β-metylo-D-glukozyd, ramnoza i L-fukoza. Najniższą aktywność wykazywały szczepy Janthinobacterium i Stenotrophomonas, odpowiednio 20% i 22%. Stosunkowo wysoką aktywność w metabolizowaniu tych związków wykazywały szczepy z rodzaju Pseudomonas, średnio 50%. Najrzadziej wykorzystywanymi substratami (średnio 1% szczepów) były D-fukoza i 3-metylo-glukoza. Analiza aktywności szczepów izolowanych z mat potoków i zbiorników astatycznych nie wykazała istotnych statystycznie różnic w metabolizowaniu monosacharydów. Aktywność metaboliczna szczepów w odniesieniu do disacharydów była zróżnicowana (Ryc. 42). Najczęściej metabolizowane były D-maltoza, D-trehaloza i D-celobioza, które wykorzystywało średnio 62% szczepów. Najwyższą aktywnością w stosunku do tych substratów charakteryzowały się Actinobacteria oraz bakterie z rodzaju Pseudomonas, średnio odpowiednio 79% i 75% szczepów. Niższą aktywność wykazywały Proteobacteria oraz bakterie z rodzaju Janthinobacterium średnio 53%. Najrzadziej wykorzystywanymi substratami pokarmowymi były D-turanoza, melibioza i laktoza. Średnio, jedynie 12% szczepów utylizowało te związki, najbardziej aktywne były Flavobacteria. Ogólnie niższą aktywnością w stosunku do disacharydów charakteryzowały się szczepy izolowane z mat zbiorników wodnych. Alkohole cukrowe: mannitol, glicerol, arabitol i mio-inozytol, utylizowało średnio 57% szczepów (Ryc. 43). Szczepy Actinobacteria oraz z rodzaju Pseudomonas wykazywały wysoką aktywność w stosunku do tej grupy związków (średnio 70%). Wśród alkoholi cukrowych najniższą aktywność wykazano w stosunku do sorbitolu, który metabolizowało średnio 39% szczepów. Podobnie jak w przypadku wcześniej omówionych grup związków również w przypadku cukroli wyższą aktywnością w ich utylizacji charakteryzowały się szczepy izolowane z mat potoków.

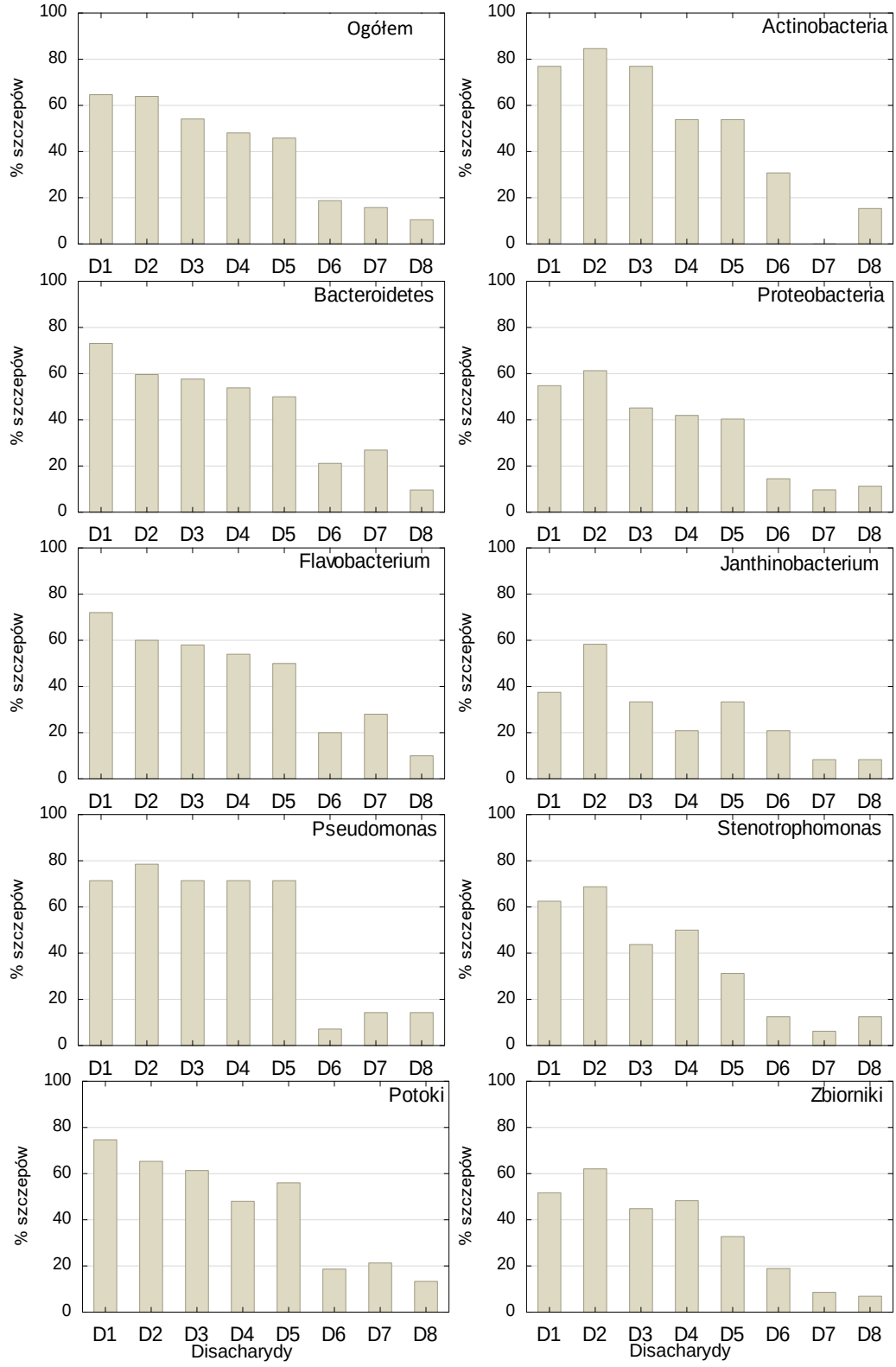


Rycina 41. Bakteryjne wykorzystanie monosacharydów (% szczepów)

Objaśnienia: M1 – glukoza; M2 – fruktoza; M3 – galaktoza; M4 – mannoza; M5 – β-metylo-D-glukozyd; M6 – ramnoza; M7 – L-fukoza; M8 – D-fukoza; M9 – 3-metylo-glukoza

Figure 41. Bacterial utilization of monosaccharides (% of strains)

Explanations: M1 – glucose; M2 - fructose; M3 - galactose; M4 - mannose; M5 - β-methyl-D-glucoside; M6 - rhamnose; M7 - L-fucose; M8 - D-fucose; M9 - 3-methyl-glucose

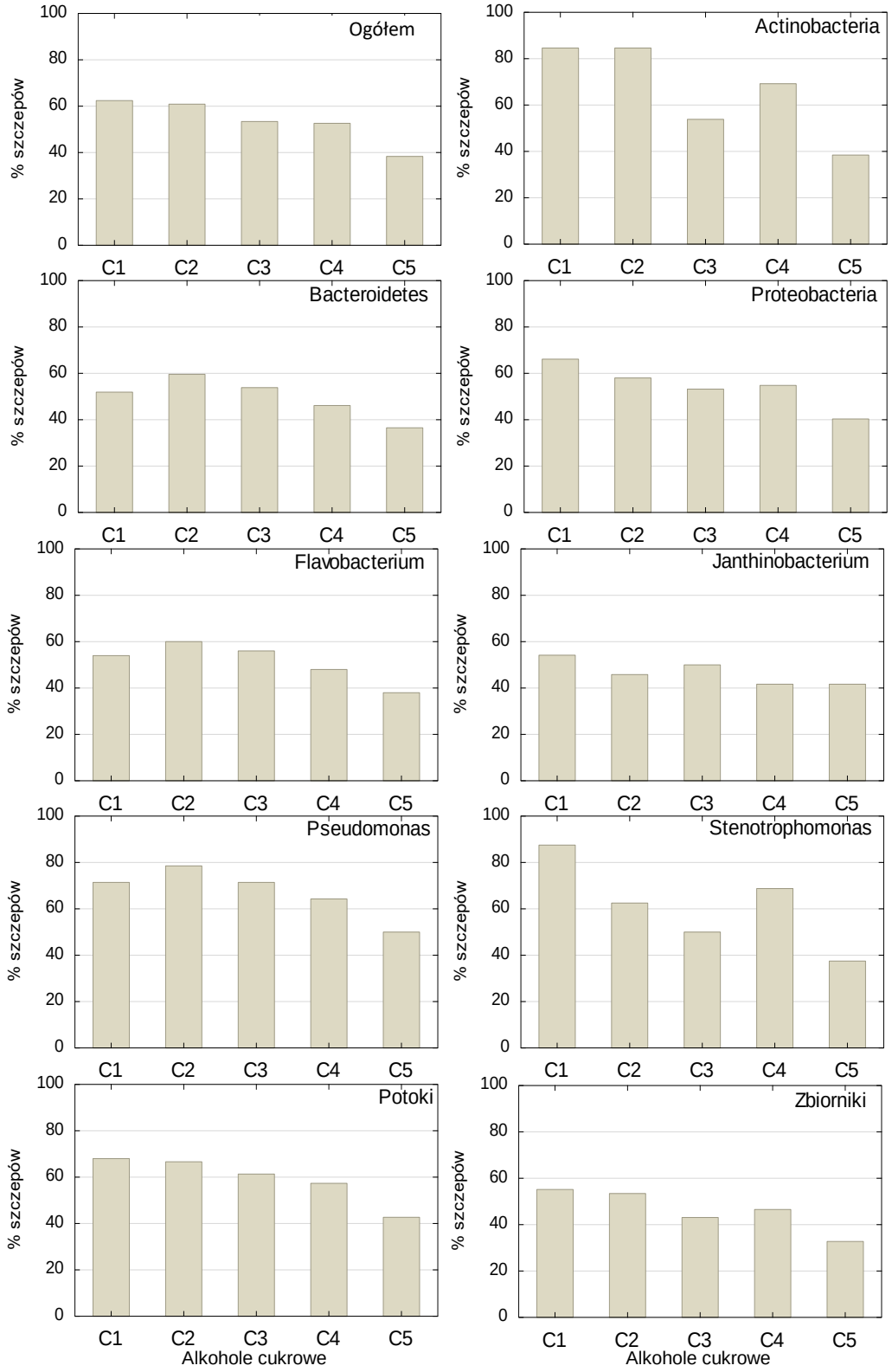


Rycina 42. Bakteryjne wykorzystanie disacharydów (% szczepów)

Objaśnienia: D1 – D-maltoza; D2 – D-trehaloza; D3 – D-celobioza; D4 – gencjobioza; D5 – sacharoza; D6 – D-turanoza; D7 – melibioza; D8 – laktoza

Figure 42. Bacterial utilization of disaccharides (% of strains)

Explanations: D1 – D-maltose; D2 - D-trehalose; D3 – D-cellobiose; D4 – genciobiosis; D5 - sucrose; D6 – D-turanose; D7 - melibiosis; D8 - lactose



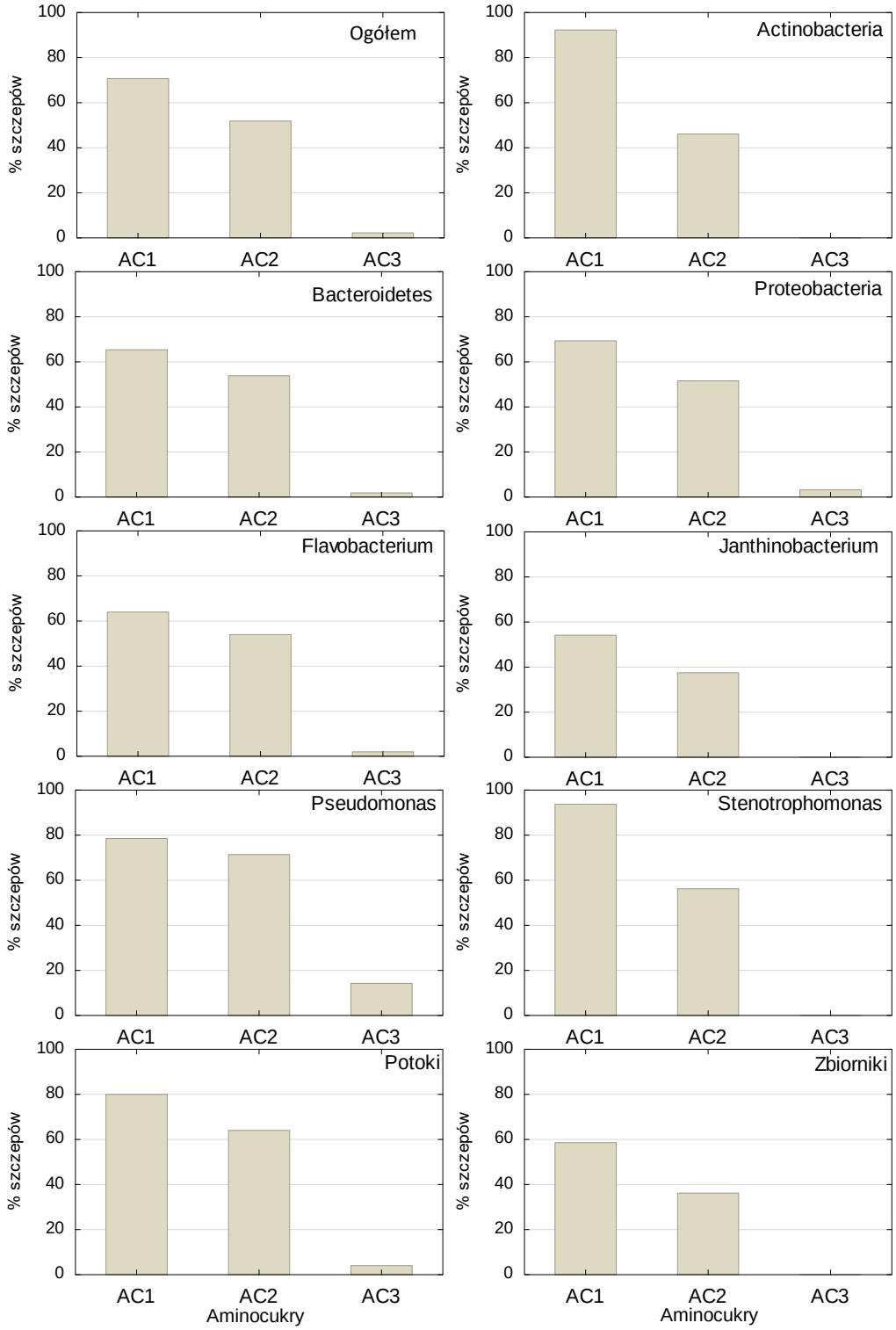
Rycina 43. Bakteryjne wykorzystanie alkoholi cukrowych (% szczepów)

Objaśnienia: C1 – mannitol; C2 – glicerol, C3 – arabitol; C4 – mio-inozytol; C5 – sorbitol

Figure 43. Bacterial utilization of sugar alcohols (% of strains)

Explanations: C1 – mannitol; C2 - glycerol, C3 - arabitol; C4 - myo-inositol; C5 - sorbitol

Substraty z grupy aminocukrów: N-acetylo-D-glukozamina, N-acetylo-D-galaktozamina i N-acetylo-β-D-mannozamina były wykorzystywane w zróżnicowanym stopniu, średnio odpowiednio przez 70%, 53% i 2,5% szczepów (Ryc. 44). Szczególnie często N-acetylo-D-glukozamina była wykorzystywana przez szczepy Actinobacteria oraz należące do rodzaju Stenotrophomonas, co dotyczyło odpowiednio 92% i 97% szczepów. Wyraźnie wyższą aktywnością w utylizacji aminocukrów charakteryzowały się szczepy izolowane z mat potoków. W grupie aminokwasów najczęściej metabolizowany był kwas L-glutaminowy, średnio 72% szczepów (Ryc. 45). Najrzadziej wykorzystywanymi aminokwasami były D-seryna i kwas D-asparaginowy, które metabolizowało średnio odpowiednio 12% oraz 6% szczepów. Utylizacja pozostałych aminokwasów była zróżnicowana w poszczególnych grupach taksonomicznych i wahała się od 48% (glicylo-L-prolina) do 87% (kwas L-asparaginowy). Aminokwasy były częściej metabolizowane przez szczepy izolowane z mat potoków. W grupie kwasów hydroksylowych najczęściej utylizowane były: kwas L-mlekowy, kwas β-hydroksy-D, L-masłowy, kwas cytrynowy i kwas L-jabłkowy, które metabolizowało średnio 58% szczepów (Ryc. 46). Zdecydowanie niższy odsetek szczepów rozkładał kwas D-jabłkowy, kwas α-keto-masłowy i kwas α-hydroksy-masłowy (średnio 10% szczepów). Wśród grup taksonomicznych najwyższą aktywność wykazywały Actinobacteria oraz szczepy z rodzaju Pseudomonas. W grupie kwasów karboksylowych najczęściej metabolizowane były kwas octowy i kwas propionowy (średnio 49% szczepów (Ryc. 47). Dwukrotnie niższy odsetek szczepów wykorzystywał kwas p-hydroksy-fenylooctowy i kwas α-keto-glutarowy. Jedynie nieliczne szczepy wykazywały metaboliczną aktywność w stosunku do kwasu bromo-bursztynowego, kwasu acetooctowego i kwasu mrówkowego (średnio 2%). W grupie kwasów cukrowych kwas D-glukonowy był najczęściej asymilowany przez bakterie (Ryc. 48). Wśród Actinobacteria oraz szczepów z rodzajów Pseudomonas i Stenotrophomonas metabolizowało go odpowiednio 78%, 95% i 80% szczepów. Najrzadziej wykorzystywanym kwasem cukrowym był glukuronamid (średnio 4% szczepów). Nieznacznie niższą aktywnością w stosunku do kwasów cukrowych charakteryzowały się szczepy pochodzące z mat zbiorników astatycznych.

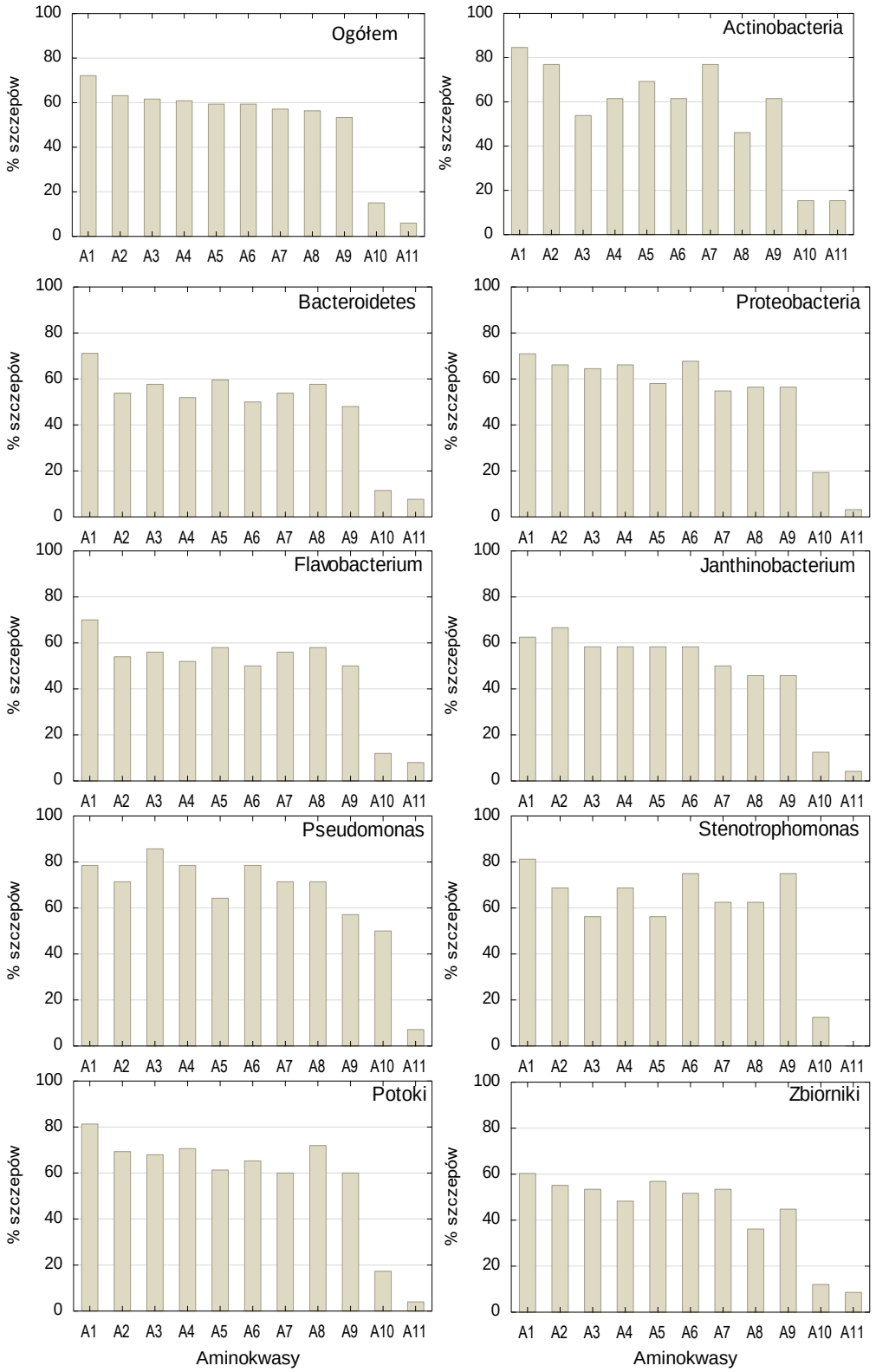


Rycina 44. Bakteryjne wykorzystanie aminocukrów (% szczepów)

Objaśnienia: AC1 – N-acetylo-D-glukozamina; AC2 – N-acetylo-D-galaktozamina; AC3 – N-acetylo-β-D- mannozamina

Figure 44. Bacterial utilization of amino sugars (% of strains)

Explanations: AC1 - N-acetyl-D-glucosamine; AC2 - N-acetyl-D-galactosamine; AC3 N-acetyl-β-D-mannosamine

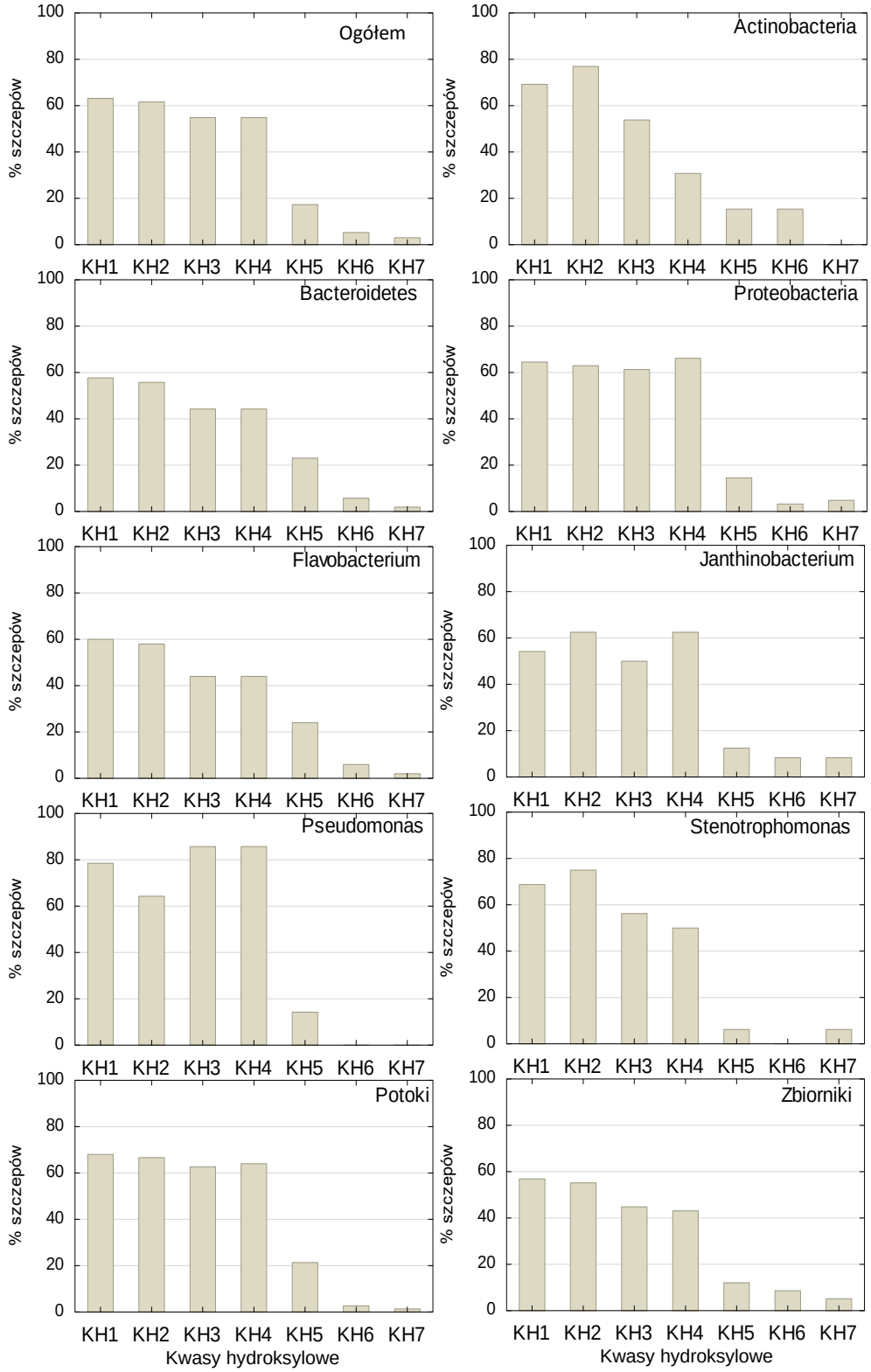


Rycina 45. Bakteryjne wykorzystanie aminokwasów (% szczepów)

Objaśnienia: A1 – kwas L-glutaminowy; A2 – L-alanina; A3 – kwas L-asparaginowy; A4 – L-seryna; A5 – L-arginina; A6 – L-histydyna; A7 – kwas γ-amino-masłowy; A8 – glicylo-L-prolina; A9 – kwas L-piroglutaminowy; A10 – D-Seryna; A11 – kwas D-asparaginowy

Figure 45. Bacterial utilization of amino acids (% of strains)

Explanations: A1 – L-glutamic acid; A2 - L-alanine; A3 - L-aspartic acid; A4 - L-serine; A5 - L-arginine; A6 - L-histidine; A7 – γ-aminobutyric acid; A8 - glycyl-L-proline; A9 - L-pyroglutamic acid; A10 - D-serine; A11 - D-aspartic acid

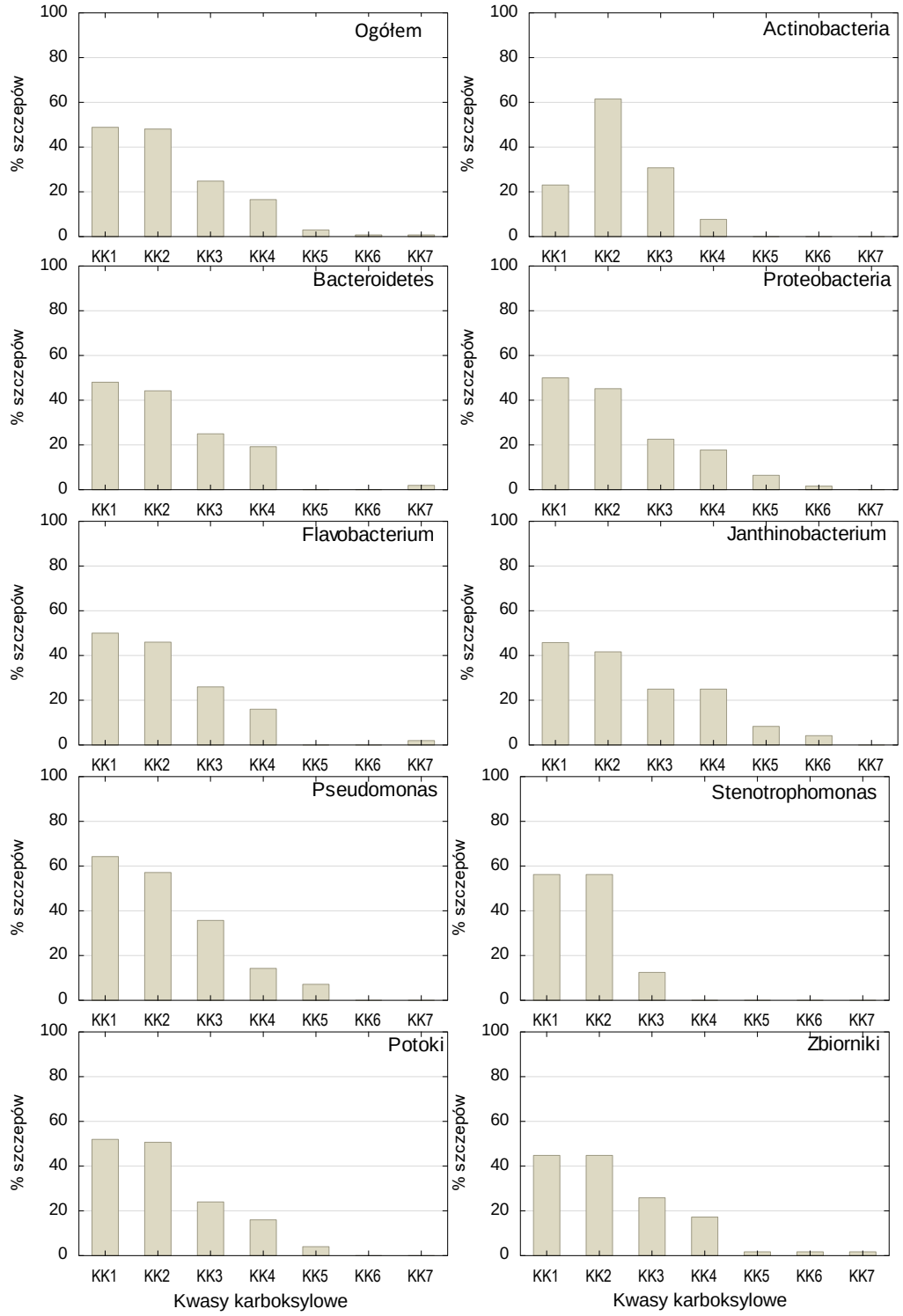


Rycina 46. Bakteryjne wykorzystanie kwasów hydroksylowych (% szczepów)

Objaśnienia: KH1 – kwas L-mlekowy, KH2 – kwas β-hydroksy-D,L-masłowy; KH3 – kwas cytrynowy; KH4 – kwas L-jabłkowy; H5 – kwas D-jabłkowy; KH6 – kwas α-keto-masłowy; KH7 – kwas α-hydroksy-masłowy

Figure 46. Bacterial utilization of hydroxyl acids (% of strains)

Explanations: KkH1 - L-lactic acid, KH2 - β-hydroxy-D,L-butyric acid; KH3 - citric acid; KH4 - L-malic acid; H5 - D-malic acid; KH6 - α-keto-butyric acid; KH7 - α-hydroxybutyric acid

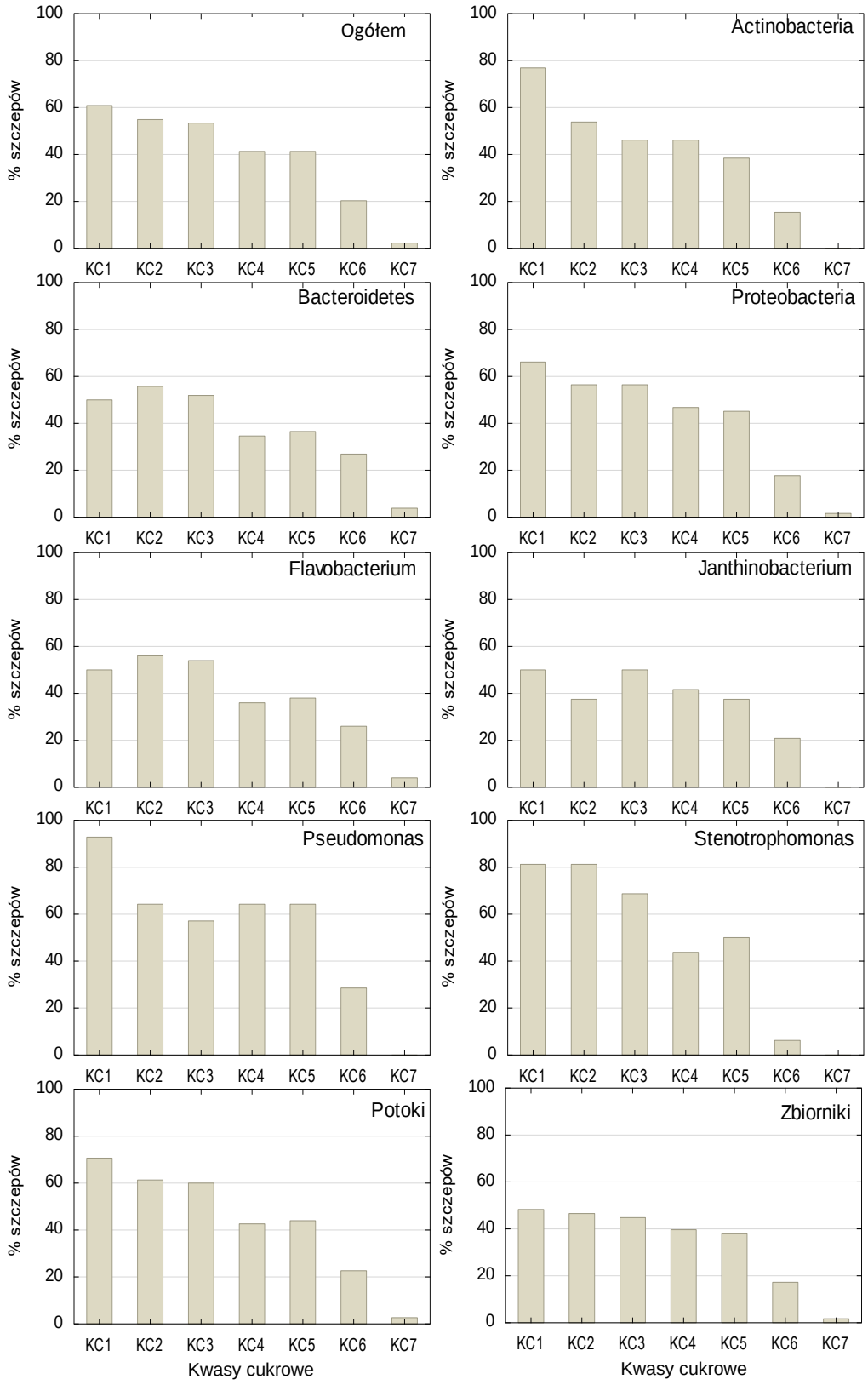


Rycina 47. Bakteryjne wykorzystanie kwasów karboksylowych (% szczepów)

Objaśnienia: KK1 – kwas octowy; KK2 – kwas propionowy; KK3 – kwas p-hydroksy-fenylooctowy; KK4 – kwas α-keto-glutarowy; KK5 – kwas bromo-bursztynowy; KK6 – kwas acetooctowy; KK7- kwas mrówkowy

Figure 47. Bacterial utilization of carboxylic acids (% of strains)

Explanations: KK1 – acetic acid; KK2 - propionic acid; KK3 - p-hydroxy-phenylacetic acid; KK4 - α-keto-glutaric acid; KK5 - bromo-succinic acid; KK6 - acetoacetic acid; KK7- formic acid



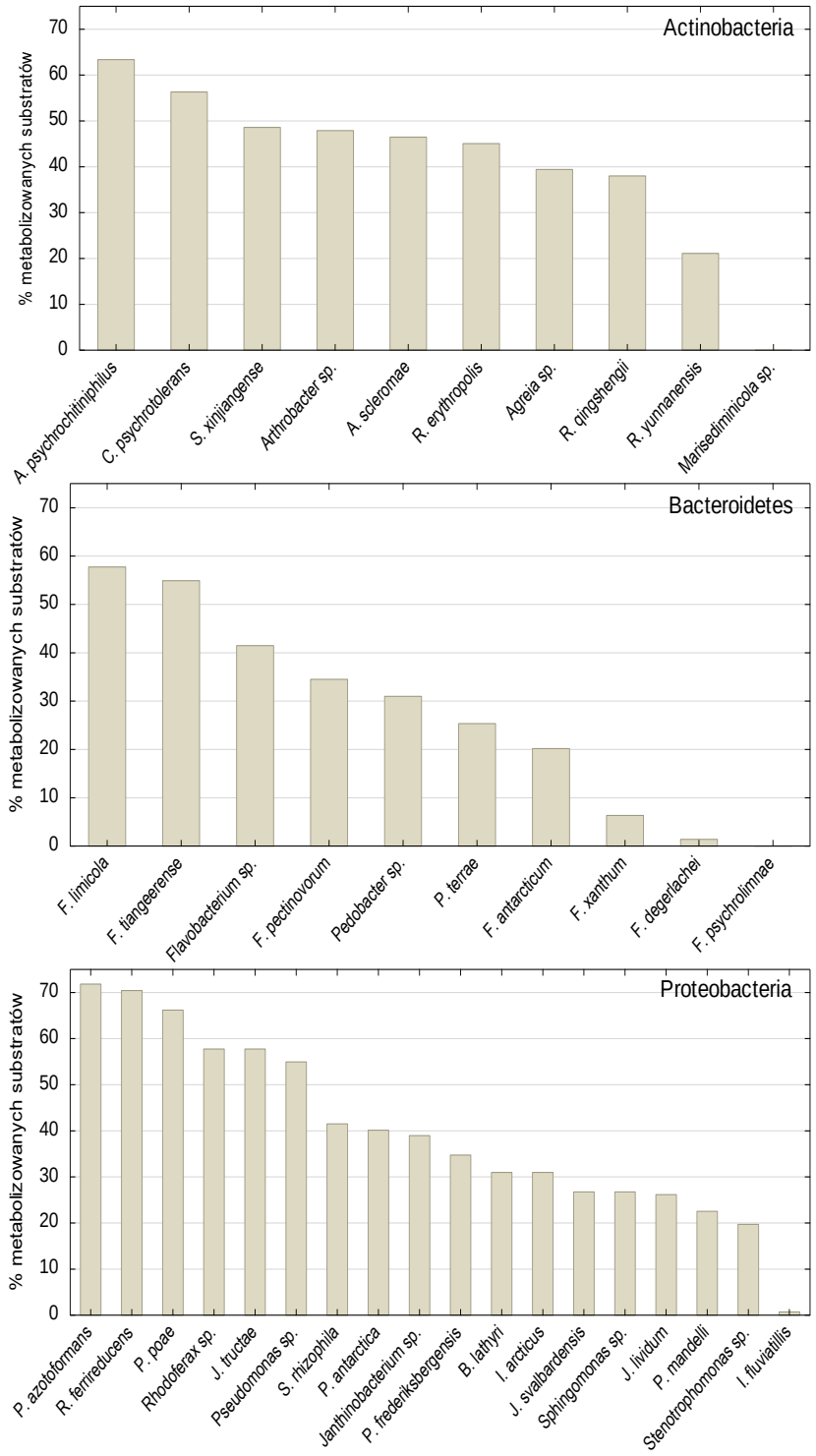
Rycina 48. Bakteryjne wykorzystanie kwasów cukrowych (% szczepów)

Objaśnienia: KC1 – kwas D-glukonowy; KC2 – kwas D-galakturonowy; KC3 – kwas D-glukuronowy; KC4 – kwas glukarowy; KC5 – kwas śluzowy; KC6 – lakton kwasu L-galaktonowego; KC7 – glukuronamid

Figure 48. Bacterial utilization of sugar acids (% of strains)

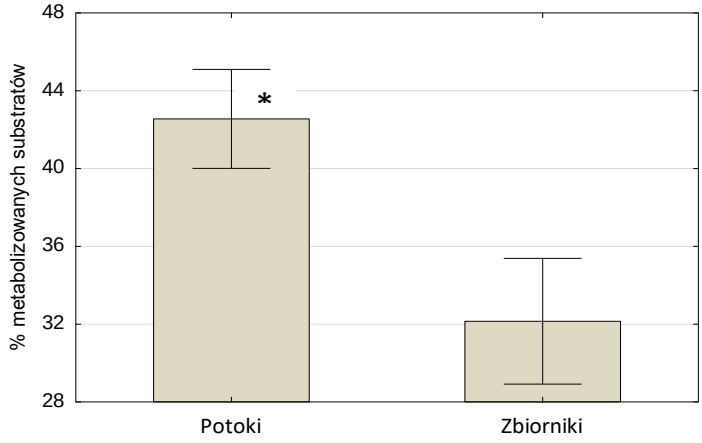
Explanations: KC1 – D-gluconic acid; KC2 - D-galacturonic acid; KC3 - D-glucuronic acid; KC4 - glucaric acid; KC5 - mucic acid; KC6 - L-galactonic acid lactone; KC7 - glucuronamide

Przeprowadzone badania wykazały zróżnicowaną aktywność metaboliczną szczepów bakterii z poszczególnych grup taksonomicznych (Ryc. 49).



Rycina 49. Aktywność metaboliczna wybranych szczepów bakterii
Figure 49. Metabolic activity of selected bacterial strains

Wśród Actinobacteria najwyższą aktywność wykazywał *Arthrobacter psychrochitiniphilus*, utylizujący 65% substratów. Najniższą aktywność wykazały szczepy zaliczane do rodzaju *Marisediminicola*. Wśród Bacteroidetes najwyższą aktywność wykazywał *Flavobacterium limicola* metabolizujący 58% substratów, a najmniej aktywnym *Flavobacterium degerlachei*. Spośród Proteobacteria najwyższą aktywnością (72% utylizowanych substratów) charakteryzował się *Pseudomonas azotoformans*. Najmniej aktywny wśród Proteobacteria był *Iodobacter fluviatillis*. Przeprowadzona analiza statystyczna wykazała istotną różnicę ($p<0,05$) w aktywności metabolicznej bakterii izolowanych z mat występujących w lotycznych i lenitycznych zbiornikach (Ryc. 50).



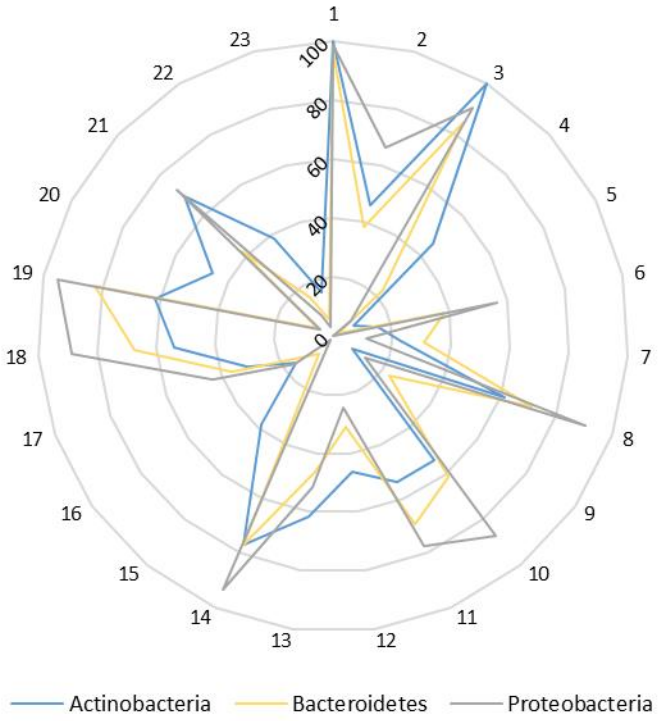
Rycina 50. Aktywność metaboliczna bakterii izolowanych z mat potoków i zbiorników astatycznych; * - różnica istotna statystycznie, $p<0,05$)

Figure 50. Metabolic activity of bacteria isolated from mats of streams and ponds; * - statistically significant difference, $p<0.05$)

4.2.2. Odporność na czynniki chemiczne

Przeprowadzona analiza oddziaływania różnorodnych związków chemicznych na wzrost szczepów izolowanych z mat mikrobialnych wykazała istotne różnice (Ryc. 51). W poszczególnych grupach taksonomicznych stwierdzono odmienne profile odporności. Wśród Actinobacteria ponad 78% szczepów było odpornych na działanie mleczanu sodu, 71% tellurytu potasu, 61% błękitu tetrazoliowego i 54% fioletu tetrazoliowego. Niższą odporność szczepy te wykazywały w stosunku do chlorku litu (47%), D-seryny (39%), maślanu sodu (39%) i anionowego surfaktantu Niaproof 4 (33%). Najsilniejszą aktywnością toksyczną charakteryzowały się chlorek guanidyny i bromek sodu, na które większość badanych szczepów była wrażliwa (średnio 83%). Wśród Actinobacteria

najwyższą odpornością na czynniki środowiskowe charakteryzowały się *Salinimicrobium xinjiangense, Agreia sp., Marisediminicola sp., Rhodococcus erythropolis* (odporność na 16 do 22 związków) (Ryc. 52).



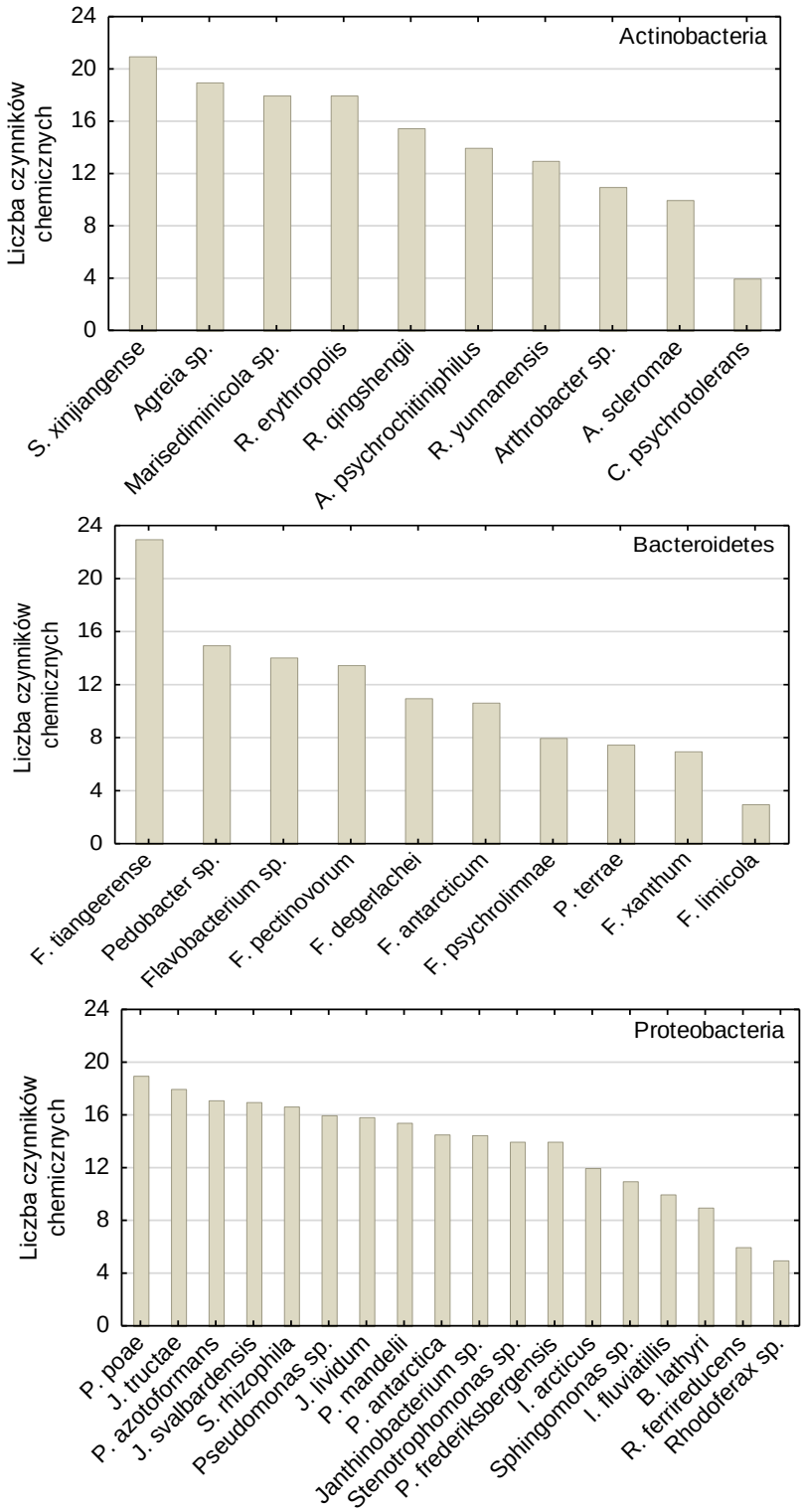
Rycina 51. Odporność szczepów bakterii na czynniki chemiczne

Objaśnienia: 1 – pH 6; 2 – pH 5; 3 – 1% NaCl; 4 – 4% NaCl; 5 – 8% NaCl ; 6 – kwas fusydowy; 7 – troleandomycyna; 8 – ryfamycyna; 9 – minocyklina; 10 – linkomycyna; 11 – wankomycyna; 12 – kwas nalidyksowy; 13 – aztreonam; 14 – 1% mleczan sodu; 15 – D-seryna; 16 – chlorek guanidyny; 17 – Niaproof 4; 18 – fiolet tetrazoliowy; 19 – błękit tetrazoliowy; 20 – chlorek litu; 21 – telluryt potasu; 22 – maślan sodu; 23 – bromek sodu

Figure 51. Bacterial strains resistance to chemical agents

Explanations: 1 - pH 6; 2 - pH 5; 3 - 1% NaCl; 4 - 4% NaCl; 5-8% NaCl; 6 - fusidic acid; 7 - troleandomycin; 8 - rifamycin; 9 - minocycline; 10 - lincomycin; 11 - vancomycin; 12 - nalidixic acid; 13 - aztreonam; 14 - 1% sodium lactate; 15 - D-serine; 16 - guanidine chloride; 17 - Niaproof 4; 18 - tetrazolium violet; 19 - tetrazolium blue; 20 - lithium chloride; 21 - potassium tellurite; 22 - sodium butyrate; 23 - sodium bromide

Ponad 60% szczepów Bacteroidetes było odpornych na działanie mleczanu sodu (78%) oraz błękitu i fioletu tetrazoliowego, odpowiednio 83% i 73%. Niższą odporność wykazano w stosunku do tellurytu potasu (42%) i Niaproof 4 (38%). Najsilniejsze działanie hamujące wzrost szczepów Bacteroidetes wykazało 5 związków: maślan sodu, chlorek guanidyny, D-seryna, chlorek litu i bromek sodu. Odporność na te związki wykazywało od 8% do 17% szczepów. Wśród Bacteroidetes najwyższą odpornością na związki chemiczne charakteryzował się *Flavobacterium tiangeerense* (odporność na 23 związki) (Ryc. 52).



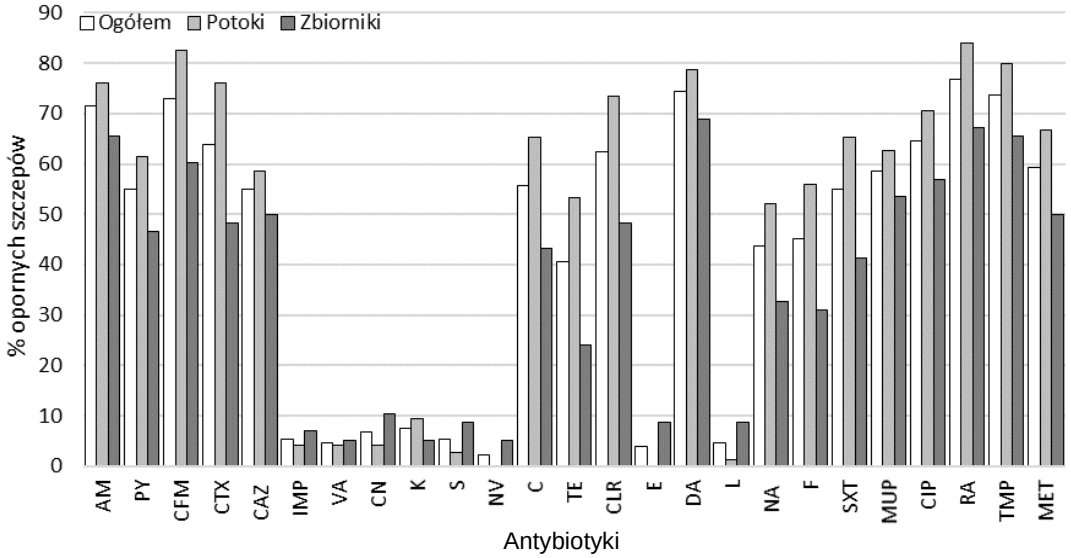
Rycina 52. Odporność wybranych szczepów bakterii na czynniki chemiczne
Figure 52. Resistance of selected bacterial strains to chemical agents

Większość szczepów należących do Proteobacteria wykazywało odporność na działanie błękitu i fioletu tetrazoliowego (odpowiednio 96% i 89%), mleczanu sodu (93%) i tellurytu potasu (73%). Odporność na Niaproof 4 wykazywało 43% szczepów. Od 1% do 18% szczepów Proteobacteria było odpornych na działanie chlorku guanidyny, maślanu sodu, chlorku litu, bromku sodu i D-seryny. Najwyższą odpornością na te czynniki charakteryzowały się *Pseudomonas poae*, *Janthinobacterium tructae*, *Pseudomonas azotoformans*, *Janthinobacterium svalbardensis* i *Stenotrophomonas rhizophila* (do 19 czynników chemicznych).

4.3. Potencjał środowiskowy szczepów bakterii

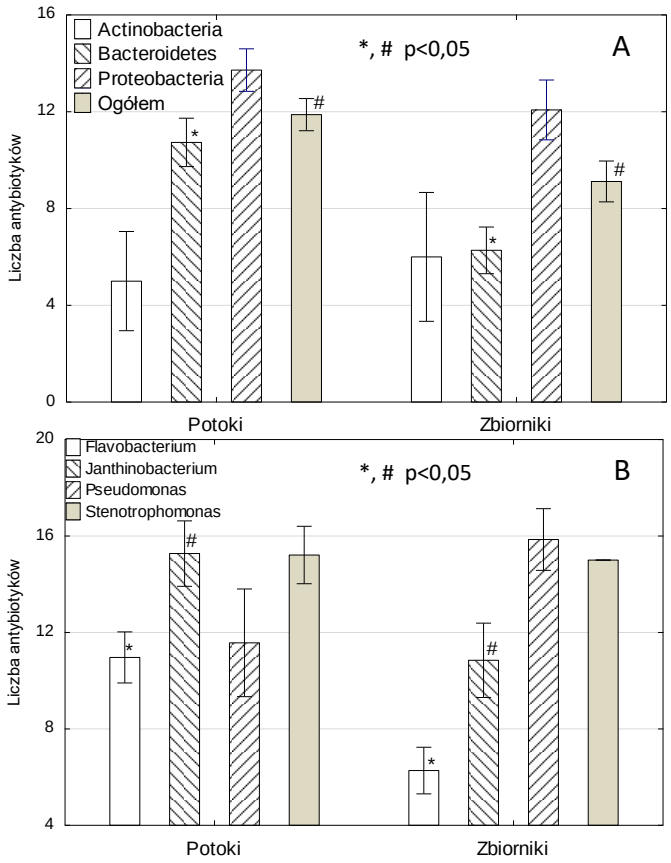
4.3.1. Oporność na antybiotyki

Przeprowadzone analizy antybiotykooporności szczepów bakterii izolowanych z mat mikrobialnych wykazały znaczne zróżnicowanie wyników. W grupie antybiotyków hamujących syntezę ściany komórkowej opornych było od 4% do 73% szczepów. Najwyższą oporność badane szczepy wykazywały w stosunku do ampicyliny i cefiksymu, odpowiednio 71% i 73%. Najniższą oporność wykazano w stosunku do wankomycyny i imipenemu, odpowiednio 4% i 5% szczepów (Ryc. 53). W grupie antybiotyków hamujących syntezę białek, odsetek opornych szczepów wahał się od 2% do 74%. Najwyższą oporność wykazano w stosunku do klindamycyny, klarytromycyny i chloramfenikolu, średnio odpowiednio 74%, 62% i 56% szczepów. Niską oporność, nie przekraczającą 10% szczepów, wykazano w stosunku do gentamycyny, kanamycyny, streptomycyny, nowobiocyny, erytromycyny i linkomycyny. Średnio 69% badanych szczepów wykazywało oporność w stosunku do antybiotyków zaburzających proces syntezy kwasów nukleinowych. Najwyższą oporność wykazano dla ryfampicyny (77% szczepów). Wśród antybiotyków hamujących syntezę zarówno białek jak i kwasów nukleinowych opornych było 53% szczepów. Najwyższą oporność wykazano w stosunku do mupirycyny (59% szczepów). Statystycznie istotną ($p<0,05$) wyższą antybiotykoopornością, charakteryzowały się szczepy należące do rodzajów Flavobacterium i Janthinobacterium izolowane z mat mikrobialnych występujących w potokach (Ryc. 54).



Rycina 53. Oporność na antybiotyki szczepów bakterii izolowanych z mat potoków i zbiorników astatycznych; objaśnienia skrótów – Tabela 5

Figure 53. Antibiotic resistance of bacterial strains isolated from mats of streams and stagnant reservoirs; abbreviations – Table 5



Rycina 54. Oporność na antybiotyki bakterii izolowanych z mat potoków i zbiorników astatycznych, wg typów (A), wg rodzajów (B)

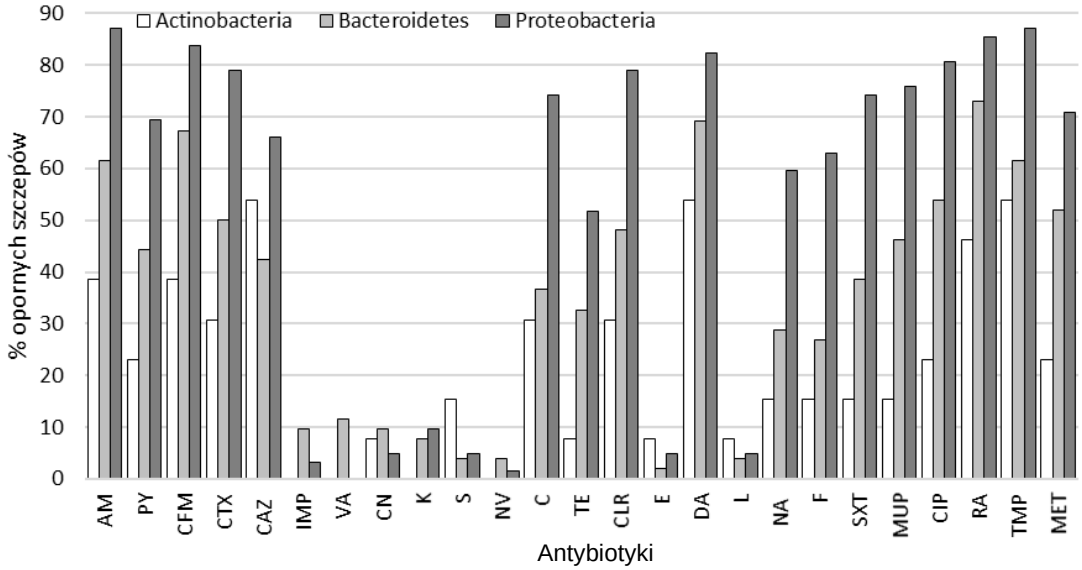
Figure 54. Antibiotic resistance of bacterial strains isolated from mats of streams and ponds by type (A), by genera (B)

Analiza oporności na antybiotyki wśród szczepów należących do poszczególnych typów wykazała istotne zróżnicowanie (Ryc. 55). W grupie antybiotyków hamujących syntezę ściany komórkowej odsetek opornych Actinobacteria wynosił średnio 41%. W stosunku do wankomycyny i imipenemu bakterie te nie wykazywały oporności, natomiast u 54% szczepów stwierdzono oporność w stosunku do ceftazydymu. Średnio 56% Proteobacteria wykazywało oporność na tę grupę antybiotyków. Wankomycyna hamowała wzrost wszystkich szczepów, natomiast imipenem hamował wzrost 97% szczepów. Na pozostałe antybiotyki Proteobacteria wykazywały wysoką oporność wahającą się od 66% w stosunku do ceftazydymu do 87% w stosunku do ampicyliny. Średnio 41% szczepów Bacteroidetes wykazywało oporność na antybiotyki hamujące syntezę ściany komórkowej. W stosunku do imipenemu i wankomycyny oporność wykazywało odpowiednio 10% i 11% szczepów. Najwyższą oporność stwierdzono dla cefiksymu – 67% szczepów.

W grupie antybiotyków hamujących syntezę białek najniższą opornością charakteryzowały się Actinobacteria, średnio 16% szczepów. Wszystkie szczepy wrażliwe były na kanamycynę i nowobiocynę, natomiast tylko 8% szczepów wykazywało oporność na tetracyklinę, erytromycynę, linkomycynę i gentamycynę. Najwyższą oporność Actinobacteria wykazywały w stosunku do klindamycyny – 54% szczepów. Średnio 34% szczepów Proteobacteria było opornych na tę grupę antybiotyków. Wysoką oporność Proteobacteria wykazywały w stosunku do chloramfenikolu (74%), klarytromycyny (79%) i klindamycyny (82%). Oporność na tetracykliny i kwas nalidyksowy wynosiła odpowiednio 52% i 60%. Oporność na pozostałe antybiotyki z tej grupy nie przekraczała 10%. Wśród Bacteroidetes oporność na antybiotyki hamujące syntezę białek wynosiła średnio 23%. Wysoką oporność Bacteroidetes wykazano w stosunku do klindamycyny – 69% szczepów. W stosunku do kwasu nalidyksowego, tetracykliny, chloramfenikolu i klarytromycyny oporność wykazywało odpowiednio 29%, 32%, 37% i 48% szczepów. Oporność na pozostałe antybiotyki z tej grupy nie przekraczała 10% szczepów.

W grupie antybiotyków hamujących syntezę kwasów nukleinowych oporność wśród Actinobacteria wykazywało 37% szczepów. W stosunku do metronidazolu i ciprofloksacyny opornych było 23% szczepów. Wyższą oporność Actinobacteria wykazywały w stosunku do ryfampicyny i trimetoprimu, odpowiednio 46% i 54% szczepów. Wśród Proteobacteria odsetek opornych szczepów był bardzo wysoki i wynosił 81%. Najniższą oporność zanotowano dla metronidazolu (71% szczepów),

a najwyższą dla trimetoprimu (87% szczepów). Wśród Bacteroidetes odsetek opornych szczepów na antybiotyki hamujące syntezę kwasów nukleinowych wynosił 60%. Najniższą oporność zanotowano dla metronidazolu (52% szczepów), a najwyższą dla ryfampicyny (73% szczepów). W grupie antybiotyków hamujących syntezę zarówno białek jak i kwasów nukleinowych oporność bakterii z poszczególnych typów Actinobacteria, Bacteroidetes i Proteobacteria wynosiła średnio odpowiednio 15%, 37% i 71% szczepów.

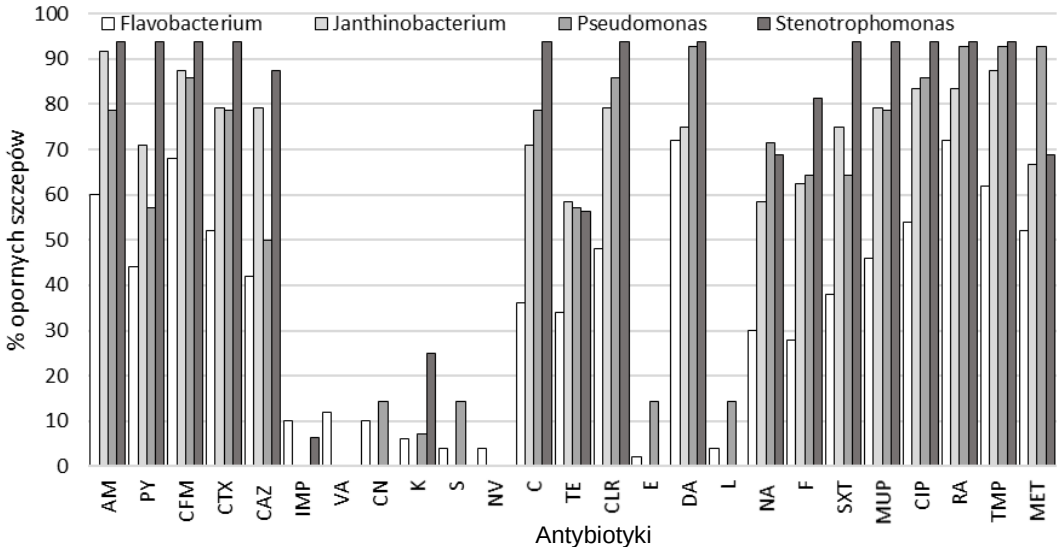


Rycina 55. Oporność na antybiotyki szczepów należących do typów: Actinobacteria, Bacteroidetes i Proteobacteria, objaśnienia skrótów: Tabela 5

Figure 55. Antibiotic resistance of bacterial strains belonging to phyla: Actinobacteria, Bacteroidetes and Proteobacteria, abbreviations Table 5

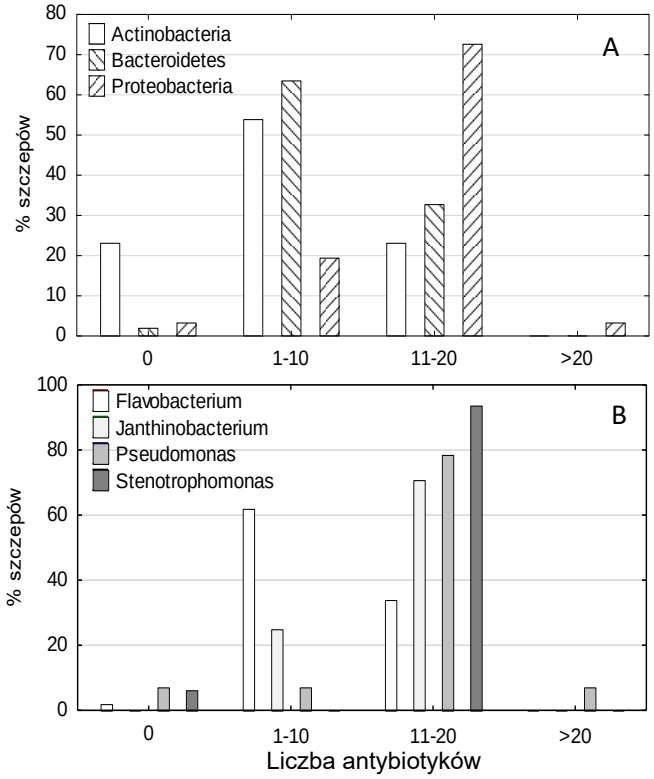
Analiza oporności wśród najliczniejszych badanych rodzajów wykazała duże zróżnicowanie wyników (Ryc. 56). W grupie antybiotyków hamujących syntezę ściany komórkowej odsetek opornych szczepów z rodzaju Flavobacterium wynosił średnio 41%. Najniższą oporność wykazano w stosunku do imipenemu (10% szczepów), a najwyższą dla cefiksymu (69% szczepów). Średnio 58% szczepów z rodzaju Janthinobacterium było opornych na te antybiotyki. Bakterie te wykazywały brak oporności na imipenem i wankomycynę, natomiast 92% szczepów było opornych na ampicylinę. Wśród Pseudomonas opornych było średnio 50% szczepów. Wszystkie szczepy wrażliwe były na imipenem oraz wankomycynę. Najwyższą oporność szczepy Pseudomonas wykazały w stosunku do cefiksymu (86% szczepów). Średnia oporność bakterii z rodzaju Stenotrophomonas dotyczyła 67% szczepów. Nie wykazano oporności na wankomycynę, natomiast jedynie 6% szczepów było opornych na imipenem. Wysoką oporność, 94%

szczepów wykazywało w stosunku do ampicyliny, karbenicyliny, cefiksymu i cefotaksymu. W grupie antybiotyków hamujących syntezę białek odsetek opornych szczepów z rodzaju Flavobacterium wynosił średnio 23%. Najniższą oporność wykazano w stosunku do erytromycyny (2% szczepów), a najwyższą dla klindamycyny (72% szczepów). Oporność bakterii z rodzaju Janthinobacterium występowała średnio u 31% szczepów. Bakterie z tej grupy wykazywały brak oporności na gentamycynę, kanamycynę, streptomycynę, nowobiocynę, erytromycynę i linkomycynę. Najwyższą oporność wykazano dla klarytromycyny (79% szczepów). Wśród Pseudomonas oporność na te antybiotyki występowała średnio u 41% szczepów. Wszystkie szczepy wrażliwe były na nowobiocynę, natomiast najwyższą oporność szczepy Pseudomonas wykazały w stosunku do klindamycyny (93% szczepów). Wśród Stenotrophomonas oporność dotyczyła 39% szczepów. Nie wykazano oporności na gentamycynę, streptomycynę, nowobiocynę, erytromycynę i linkomycynę. Wysoką oporność wykazano dla chloramfenikolu, klarytromycyny i klindamycyny (94%szczepów). W grupie antybiotyków hamujących syntezę kwasów nukleinowych odsetek opornych szczepów z rodzaju Flavobacterium wynosił średnio 60% i wahał się od 52% dla metronidazolu do 72% dla rifampicyny. Oporność szczepów z rodzaju Janthinobacterium była stosunkowo wyrównana i wynosiła średnio 80%. Najwyższą oporność wykazano dla trimetoprimu (88% szczepów). Oporność bakterii z rodzaju Pseudomonas była wysoka i dotyczyła 91% szczepów. Wysoką oporność stwierdzono w stosunku do rifampicyny, trimetoprimu i metronidazolu (93%. szczepów). Oporność bakterii z rodzaju Stenotrophomonas wynosiła średnio 88% szczepów. Większość szczepów (94%) była oporna w stosunku do ciprofloksacyny, rifampicyny i trimetoprimu. W grupie antybiotyków hamujących syntezę zarówno białek jak i kwasów nukleinowych oporność bakterii z poszczególnych rodzajów Flavobacterium, Janthinobacterium, Pseudomonas i Stenotrophomonas wynosiła średnio odpowiednio 37%, 72%, 69% i 90% szczepów. Badania wykazały występowanie licznych szczepów wieloantybiotykoopornych (Ryc. 57). Wśród Actinobacteria i Bacteroidetes oporność od 1 do 10 antybiotyków, wykazywało odpowiednio 53% i 63% szczepów, a od 11 do 20 antybiotyków, odpowiednio 23% i 32% szczepów. Wśród Proteobacteria dominowały bakterie oporne w zakresie od 11 do 20 antybiotyków, które stanowiły 73% szczepów.



Rycina 56. Oporność na antybiotyki szczepów bakterii z rodzajów: Flavobacterium, Janthinobacterium, Pseudomonas i Stenotrophomonas; objaśnienia skrótów – Tabela 5

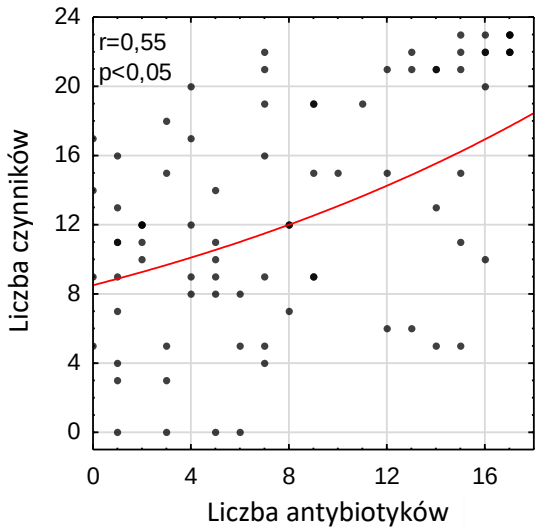
Figure 56. Antibiotic resistance of bacterial strains of genera: Flavobacterium, Janthinobacterium, Pseudomonas and Stenotrophomonas; abbreviations – Table 5



Rycina 57. Zakres oporności na antybiotyki bakterii izolowanych z mat potoków i zbiorników astatycznych, wg typów (A), wg rodzajów (B)

Figure 57. Range of antibiotic resistance of bacterial strains isolated from mats of streams and stagnant ponds, by type (A), by genera (B)

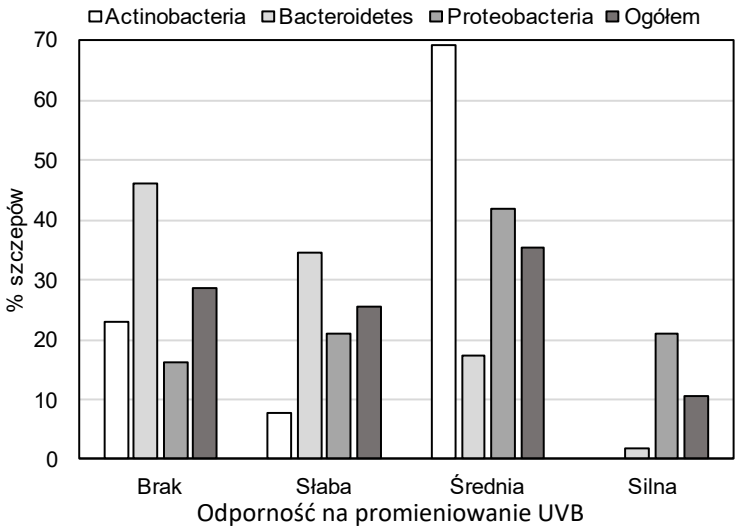
Przeprowadzona analiza statystyczna wykazała istotną dodatnią korelację pomiędzy odpornością szczepów na czynniki chemiczne i toksyny a ich antybiotykoopornością (Ryc. 58).



Rycina 58. Zależność pomiędzy odpornością na czynniki chemiczne a opornością na antybiotyki szczepów bakterii izolowanych z mat mikrobialnych
Figure 58. Correlation between chemicals agents and antibiotic resistance of bacterial strains isolated from microbial mats

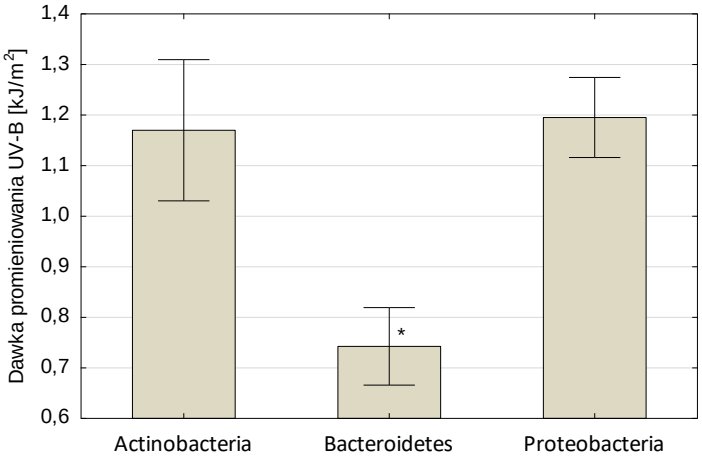
4.3.2. Odporność na promieniowanie UVB

Przeprowadzona analiza oddziaływania promieniowania UVB na szczepy bakterii izolowanych z mat mikrobialnych wykazała zróżnicowany poziom odporności (Ryc. 59). Ogółem 72% szczepów wykazywało odporność na promieniowanie UVB, w tym niską 26%, umiarkowaną 35% i wysoką 11%. Wśród Bacteroidetes wszystkie szczepy wykazywały odporność na to promieniowanie, w tym niską, umiarkowaną i wysoką odpowiednio 3%, 62% i 35% szczepów. Wśród Actinobacteria 23% szczepów było wrażliwych na promieniowanie UVB. Niską i umiarkowaną odpornością charakteryzowało się odpowiednio 8% i 69% szczepów. Jedynie 16% szczepów należących do typu Proteobacteria nie wykazywało odporności na UVB. Niska odporność występowała u 21%, a umiarkowana u 42% szczepów. Wysoką odpornością charakteryzowało się 21% szczepów Proteobacteria.



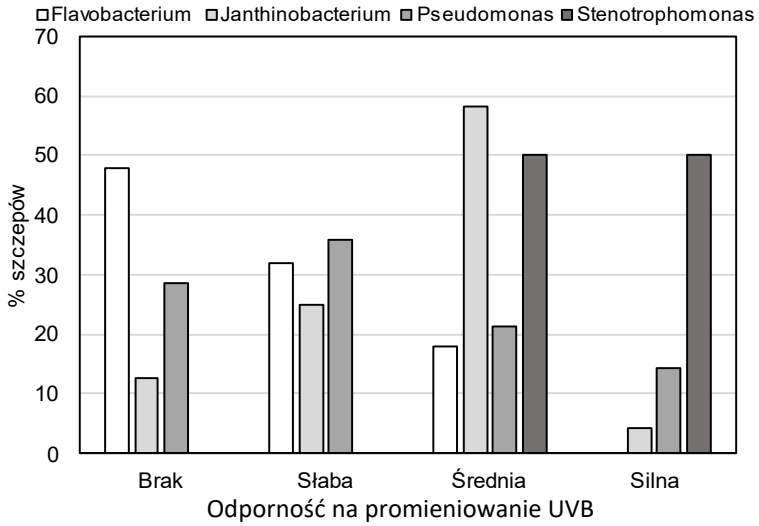
Rycina 59. Odporność na promieniowanie UVB szczepów należących do typów: Actinobacteria, Bacteroidetes i Proteobacteria
Figure 59. Resistance to UVB radiation of bacterial strains belonging to phyla: Actinobacteria, Bacteroidetes and Proteobacteria

Stwierdzono istotne różnice odporności w poszczególnych grupach taksonomicznych (Ryc. 60). Szczepy należące do typów Actinobacteria i Proteobacteria wykazywały zbliżoną tolerancję na dawkę UVB wynoszącą średnio, odpowiednio 1,17 kJ/m^2 i 1,2 kJ/m^2. Znacznie niższą odporność wykazały szczepy Bacteroidetes, tolerowana dawka promieniowania wynosiła średnio 0,74 kJ/m^2.



Rycina 60. Średnie dopuszczalne dawki promieniowania UVB dla szczepów bakterii należących do typów: Actinobacteria, Bacteroidetes i Proteobacteria; * - $p<0,05$
Figure 60. Mean acceptable doses of UVB radiation for bacterial strains belonging to phyla: Actinobacteria, Bacteroidetes and Proteobacteria; * - $p<0.05$

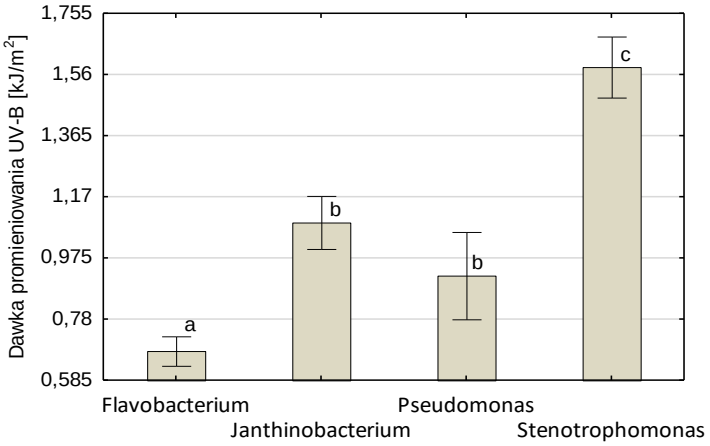
Analizując rozkład ilościowy szczepów dla poszczególnych zakresów odporności na promieniowanie UVB wykazano różnice dla poszczególnych rodzajów bakterii (Ryc. 61). Szczepy należące do rodzaju Flavobacterium charakteryzowały się słabą i średnią odpornością, odpowiednio 33% i 19% szczepów. Brak odporności na promieniowanie UVB wykazywało 49% szczepów. Wśród szczepów Janthinobacterium najliczniejszą grupę stanowiły szczepy o umiarkowanej odporności – 58%. Wysoką odpornością charakteryzowało się 4% szczepów, niski poziom odporności wykazywało 25%, a brakiem odporności na promieniowanie UVB charakteryzowało się 13% szczepów. Większość szczepów z rodzaju Pseudomonas charakteryzowało się brakiem bądź też niską odpornością na promieniowanie UVB, odpowiednio 29% i 36% szczepów. Umiarkowaną i wysoką odporność wykazano dla odpowiednio 22% i 15% szczepów. Wszystkie szczepy bakterii z rodzaju Stenotrophomonas wykazywały odporność na promieniowanie UVB. Zarówno umiarkowaną jak i wysoką odpornością charakteryzowało się po 50% szczepów.



Rycina 61. Odporność na promieniowanie UVB szczepów bakterii z rodzajów: Flavobacterium, Janthinobacterium, Pseudomonas i Stenotrophomonas
Figure 61. Resistance to UVB radiation of bacterial strains belonging to genera: Flavobacterium, Janthinobacterium, Pseudomonas and Stenotrophomonas

Wykazano istotne różnice statystyczne w zakresie odporności na promieniowanie UVB wśród szczepów należących do najliczniej reprezentowanych rodzajów (Ryc. 62). Najniższym poziomem tolerancji charakteryzowały się szczepy należące do Flavobacterium, średnia dopuszczalna dawka wynosiła 0,6 kJ/m^2. Wyższa odporność

cechowała szczepy należące do rodzajów Janthinobacterium i Pseudomonas, dla których dopuszczalne wartości promieniowania wynosiły średnio, odpowiednio 1,3 kJ/m^2 i 1,0 kJ/m^2. Najwyższe wartości odporności, znacznie odbiegające od pozostałych grup, wykazano wśród szczepów należących do rodzaju Stenotrophomonas - średnia tolerowana dawka promieniowania UVB wynosiła 1,7 kJ/m^2.



Rycina 62. Średnie dopuszczalne dawki promieniowania UVB dla szczepów bakterii z rodzajów: Flavobacterium, Janthinobacterium, Pseudomonas i Stenotrophomonas; a, b, c - $p<0,05$)

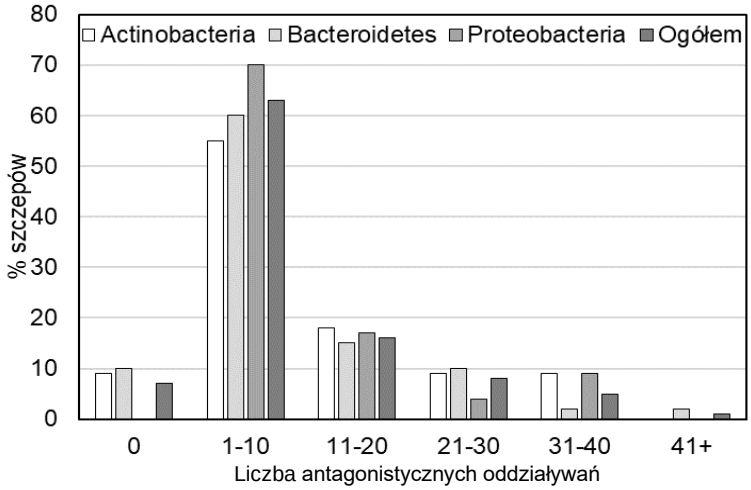
Figure 62. Mean acceptable doses of UVB radiation for bacterial strains belonging to genera: Flavobacterium, Janthinobacterium, Pseudomonas and Stenotrophomonas; a, b, c - $p<0.05$

Najwyższą odporność na promieniowanie UVB wśród Actinobacteria, powyżej 1,5 kJ/m^2 wykazały szczepy *Salinibacterium xinjiangense, Arthrobacter scleromae, Rhodococcus erythropolis* i *Rhodococcus qingshengii.* Wśród Bacteroidetes najwyższą odporność wykazywały szczepy *Pedobacter sp.* (3,9 kJ/m^2), natomiast wśród Proteobacteria najwyższą odporność wykazywały *Bosea lathyri* (3,9 kJ/m^2) i *Stenotrophomonas rhizophila* (1,6 kJ/m^2).

4.3.3. Oddziaływania antagonistyczne

Badania właściwości antagonistycznych występujących pomiędzy izolowanymi szczepami bakterii wykazały zróżnicowany zakres oddziaływań (Ryc. 63) Większość szczepów (63%) charakteryzowała się zdolnością do zahamowania wzrostu maksymalnie do 10 szczepów. W poszczególnych grupach taksonomicznych Actinobacteria, Bacteroidetes i Proteobacteria szczepy o takich właściwościach stanowiły odpowiednio 55%, 61% i 69%. Wśród badanych Actinobacteria najwyższą aktywność antybakteryjną

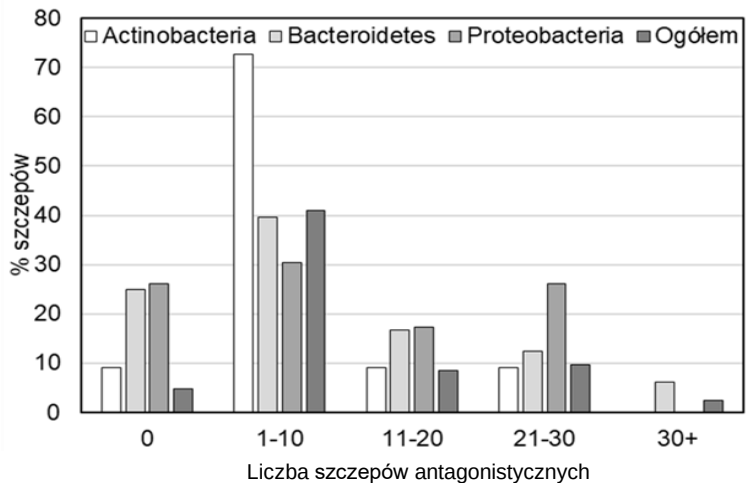
wykazywały bakterie z rodzajów Agreia i Arthrobacter, które hamowały wzrost maksymalnie do 35 izolatów. Wśród Bacteroidetes silne antybakteryjne oddziaływanie wykazywały bakterie z rodzaju Flavobacterium, które średnio hamowały wzrost 11 szczepów. W obrębie tego rodzaju występowały również szczepy o bardzo silnych oddziaływaniach antagonistycznych, które hamowały wzrost od 25 do 50 izolatów, które nie zidentyfikowano do gatunku. Wśród Proteobacteria najwyższy poziom oddziaływań antagonistycznych wykazały szczepy z rodzajów Pseudomonas i Stenotrophomonas, które hamowały wzrost średnio powyżej 15 izolatów. Najbardziej aktywnym szczepem był *Pseudomonas antarctica*, który wykazywał antagonistyczne reakcje w stosunku do 35 izolatów.



Rycina 63. Właściwości antagonistyczne szczepów bakterii
Figure 63. Antagonistic properties of bacterial strains

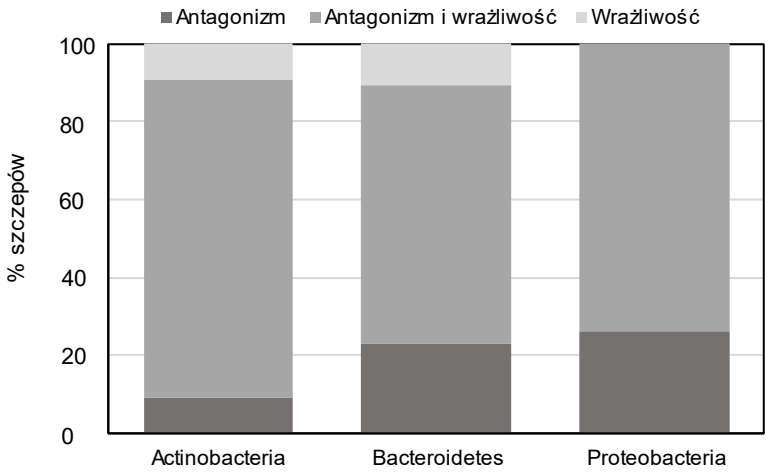
Ponad 80% szczepów charakteryzowało się wrażliwością na oddziaływania antagonistyczne. Najliczniejszą grupę stanowiły bakterie, których wzrost hamowany był przez jeden do dziesięciu szczepów. W poszczególnych grupach taksonomicznych Actinobacteria, Bacteroidetes i Proteobacteria takie szczepy stanowiły odpowiednio 73%, 40% i 30% (Ryc. 64). Wśród badanych Actinobacteria średnio, najwyższą wrażliwością na oddziaływania amntagonistyczne wykazywały *Cryobacterium psychrotolerans* i *Arthrobacter scleromae*, których wzrost był hamowany przez, odpowiednio 29 i 19 szczepów. Wśród Bacteroidetes wrażliowść na co najmniej 20 antagonistycznych szczepów wykazywały bakterie *Flavobacterium tiangeerense*, *Flavobacterium psychrolimnae* oraz *Pedobacter terrae*. Wśród Proteobacteria najwyższy poziom wrażliwości na antagonistyczne oddziaływania wykazano dla *Sphingomonas sp*.,

Iodobacter fluviatilis oraz *Pseudomonas antarctica* których wzrost był hamowany przez co najmniej 15 antagonistycznych szczepów.



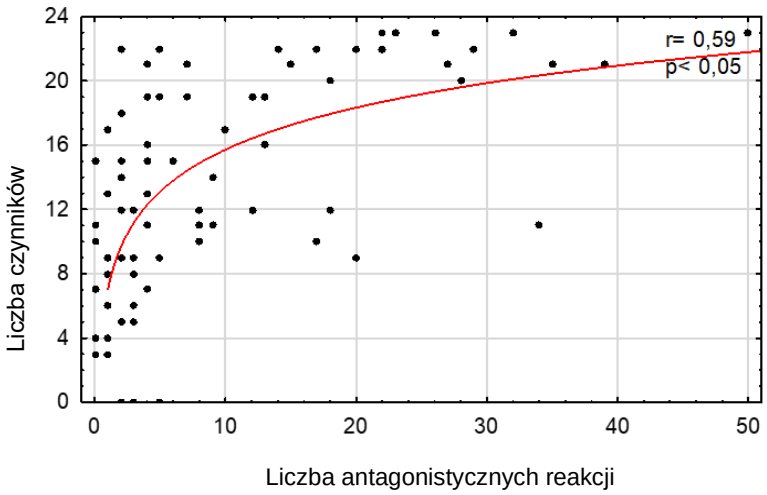
Rycina 64. Wrażliwość bakterii izolowanych z mat mikrobialnych na antagonistyczne oddziaływania
Figure 64. Sensitivity of bacteria isolated from microbial mats to antagonistic interactions

Analizując reakcje anatgonizmu i wrażliwości wystepujące wśród badanych grup taksonomicznych wyznaczono trzy kategorie bakterii: wykazujące wyłącznie reakcje antagonistyczne, wyłącznie reakcje wrażliwości oraz oba typy reakcji. W puli badanych bakterii nie wykazo szczepów nie wykazujących rzadnej z tych reakcji (Ryc. 65).



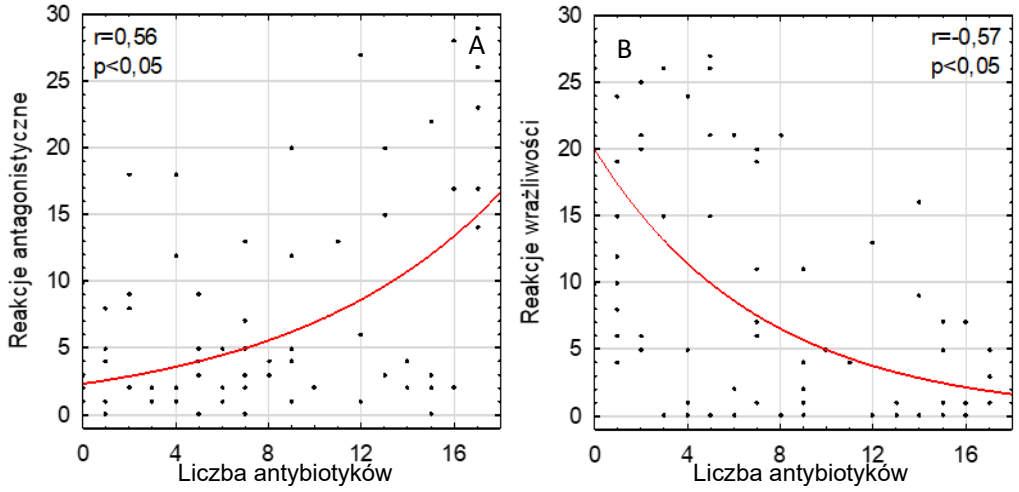
Rycina 65. Antagonistyczna aktywność oraz wrażliwość na reakcje antagonistyczne szczepów bakterii izolowanych z mat mikrobialnych
Figure 65. Antagonistic activity and sensitivity to antagonistic interactions of bacterial strains isolated from microbial mats

Najliczniejszą pulę stanowiły szczepy o obu typach oddziaływań, które wśród Actinobacteria, Bacteroidetes i Proteobacteria stanowiły odpowiednio: 81%, 67% i 74%. Szczepy posiadające jedynie właściwości antagonistyczne stanowiły w tych grupach taksonomicznych odpowiednio 9%, 3% i 26%. Szczepy nie wykazujące właściwości antagonistycznych, a jedynie wrażliwość na tego typu reakcje występowały wśród Actinobacteria i Bacteroidetes, odpowiednio 9% i 10%. Wśród szczepów bakterii izolowanych z mat mikrobialnych wykazano istotną statystycznie korelację pomiędzy aktywnością antagonistyczną a odpornością na czynniki chemiczne (Ryc. 66).



Rycina 66. Zależność pomiędzy odpornością na czynniki chemiczne a potencjałem antagonistycznym szczepów bakterii izolowanych z mat mikrobialnych
Figure 66. Correlation between chemicals and antagonistic potential of bacterial strains isolated from microbial mats

Wśród badanych szczepów wykazano również istotną statystycznie, dodatnią korelację pomiędzy aktywnością antagonistyczną a opornością na antybiotyki ($r=0,56$, $p<0,05$) oraz ujemną korelację pomiędzy wrażliwością na antagonistyczne oddziaływania a opornością na antybiotyki ($r=0,57$, $p<0,05$) (Ryc. 67).



Rycina 67. Zależność pomiędzy aktywnością antagonistyczną a opornością na antybiotyki (A) oraz wrażliwością na oddziaływania antagonistyczne a opornością na antybiotyki (B) szczepów bakterii izolowanych z mat

Figure 67. Correlation between antagonistic activity and antibiotic resistance (A) and antagonistic sensitivity and antibiotic resistance (B) of bacterial strains isolated from mats

Trzynaście izolatów pochodzących z mat mikrobialnych charakteryzowało się właściwościami hamującymi wzrost patogenów (Tab. 21). Najsilniejsze oddziaływanie antagonistyczne w stosunku do wybranych patogenów wykazał szczep *Pseudomonas antarctica* oraz trzy inne izolaty należące do rodzajów Agreia, Pseudomonas i Flavobacterium. Najsilniejsze działanie antagonistyczne wykazano w stosunku do bakterii należących do rodzajów: Agrobacterium, Micrococcus i Staphylococcus.

Tabela 21. Antagonistyczne oddziaływanie szczepów bakterii izolowanych z mat mikrobialnych na bakterie potencjalnie patogenne

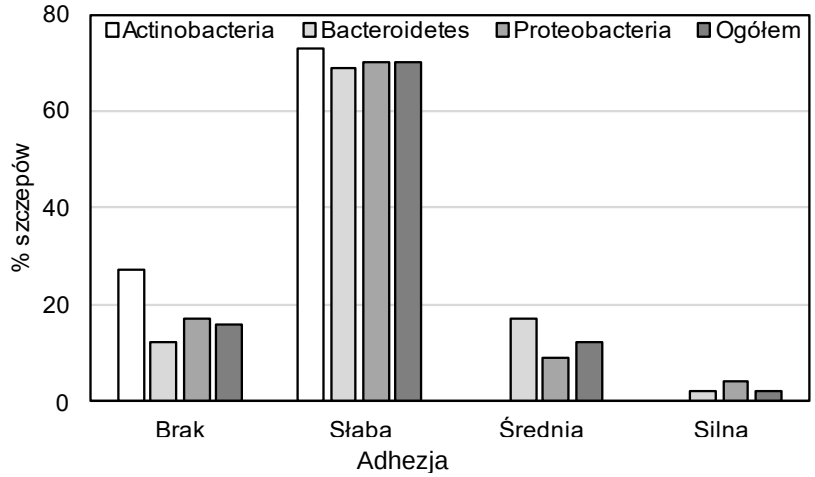
Table 21. Antagonistic activity against potentially pathogenic bacteria by bacterial strains isolated from microbial mats

Szczep badany	**Szczepy wzorcowe**						
	Agrobacterium tumefaciens	*Erwinia carotovora*	*Escherichia coli*	*Micrococcus luteus*	*Pseudomonas fluorescens*	*Staphylococcus aureus*	*Staphulococcus epidermidis*
31 Pseudomonas antarctica	+*			+++		+	+
46 Flavobacterium sp.				+++			
52 Pseudomonas sp.				++			
53 Janthinobacterium sp.				++			
55 Flavobacterium sp.						+	
58 Flavobacterium sp.				+			
59 Flavobacterium sp.				++			
60 Flavobacterium sp.				++			
73 Janthinobacterium sp.				+			
74 Flavobacterium sp.	+	+	+	++	+	+	+
75 Agreia sp.	+	+	+	++		++	+
80 Flavobacterium sp.				+			
82 Pseudomonas sp.	+			+++		+	+

* - intensywność hamowania wzrostu

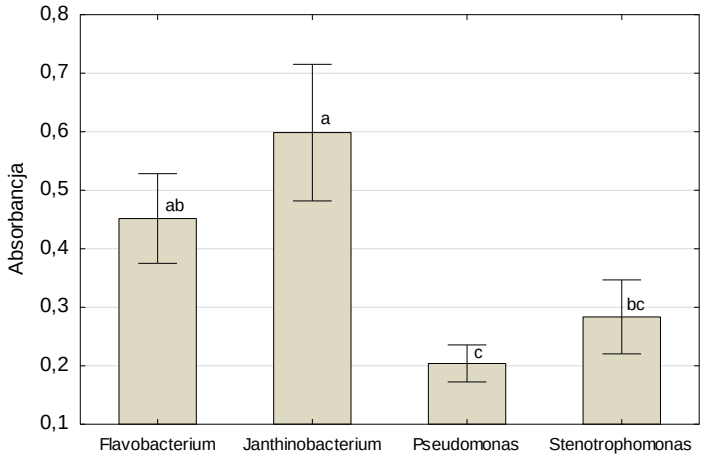
4.3.4. Właściwości adhezyjne

Analiza właściwości adhezyjnych badanych szczepów bakterii wykazała wysokie zróżnicowanie w poszczególnych grupach taksonomicznych. Ogółem 85% szczepów posiadało właściwości adhezyjne, w tym 70% słabe, 11% średnie i 5% silne (Ryc. 68). Wśród szczepów należących do Actinobacteria 77% wykazywało jedynie słabą adhezję, zaś pozostałe 23% izolatów nie posiadało właściwości adhezyjnych. Wśród izolatów bakterii należących do typu Bacteroidetes występowały szczepy o słabej (69%), umiarkowanej (15%) i silnej adhezji (2%).



Rycina 68. Właściwości adhezyjne szczepów bakterii należących do typów: Actinobacteria, Bacteroidetes i Proteobacteria
Figure 68. Adhesive properties of bacterial strains belonging to phyla: Actinobacteria, Bacteroidetes and Proteobacteria

Bakterie należące do Proteobacteria wykazywały, słabą, średnią i silną adhezję odpowiednio 74%, 8% i 3% szczepów. Wśród Proteobacteria 15% izolatów nie wykazywało właściwości adhezyjnych. Szczepy z rodzajów Janthinobacterium i Flavobacterium wykazywały statystycznie wyższą zdolność do adhezji w porównaniu do szczepów z rodzajów Pseudomonas i Stenotrophomonas (Ryc. 69). Wśród Actinobacteria najwyższą adhezję wykazywały szczepy zaliczane do rodzaju Arthrobacter i gatunku *Rhodococcus yunnanensis*. Najsilniejszą adhezję wśród Bacteroidetes wykazywały szczepy należące do *Flavobacterium degerlachei, Pedobacter sp.* i *Flavobacterium psychrolimnae*. Wśród Proteobacteria szczepy o najsilniejszej adhezji zaliczane były do *Janthinobacterium lividum* oraz *Rhodoferax ferrireducens*.

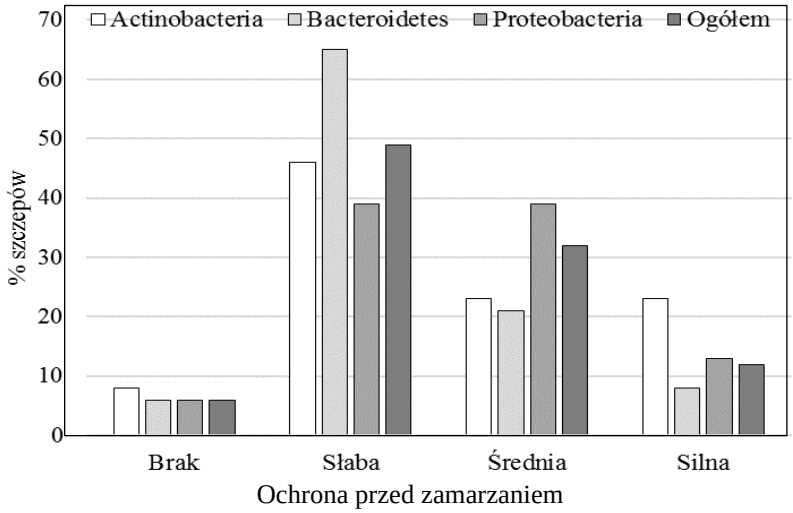


Rycina 69. Właściwości adhezyjne szczepów bakterii z rodzajów: Flavobacterium, Janthinobacterium, Pseudomonas i Stenotrophomonas; a, b, c, $p<0,05$

Figure 69. Adhesive properties of studied strains belonging to genera: Flavobacterium, Janthinobacterium, Pseudomonas and Stenotrophomonas; a, b, c, - $p<0.05$

4.3.5. Ochrona przed zamarzaniem

Analiza właściwości adaptacyjnych do niskich temperatur wśród szczepów izolowanych z mat wykazała szeroką zdolność do ochrony przed zamarzaniem u badanych szczepów (Ryc. 70). Ogółem 94% wszystkich szczepów wykazywało zdolność do wytwarzania białek przeciwlodowych. Wśród szczepów należących do Actinobacteria jednie 8% nie wytwarzało białek przeciwlodowych, wśród Bacteroidetes i Proteobacteria szczepy nie posiadające takiej właściwości stanowiły jedynie 6%.



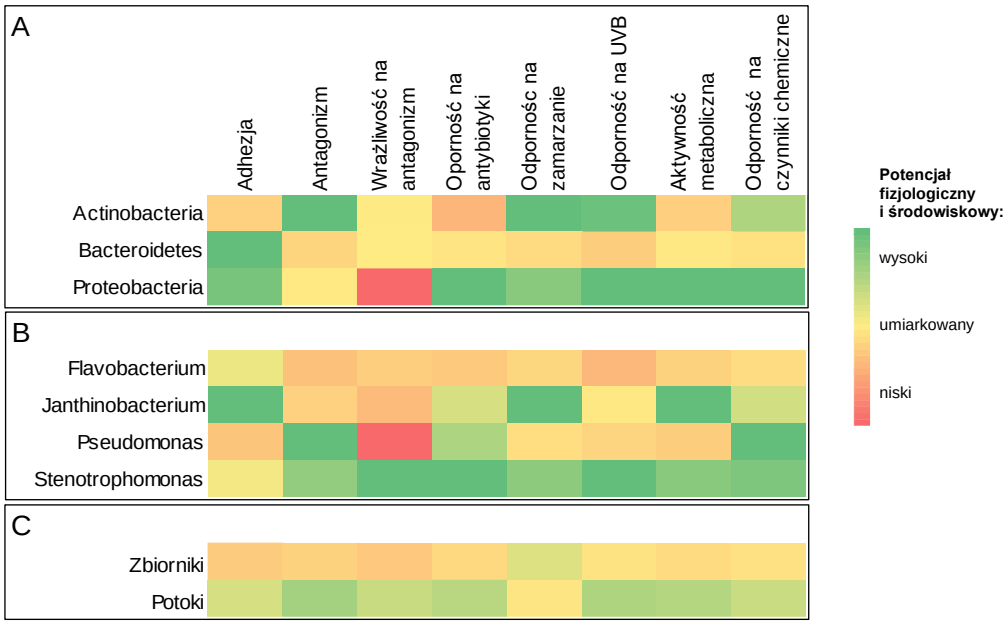
Rycina 70. Ochrona przed zamarzaniem szczepów bakterii należące do typów: Actinobacteria, Bacteroidetes i Proteobacteria

Figure 70. Antifreeze protection of bacterial strains belonging to phyla: Actinobacteria, Bacteroidetes and Proteobacteria

W odniesieniu do negatywnej kontroli, szczególnie intensywne wytwarzanie tych białek stwierdzono wśród szczepów Actinobacteria należących rodzaju Marisediminicola oraz *Rhodococcus erythropolis.* Wśród Bacteroidetes wysoką produkcję białek przeciwlodowych wykazywały szczepy *Flavobacterium tiangeerense* oraz *Pedobacter terrae*. Wśród Proteobacteria intensywną produkcją tych białek charakteryzował się szczep *Bosea lathyri*.

Podsumowanie aktywności fizjologicznej i biochemicznej szczepów bakterii

Przeprowadzona analiza potencjału fizjologicznego i środowiskowego, szczepów bakterii izolowanych z mat mikrobialnych, w odniesieniu do wszystkich badanych cech, wykazała różnice pomiędzy poszczególnymi grupami taksonomicznymi (Ryc. 70). Najszerszym, wysokim potencjałem charakteryzowały się szczepy bakteryjne należące do typu Proteobacteria, które spośród ośmiu badanych parametrów, w sześciu wykazywały wysoką aktywność. Bakterie te charakteryzowała jedynie niska aktywność antagonistyczna i wysoka wrażliwość na te oddziaływania. W obrębie rodzajów najwyższy potencjał fizjologiczny i środowiskowy wykazały szczepy należące do Stenotrophomonas i Janthinobacterium, typowych przedstawicieli mikrobiocenoz środowisk polarnych. Wyższy potencjał fizjologiczny i środowiskowy wykazywały szczepy izolowane z mat potoków, szczególnie w odniesieniu do aktywności metabolicznej i oporności na antybiotyki (Ryc. 71).



Rycina 71. Potencjał fizjologiczny i środowiskowy szczepów bakterii w odniesieniu do typów (A), wybranych rodzajów (B) środowiska (C)

Figure 71. Physiological and environmental potential of bacterial strains belonging to phyla (A), selected genera (B) and type environment (C)

5. Dyskusja

Struktura taksonomiczna

Prezentowane w licznych publikacjach wyniki badań taksonomicznych mikrobiomu obszarów polarnych wskazują na ich znaczne zróżnicowanie, uzależnione głównie od właściwości fizykochemicznych i biotycznych poszczególnych środowisk (ZHANG I IN. 2017; VALDESPINO-CASTILLO I IN. 2018; LAMBRECHTS I IN. 2019; BOTTOS I IN. 2020). Przeprowadzone badania własne dotyczące struktury mat mikrobialnych i gleb występujących w strefie proglacjalnej Lodowca Ekologii w znacznym zakresie potwierdziły wyniki badań innych autorów. W odniesieniu do wysokich taksonów wykazano dominującą rolę czterech typów: Proteobacteria, Bacteroidetes, Actinobacteria i Verrucomicrobia. Podobny układ taksonów ale w różnych proporcjach ilościowych, wykazały badania mat i gleb występujących w innych regionach polarnych. Prowadzone przez VALDESPINO-CASTILLO I IN. (2018) badania mikrobiologiczne mat występujących w antarktycznym zbiorniku Untersee wykazały, że w grupie nie fotosyntetyzujących mikroorganizmów dominującą rolę odgrywały promieniowce oraz Verrucomicrobia, natomiast mniej liczne były bakterie należące do Proteobacteria i Bacteroidetes. W badaniach własnych, najliczniejszym taksonem były Proteobacteria, natomiast Verrucomicrobia, Bacteroidetes i Actinobacteria były mniej liczne. W matach mikrobialnych rozwijających się w efemerycznych zbiornikach, zarówno lotycznych i lenitycznych, wykazano istotne różnice w strukturze niższych taksonów. Zasadniczymi czynnikami, skorelowanymi ze strukturą taksonomiczną badanych mat były właściwości fizykochemiczne środowisk wodnych, w których się rozwijają. W badaniach innych autorów wykazano, że oligotroficzny charakter zbiorników wpływa na ograniczony rozwój mat mikrobialnych (VALDESPINO-CASTILLO I IN. 2018). Również w badaniach własnych potwierdzono istotną różnicę w strukturze taksonomicznej badanych mat mikrobialnych w poszczególnych typach środowisk. W oligotroficznych wodach potoków rozwijała się bardzo ograniczona strukturalnie mikrobiocenoza mat, co szczególnie wyraźnie zaznaczyło się w małej różnorodności prokariotycznych fotoautotrofów. Ograniczenie rozwoju fotoautotrofów może być jedną z istotnych reakcji mikrobiomu mat rozwijających w ubogich troficznie ekosystemach. DOYTCHINOV I DIMOV (2018) wskazują na kompensacyjną rolę heterotroficznych i fotoheterotroficznych bakterii oraz procesów związanych z recyklingiem nutrientów w takich układach mikrobialnych. Szczególnie istotnym zjawiskiem jest występowanie

mikroorganizmów diazotroficznych, których aktywność metaboliczna sprzyja wzbogacaniu ekosystemu w związki azotu. Potencjalne występowanie takiego mechanizmu wykazano również w badaniach własnych. W tworzących się okresowo na przedpolu Lodowca Ekologii potokach rozwijają się maty mikrobialne, w których istotnym komponentem były bakterie należące do rodziny Comamonadaceae. Wśród Betaproteobacteria stanowiły one w tych środowiskach średnio 86,4% całej mikrobiocenozy. Dotychczasowe badania różnych środowisk wykazały, że liczne gatunki przypisane do tej rodziny posiadają geny nitrogenaz, które umożliwiają wiązanie azotu atmosferycznego w przypadku niedoboru tego biogenu w środowisku (ZHANG I IN. 2017; VALDESPINO-CASTILLO I IN. 2018; SOLANKI I IN. 2020).

PERSHINA I IN. (2018) analizując rozkład taksonomiczny mikroorganizmów gleb występujących na przedpolu dwóch lodowców opisali 20 typów bakterii wśród, których dominującą rolę pełniły Proteobacteria i Actinobacteria, odpowiednio 29,6% i 25,3%. Natomiast w glebach w rejonie McMurdo Dry Valleys dominowały Actinobacteria (średnio 67%) oraz Proteobacteria (średnio 13%) (BOTTOS I IN. 2020). W glebach strefy proglacjalnej Lodowca Ekologii Proteobacteria, Bacteroidetes i Actinobacteria stanowiły odpowiednio: 35,6%, 30,6% i 12,5% bakteriocenozy. Liczne badania wykazały istotne znaczenie chronosekwencji i historii deglacjacji w kształtowaniu struktury mikrobiologicznej gleb powstających na przedpolu cofających się lodowców (ZDANOWSKI I IN. 2013; GÓRNIAK I IN. 2017; PERSHINA I IN. 2018). W badaniach własnych potwierdzono odmienne wzory taksonomiczne mikroorganizmów występujących w glebach starszych moren, skolonizowanych przez rośliny naczyniowe i porosty. W tych glebach, wysoki odsetek stanowiły: Proteobacteria, Bacteroidetes i Actinobacteria, a szczególnie, bakterie należące do rodzin Sphingobacteriaceae, Chitinophagaceae, Microbacteriaceae, Xanthobacteraceae oraz Verrucomicrobiaceae. Interesującymi grupami taksonomicznymi, których obecność wykazano w toku badań własnych w każdej badanych gleb, były bakterie należące do typu AD3 (Dormibacterota) i WPS-2 (Eremobacterota). Nieliczne dotychczasowe badania wskazują na ich endemiczne występowanie w zimnych, suchych glebach arktycznych. Przeprowadzona metodami molekularnymi rekonstrukcja metabolizmu wskazuje na dobre przystosowanie tych nie hodowalnych bakterii do ekstremalnych warunków środowiska polarnego. Za szczególnie istotną należy uznać zdolność do wykorzystania atmosferycznego wodoru jako źródła energii w asymilacji dwutlenku węgla (ZHENG I IN. 2021). Sugeruje się, że w ubogich, kontynentalnych glebach antarktycznych ten typ autotrofizmu może

wspomagać fotoautotroficzne procesy i znacząco wpływać na poziom produkcji pierwotnej (LAMBRECHTS I IN. 2019). W obrębie typu Bacteroidetes, dominujący udział miały cztery rodziny: Sphingobacteriaceae, Flavobacteriaceae, Cytophagaceae oraz Chitinophagaceae. Bakterie z tych taksonów pełnią istotną rolę w funkcjonowaniu mikrobiocenoz mat polarnych i gleb. Wykazano, że bakterie te są zdolne do produkcji sfingolipidów, które mogą być wykorzystywane przez drobnoustroje w ochronie przed zamarzaniem (DE ANGELIS I GOBBETTI 2004). Badania wykazały, że bakterie z grupy Cytophaga-Flavobacterium są bardzo aktywne w procesach związanych z obiegiem węgla w różnorodnych ekosystemach naturalnych (KIRCHMAN 2002). Za szczególnie istotną uznaje się zdolność tych drobnoustrojów do rozkładu różnorodnych biopolimerów. W badaniach własnych wykazano, że bakterie należące do Chitinophagaceae występowały liczniej w glebach skolonizowanych przez rośliny naczyniowe *Deschampsia antarctica* i *Colobanthus quitensis* oraz porosty z rodzaju Usnea. Badania innych autorów wskazują na istotną rolę tej grupy bakterii w biodegradacji chityny oraz innych trudno degradowalnych polimerów organicznych (CHUNG I IN. 2012; PERSHINA I IN. 2018; DENNIS I IN. 2019).

W wielu publikacjach wskazuje się na promieniowce (Actinobacteria) jako dominującą i najbardziej zróżnicowaną grupę drobnoustrojów środowisk naturalnych w tym również polarnych (NUCCIO I IN. 2016). Własne badania metagenomiczne pozwoliły wykryć w obrębie tego typu 26 grup taksonomicznych. Najliczniejszą była rodzina Acidimicrobiaceae. W obrębie tej rodziny występują zarówno obligatoryjne acidofile zdolne do redukcji jonów żelaza jak również organotroficzne neutrofile (STACKEBRANDT 2014). W badaniach własnych dość liczny takson, w matach i glebach stanowiły bakterie należące do rodziny Microbacteriaceae. Drobnoustroje te uznawane są jako element typowej mikrobiocenozy ryzosferalnej (NUCCIO I IN. 2016). Badania ZNÓJ I IN. (2021) potwierdziły obecność tych bakterii w ryzosferze *Poa annua*. Bakterie te wykryto również w strefach przykorzeniowych *Deschampsia antarctica* i *Colobanthus quitensis* (ZHANG I IN. 2020). Dość licznie występujące w badanych matach i glebach bakterie z rzędu Solirubrobacterales charakteryzują się bardzo dobrą adaptacją do niskiej temperatury (PULSCHEN 2017). Badania własne wskazują na powiązanie bakteriocenoz mat mikrobialnych i gleb poprzez występowanie wspólnych taksonów w obrębie typu Actinobacteria.

Bakterie należące do typu TM7 (Saccharibacteria) stanowiły stosunkowo liczny komponent badanych mat mikrobialnych i gleb. Te kosmopolityczne Gram ujemne

bakterie izolowano dotychczas z różnych środowisk, m.in. osadu czynnego, gleb oraz środowisk ekstremalnych (BOND I IN. 1995; DEWHIRST I IN. 2010; KANTOR I IN. 2013). Badania własne wykazały wysoką liczebność bakterii w obrębie typu TM7 należących do dwóch klas TM7-1 i TM7-3 w najstarszych glebach skolonizowanych przez roślinność naczyniową oraz w matach występujących w zbiornikach lenitycznych. Wyniki te są zgodne z badaniami WINSLEY'A I IN. (2014), którzy na podstawie analizy 223 próbek gleb pobranych w rejonach polarnych ustalili wysoką liczebność tych klas. Ustalono również, że bakterie te mogą być zaangażowane w recykling żelaza oraz rozkład węglowodorów aromatycznych. Autorzy ci wykazali współzależność ilościową klas TM7-1 i TM7-3 z Gemmatimonadetes. W badaniach własnych taką zależność stwierdzono w bakteriocenozie mat zbiorników astatycznych.

Planctomycetes stanowią kosmopolityczną grupę bakterii występujących w różnych środowiskach, wodnych i lądowych (WIEGAND I IN. 2018). Wskazuje się na kluczowe znaczenie tych drobnoustrojów w biokonwersji związków azotu i węgla i ich krążeniu w ekosystemach naturalnych. Wprowadzone w ostatnich latach molekularne techniki detekcji wykazały obecność tych drobnoustrojów również w środowiskach polarnych, matach mikrobialnych i glebach. Badania prowadzone przez ALEKSEEV'A I IN. (2020) potwierdziły obecność Planctomycetes jako jednego z 12 podstawowych typów mikroorganizmów występujących w glebach położonych w rejonie Wzgórz Larsemann (Wschodnia Antarktyda). PEARCE I IN. (2012) wykazali znaczący udział tych drobnoustrojów w glebach Oazy Mars zlokalizowanej na wyspie Aleksandra w południowej Antarktyce. Bakterie należące do typu Planctomycetes wykazano również w matach mikrobialnych występujących w zamarzniętym jeziorze Untersee. Badania mat mikrobialnych prowadzone w rejonie McMurdo Dry Valleys potwierdziły znaczący udział Planctomycetes w mikrobiomie gleb. Poza sinicami, bakterie te stanowiły trzecie w kolejności dominujące ugrupowanie w mikrobiocenozie (ZOUMPLIS I IN. 2023). W badaniach własnych potwierdzono obecność Planctomycetes zarówno w matach mikrobialnych zbiorników astatycznych, jak również w glebach. Na podkreślenie zasługuje znaczący udział dwóch rodzin Gemmataceae i Pirellulaceae w bakteriocenozach gleb oraz mat zbiorników astatycznych. Drobnoustroje należące do tego typu charakteryzują się złożonym metabolizmem. W warunkach beztlenowych mogą prowadzić fermentację oraz prowadzić redukcję związków siarki. W warunkach tlenowych prowadzą degradację związków organicznych, w tym trudno degradowalnych biopolimerów, np. chityny (ELSHAHED I IN. 2007). Wykazany w badaniach własnych

bardzo ograniczony rozwój Planctomycetes w matach rozwijających się w oligotroficznych ciekach mógł być uwarukowany ograniczoną dostępnością substratów pokarmowych.

W licznych publikacjach wskazuje się na dominującą lub współdominującą rolę Proteobacteria w mikrobiocenozach mat mikrobialnych i gleb (ZENG I IN. 2014). W badaniach własnych potwierdzono te zależności i ustalono, że w matach i glebach bakterie z tej grupy stanowiły średnio odpowiedni 30% i 25% mikrobiocenozy, przy uwzględnieniu prokariotycznych zespołów fotoautotroficznych. Proteobacteria stanowi bardzo rozbudowany taksonomicznie typ bakterii heterotroficznych i autotroficznych. Bakterie z tego taksonu występują powszechnie w różnorodnych środowiskach naturalnych: wodnych i lądowych oraz jako kolonizatorzy wielu organizmów. Badania środowisk polarnych wskazują na powszechne występowanie alfa-, beta- i gamma-Proteobacteria. Taką prawidłowość potwierdzono również w badaniach własnych. Wśród dziewiętnastu zidentyfikowanych grup taksonomicznych w klasie Alphaproteobacteria dziewięć było wspólnych dla mat i gleb. Szczególnie znamienną, unikatową cechą Alphaproteobacteria mat mikrobialnych występujących w zbiornikach były bakterie purpurowe zaliczone do rodziny Rhodobacteraceae, które dominowały (53%) w obrębie analizowanego typu. Znamienny był brak tych bakterii w mikrobiocenozie gleb. Bakterie te w wodzie jezior na Wyspie Króla Jerzego stanowił do 66,5% ogółu identyfikowanych Alphaproteobacteria (ZENG I IN. 2014). Fotoheterotroficzne i heterotroficzne Rhodobacteraceae są szeroko rozpowszechnione w środowiskach naturalnych, wodnych i lądowych, a jednocześnie charakteryzują się dużą różnorodnością fenotypową i metaboliczną (HAGGERTY I DINSDALE 2017; SEO I IN. 2017; POHLNER I IN. 2019). Podkreśla się kluczową rolę tych bakterii w cyklach biogeochemicznych węgla i siarki (FORCONE I IN. 2021). Symptomatyczną cechą tych bakterii jest zdolność większości taksonów do utleniania związków siarki, wytwarzania barwników fotosyntetyzujących oraz degradacji skomplikowanych związków, w tym węglowodorów aromatycznych . W licznych publikacjach Rhodobacteraceae opisano jako istotny komponent mikrobiocenoz środowisk polarnych (ZHANG I IN. 2018; DOYTCHINOV I DIMOV 2022). Wyniki badań mat mikrobialnych występujących w ultraoligotroficznych środowiskach wodnych wskazują na znaczenie tych fotoheterotrofów w obiegu siarki. Wskazuje się również na rolę Rhodobacteraceae w pierwotnej kolonizacji, tworzeniu biofilmów i mat mikrobialnych w środowiskach wodnych (DANG I IN. 2008). Znamiennym wynikiem uzyskanym w toku badań własnych jest wykazanie obecności bezsiarkowych bakterii

purpurowych z rodziny Rhodospirillaceae w glebach, co może sugerować ich ważną rolę w procesach asymilacji dwutlenku węgla w glebach polarnych. Znamienny był brak tych bakterii w bakteriocenozach mat. Znaczącą grupą wśród Alphaproteobacteria, występującą jedynie w badanych glebach, były bakterie należące do Hyphomicrobiaceae, które stwierdzono w biocenozie strefy przykorzeniowej *Poa annua* (ZNÓJ I IN. 2021).

Ważnym elementem bakteriocenoz badanych mat i gleb były bakterie diazotroficzne należące do rzędu Rhizobiales i rodziny Bradyrhizobiaceae. O znaczeniu tych bakterii w ubogich troficznie środowiskach polarnych, świadczy ich występowanie we wszystkich badanych matach i glebach. Badania prowadzone przez ZNÓJ I IN. (2021) wykazały występowanie tych drobnoustrojów w strefach przykorzeniowych roślin rozwijających się w rejonach polarnych. Obecność tych bakterii w matach mikrobialnych wykazali również NAKAI I IN. (2013). W starszych glebach występujących w rejonie Lodowca Ekologii dominującą grupą w klasie Alphaproteobacteria były bakterie należące do rodziny Xanthobacteraceae. Bakterie te występują powszechnie w środowiskach naturalnych, wodnych i lądowych i charakteryzują się dużym potencjałem metabolicznym, m. in. zdolnością przekształcania różnorodnych związków organicznych, w tym również degradacji naturalnych biopolimerów (WIEGEL 2015). Wykazano obecność tych bakterii w środowiskach polarnych (KICHEMAZOVA I IN. 2017). Mikroorganizmy należące do tej rodziny budzą zainteresowanie ze względu na duży potencjał aplikacyjny. Potwierdzono możliwość wykorzystania izolowanych ze środowisk naturalnych szczepów bakterii w bioremediacji gleb, biodegradacji, medycynie i biotechnologii (KICHEMAZOVA I IN. 2017).

W toku badań własnych wykazano, że w obrębie klasy Gammaproteobacteria największy udział, we wszystkich glebach i matach, miały bakterie należące do rodziny Xanthomonadaceae, co jest zgodne z danymi metagenomicznymi polarnych mat badanych przez VALPDESPINO-CASTILLO I IN. (2018). W bakteriocenozie maty mikrobialnej Potoku Ekologii bakterie te były jedynym taksonem w klasie Gammaproteobacteria. Rodzina Xanthomonadaceae charakteryzuje się powszechnym występowaniem w różnorodnych środowiskach naturalnych, dużym potencjałem metabolicznym oraz fitopatogennością. Potwierdzono obecność tych bakterii w glebach regionów polarnych (CAMPBELL I IN. 2010; ZNÓJ I IN. 2021). Wskazuje się na rolę tych bakterii w kształtowaniu stref ryzosferalnych gleb (DOYTCHINOV I DIMOV2022).

Bakterie należące do typu Verrucomicrobia są jedną z najczęstszych grup mikroorganizmów występujących w ekosystemach środowisk naturalnych. Głównie

dotyczy to różnorodnych troficznie śródlądowych zbiorników oraz środowisk morskich (ARNDS I IN. 2010; PARVEEN I IN. 2013). Ponadto potwierdzono ich obecność w różnych typach gleb (BERGMANN I IN. 2011; NIXON I IN. 2019). KIELAK I IN. (2008) wykazali istotną rolę Verrucomicrobia w strefach ryzosferalnych roślin. Liczni autorzy wskazują na rolę czynników środowiskowych, m. in: dostępność substratów organicznych i mineralnych oraz temperatury, a w przypadku gleb również wilgotności na aktywność metaboliczną tych bakterii (DASH I IN. 2020; CHUEN I IN. 2022). Analizy molekularne, umożliwiające sekwencjonowanie całych genomów, wykazały u tych bakterii obecność genów odpowiedzialnych za syntezę licznych hydrolaz uczestniczących w degradacji polisacharydowych polimerów. HE I IN. (2017) na podstawie badań dziewiętnastu genomów wskazali na duże możliwości adaptacyjne Verrucomicrobia do zmiennych warunków troficznych skolonizowanych przez nie środowisk. Wykazano również zdolność Verrucomicrobia do wiązania azotu oraz metanotrofii (SCHMITZ I IN. 2021). CABELLO-YEVES I IN. (2017) wskazują na zróżnicowane strategie metaboliczne poszczególnych taksonów Verrucomicrobia, wśród których występują zarówno oligotroficzne K-strategi oraz kopiotroficzne r-strategi. Dzięki zastosowaniu metod molekularnych obecność różnych taksonów Verrucomicrobia wykazano w zimnych ekosystemach regionów polarnych m. in. w środowisku morskim i zbiornikach śródlądowych zasilanych wodami topniejących lodowców, lodzie lodowcowym, zbiornikach kriokonitowych, glebach polarnych oraz matach mikrobialnych (TRAN I IN. 2018; WASCHULIN 2022). Niektórzy autorzy wskazują na dominującą rolę Verrucomicrobia w kształtowaniu psychrofilnych bakteriocenoz (LAMBRECHTS I IN. 2019). Również w badaniach własnych potwierdzono ważną rolę tych drobnoustrojów w mikrobiocenozach mat mikrobialnych oraz gleb. W obrębie typu Verrucomicrobia dominowały dwie rodziny Verrucomicrobiaceae i Chtoniobacteraceae. Na rolę Chtoniobacteraceae w środowiskach glebowych wskazuje również ROCHA I IN. (2022). Badania izolatów z rodzaju Chtoniobacter wykazały zdolność tej bakterii do metabolizowania wielu roślinnych biopolimerów (KANT I IN. 2011). W typie Verrucomicrobia, wykazano również znaczący udział bakterii z rodzina Opitutaceae w bakteriocenozie starszych gleb. Badania innych autorów wskazują na zdolność tych bakterii do rozkładu polisacharydowych biopolimerów, m. in pektyn (CHIN I JANSSEN 2002). Na wysoki potencjał środowiskowy Opitutaceae wskazują badania genomu szczepu TAV5, które wykazały występowanie genów umożliwiających metylotrofię,

degradację celulozy oraz asymilację jonów amonowych i siarczanowych (KOTAK I IN. 2015).

Acidobacteria są grupę kosmopolitycznych bakterii, stanowiących istotny komponent mikrobiomu różnorodnych ekosystemów glebowych (EICHORST I IN. 2018; CHAUDHARY I IN. 2019). Badania molekularne wykazały szerokie możliwości metaboliczne tych bakterii związane, m. in. z optymalizacją i równoważeniem cykli biogeochemicznych, rozkładem wielocukrowych biopolimerów oraz stymulowaniem wzrostu roślin (KALAM I IN. 2020). Istotną właściwością acidobakterii jest ich rozbudowany metabolizm związków azotu i siarki oraz zdolność do syntezy celulozy wykorzystywanej w tworzeniu biofilmów (WARD I IN. 2009; HAUSMANN I IN. 2018; EICHORST I IN. 2018). Bakterie te są zaangażowane w dekompozycję związków organicznych i pełnią ważną funkcję w obiegu węgla (BANERJEE I IN. 2018). Szczególnie interesującą właściwością niektórych grup taksonomicznych Acidobacteria jest metabolizm chemolitotroficzny i asymilacja dwutlenku węgla. Bakterie te wykorzystują energię uwalnianą w procesie utleniania atmosferycznego wodoru i tlenku węgla (GREENING I IN. 2016). Liczne badania wskazują, że Acidobacteria stanowią element mikrobiomu gleb polarnych i porostów (KIM I IN. 2015; LAMBRECHTS I IN. 2019; ALMELA I IN. 2021; GRZESIAK I IN. 2021; CHUA I IN. 2022; ZNÓJ I IN. 2022). W badaniach własnych wykazano, że bakterie te najobficiej występują w najmłodszych formacjach gleb zlokalizowanych w rejonie Laguny Ekologii. Wskazuje to na znaczenie Acidobacteria w kształtowaniu mikrobiomu pierwotnych gleb. W obrębie acidobakterii najliczniejsze ugrupowania należały do rodzin Acidobacteraceae i Koribacteraceae. Badania molekularne WARD'A I IN. (2009) wykazały występowanie w genomach tych bakterii genów kodujących enzymy związane z degradacją biopolimerów. Ponadto wykazano, że bakterie z rodziny Koribacteraceae odgrywają istotną rolę w przemianach związków azotowych. Mikroorganizmy o takich właściwościach metabolicznych często występują w ubogich troficznie glebach (CAMPBELL 2014). Na podkreślenie zasługuje, wykazane w toku badań własnych, występowanie w glebach bakterii Ellin6075, które w matach mikrobialnych stanowiły dominujące ugrupowanie w obrębie Acidobacteria. Według DELGADO-BAQUERIZO I IN. (2018) takson ten jest ważnym komponentem mikrobiocenoz glebowych we wszystkich strefach biogeograficznych. Również badania prowadzone przez JOSEPH I IN. (2003) wykazały obecność tych bakterii w pierwotnych i ubogich troficznie glebach. Badania własne wykazały, że ilościowo znaczącą grupą w obrębie typu Acidobacteria były drobnoustroje należące do rzędu Solibacterales. WARD I IN.

(2009) na podstawie analiz genomowych izolowanych szczepów wykazali, że bakterie te charakteryzują się zarówno tlenowym metabolizmem, jak również zdolnościami do beztlenowej redukcji azotynów i siarczanów oraz rozbudowanym metabolizmem węglowodanów i białek. Prowadzone przez ALMELA I IN. (2021) badania gleb w rejonie Półwyspu Antarktycznego wykazały, że bakterie z rodziny Solibacteraceae mają dominujące znaczenie w obrębie typu Acidobacteria. Badania ZNÓJ I IN. (2022) potwierdziły występowanie tych bakterii w strefach ryzosferalnych *Deschampsia antarctica.* Dla niektórych szczepów bakterii z rodzaju Solibacter wykazano występowanie bardzo dużych, ok 10 MB genomów, co sugerować może wysoką elastyczność metaboliczną tych mikroorganizmów (GALPERIN 2007).

Do typu Gemmatimonadetes należą bakterie występujące w różnorodnych środowiskach glebowych i wodnych (DEBRUYN I IN. 2011; ZENG I IN. 2016; DELGADO-BAQUERIZO I IN. 2018). Szczególnie unikalną cechą niektórych grup taksonomicznych jest wytwarzanie bakteriochlorofilu (KOBLÍŽEK I IN. 2020). Bakterie te, są typowymi fotoheterotrofami, wykorzystującymi związki organiczne jako główne źródło węgla oraz światło jako uzupełniające źródło energii (ZENG I IN. 2015). Gemmatimonadetes stanowią w glebach stabilną frakcję wynoszącą średnio ok 2% ogólnej mikrobioty (DELGADO-BAQUERIZO I IN. 2018). W toku badań własnych wykazano obecność tych bakterii we wszystkich glebach oraz matach mikrobiologicznych zbiorników lenitycznych. Jednym z istotnych przystosowań Gemmatimonadetes jest duża wytrzymałość komórek bakteryjnych na niski poziom uwodnienia gleby, co tłumaczy ich występowanie w różnorodnych typach gleb i strefach biogeograficznych. W toku badań własnych wykryto osiem taksonów, w tym jedną unikatową rodzinę A1-B1, która występowała w matach mikrobialnych limnetycznych zbiorników. KOO I IN. (2017) wykazali obecność tego taksonu jako współdominanta w matach mikrobialnych antarktycznego Jeziora Obersee.

Sinice są jednymi z najbardziej rozpowszechnionych w skali globalnej organizmów prokariotycznych. Stanowią one element mikrobiomów różnorodnych środowisk naturalnych. W przypadku środowisk ekstremalnych, w tym również polarnych, mikroorganizmy te często stanowią grupę pierwotnych kolonizatorów. W toku badań własnych potwierdzono powszechność tych mikroorganizmów w środowisku polarnym. Jednocześnie wykazano istotne różnice w strukturze ilościowej i jakościowej Cyanobacteria występujących w mikrobiocenozach mat mikrobialnych i gleb. W glebach, sinice nie przekraczały 1% w bakteriocenozie, natomiast w matach

mikrobialnych ich udział był wysoki i średnio przekraczał 60%. Podobnie wysoki udział sinic w strukturze mat mikrobialnych wykazali inni autorzy wskazując na ich dominującą rolę w tych ekosystemach (FERNÃNDEZ-VALIENTE I IN. 2017; GRECO I IN. 2020). W toku badań własnych stwierdzono istotną różnicę w rozkładzie taksonów sinic występujących w matach mikrobialnych potoków i zbiorników astatycznych. W matach rozwijających się w zbiornikach wykryto 10 taksonów, natomiast w matach potoków jedynie 4 taksony. Dysproporcja ta może być uwarunkowana mniejszą dostępnością nutrientów w oligotroficznych wodach potoków. VALDESPINO-CASTILLO I IN. (2018) badając środowiska oligotroficzne w rejonie Lodowca Bellinghausen wykazali ograniczony udział sinic w strukturze mat mikrobialnych. Badania prowadzone przez tych autorów wykazały, że czynnikami decydującymi o strukturze zespołów mikrobiologicznych rozwijających się w matach decydują parametry fizykochemiczne środowiska, w tym stężenia nieorganicznych form azotu i fosforu oraz rozpuszczalnych form węgla organicznego. Podobne zależności wykazano w toku badań własnych. Ważnym czynnikiem limitującym rozwój mat mikrobialnych w strumieniach jest również intensywność przepływu wód. STANISH I IN. (2013) badając maty mikrobialne w rejonie McMurdo wykazali istotny wpływ tego czynnika na zaburzanie struktury mikrobiocenozy. W toku badań własnych wykazano, że w matach mikrobialnych zbiorników wodnych w rejonie Lodowca Ekologii główną grupą taksonomiczną sinic była rodzaju Phormidium. Liczne badania potwierdziły znaczenie tych nitkowatych sinic na wstępnych etapach formowania się mat mikrobialnych (COMTE I IN. 2007; STANISH I IN. 2013; PESSI I IN. 2018). Wykazany w toku badań własnych niski udział sinic w glebach jest zgodny z wynikami prezentowanymi przez innych autorów (YERGEAU I IN. 2007; VAN HORN I IN. 2013; TYTGAT I IN. 2016). Zjawisko to może być uwarunkowane m. in. niekorzystnymi dla sinic warunkami środowiskowymi, jak również presją konkurencyjnej mikrobioty fotoautotroficznej i autotroficznej. W publikacjach wskazuje się na wysoki udział wśród autotrofów glebowych bakterii należących typu Chloroflexi (LAMBRECHTS I IN. 2019; DOYTCHINOV I DIMOV 2022). Ponadto wykazano, że w glebach rozwijać się może alternatywna grupa mikroorganizmów zaliczonych m. in. do typów Actinobacteria, WPS-2 i AD3, która zawiera geny kodujące enzymy uczestniczące w asymilacji dwutlenku węgla (LAMBRECHTS I IN. 2019). W badaniach własnych potwierdzono obecność wszystkich tych grup drobnoustrojów w glebach strefy proglacjalnej Lodowca Ekologii.

Aktywność metaboliczna

Aktywność metaboliczna drobnoustrojów prokariotycznych występujących w środowiskach naturalnych, w tym również w środowiskach ekstremalnych, jest przedmiotem licznych badań (HAMEDO 2016; WOŹNIAK I IN. 2019). VALDESPINO-CASTILLO I IN. (2018) wykazali, że bakterie występujące w matach mikrobialnych charakteryzują się zazwyczaj wysoką aktywnością metaboliczną, która umożliwia im wykorzystanie różnorodnych dostępnych substratów. Jak wykazały badania własne, wyizolowane z polarnych mat mikrobialnych szczepy bakterii charakteryzowały się znaczną aktywnością fizjologiczną i dużym potencjałem metabolicznym. Wyizolowane z mat szczepy Actinobacteria, Bacteroidetes i Proteobacteria rozwijały się w środowisku o obniżonej kwasowości (pH 6) i podwyższonym zasoleniu (1% NaCl). Tolerancja na takie parametry środowiska wskazuje na występowanie sprawnych mechanizmów adaptacyjnych, które umożliwiają przystosowanie się bakterii do odczynu typowego dla wody lodowcowej, jak również oddziaływania słonego aerozolu oceanicznego. Wyniki te są zgodne z badaniami Aislabie i in. (2006), którzy stwierdzili podobne zależności wśród szczepów prokariotycznych drobnoustrojów wyizolowanych z gleb antarktycznych. Badania prowadzone przez ZĘBEK I IN. (2021) wykazały, że dominującym ilościowo elementem w strukturze mat były sinice i okrzemki. Jak wykazały badania, interakcje troficzne zachodzące pomiędzy autotroficznymi i heterotroficznymi komponentami mat mikrobialnych wpływają na dynamikę rozwoju i stabilność tych ekosystemów. Decydujące znaczenie w tych procesach ma komplementarność szlaków obiegu materii organicznej jej biokonwersji, mineralizacji i krążenia biogenów (COLE I IN. 2014). Tworzenie heterogennych, autotroficzno-heterotroficznych konsorcjów ma istotne znaczenie w efektywności wykorzystania zasobów, zazwyczaj bardzo ograniczonych w oligo- i ultraoligotroficznych środowiskach. Wykazaną w toku badań własnych wysoką aktywność większości badanych szczepów w wykorzystaniu licznych związków cukrowych, należy wiązać z potencjalną dostępnością tych substratów w środowisku, które wytwarzane są przez autotrofy. Badania prowadzone m. in. przez DECHO (1990) oraz RIZZO I LO GIUDICE (2020) potwierdzają, że podstawowymi związkami wytwarzanymi przez sinice są zewnątrzkomórkowe substancje polimerowe (EPS) zawierające różną kompozycję cukrów. Zasadniczą rolę w strukturze EPS pełni glukoza, galaktoza, mannoza fruktoza, które stanowią substraty dla heterotroficznych mikroorganizmów (PEREIRA I IN. 2009). Liczni badacze, m .in SHEN I IN. (2011) oraz HAYASHI I IN. (2011) wykazali, że aktywność

metaboliczna, występujących w konsorcjach, bakterii heterotroficznych może prowadzić do efektywnej dekompozycji EPS, co umożliwia suplementację oligotroficznych środowisk w łatwo przyswajalne formy materii organicznej, głównie w postaci cukrów prostych i disacharydów. Charakterystyczną cechą konsorcjów drobnoustrojów rozwijających się w matach mikrobialnych jest konsolidacja różnorodnych procesów metabolicznych, wśród których szczególnie istotną rolę pełni asymilacja dwutlenku węgla oraz wiązanie azotu atmosferycznego prowadzone przez różne grupy autotroficznych i diazotroficznych drobnoustrojów (SEVERIN I STAL 2012). Aminokwasy, lipidy i kwasy nukleinowe są ważnym komponentem, wydzielanych przez sinice związków zewnątrzkomórkowych (FLEMMING I WIGENDER 2010). Jak wykazały badania KOO I IN. (2017) genomy bakterii występujących w polarnych matach mikrobialnych umożliwiają ekspresję enzymów odpowiedzialnych za włączenie aminokwasów do szlaków amfibolicznych. W badaniach własnych potwierdzono aktywność licznych szczepów bakterii w wykorzystaniu aminokwasów oraz aminocukrów. Szczególną uwagę należy zwrócić na wysoką aktywność i szeroki potencjał metaboliczny pochodzących z mat mikrobialnych Actinobacteria, w tym bakterii z rodzaju Arthrobacter. Bakterie te uważanie są za mikroorganizmy o szerokich zdolnościach adaptacyjnych i przez wielu autorów zostały opisane jako pionierskie w środowiskach polarnych (SIGLER I IN. 2002; GÓRNIAK I IN. 2017; LIU I IN. 2021). Jednocześnie, przystosowane do zimna Actinobacteria posiadają znaczny potencjał metaboliczny, który umożliwia wytwarzanie różnorodnych metabolitów wtórnych oraz oligopeptydów. Ponadto bakterie te dysponują wieloma genami odpowiedzialnymi za syntezę bardziej skomplikowanych związków m.in. poliketydów (DA I IN. 2019; REGO I IN. 2022). Wśród badanych szczepów, niektóre wykazywały bardzo wysoką aktywność m.in. *Arthrobacter psychrochitiniphilus*. WANG I IN. (2009) wyizolowali te bakterie z guana pingwinów Adeli i wykazali wysokie zdolności do hydrolitycznego rozkładu chityny, Tween 80, celulozy i laktozy. Ponadto stwierdzono szeroką tolerancję tych bakterii na czynniki środowiskowe takie jak temperatura, zasolenie i pH. Badania przeprowadzone przez LAMILLA I IN. (2017) na szczepach polarnych promieniowców wykazały, że aktywność lipolityczna jest wspólną cechą szczepów antarktycznych. Podobne wyniki uzyskano w badaniach własnych, w których stwierdzono zdolność Actinobacteria do proteolizy jak i lipolizy. Również MÄNNISTÖ I HÄGGBLOM (2006) badając tę grupę bakterii w glebach arktycznych wykazali podobne właściwości. W badaniach własnych wykazano niską aktywność promieniowca *Salinibacterium xinjiangense*, co może być związane

z potencjalnym pochodzeniem tej bakterii z lodu lodowcowego. ZHANG I IN. (2008) uzyskali podobne wyniki dla szczepów wyizolowanych z lodowców. Wysoką aktywnością metaboliczną, wśród badanych szczepów, charakteryzowały się bakterie z rodzaju Pseudomonas. Ponad 75% szczepów było aktywnych w stosunku do cukrowców i cukroli, a 95% rozkładało kwas D-glukonowy, będący składnikiem śluzów komórkowych. Liczne badania wykazały, że bakterie te są powszechne w wodnych i lądowych środowiskach polarnych i charakteryzuje je wysoka plastyczność i wszechstronność metaboliczna (JUN I IN. 2016; RUBIANO-LABRADOR I IN. 2022). PEETERS I IN. (2022) wykazali wśród szczepów bakterii z rodzaju Pseudomonas, izolowanych z mat mikrobialnych (Wyspa Livingston w Antarktyce) dużą różnorodność, aktywnych w niskiej temperaturze psychrozymów hydrolitycznych. RIZZO I LO GIUDICE (2020) opisały wysoki potencjał biotechnologiczny tej grupy bakterii związany z produkcją biosurfaktantów oraz utylizacją ksenobiotyków i zanieczyszczeń środowiskowych. W badaniach własnych najwyższą aktywność wykazano dla szczepu *Pseudomonas azotoformans*, który utylizował 78% wszystkich substratów. Bakteria ta jest powszechna w środowiskach naturalnych strefy umiarkowanej i charakteryzuje się dużą aktywnością enzymatyczną (CIRCELLA I IN. 2020).

Najmniej aktywne szczepy w badanych matach należały do typowych komponentów polarnych mat mikrobialnych *Flavobacterium degerlachei i Iodobacter fluviatilis*. Podobną niską aktywność metaboliczną tych bakterii potwierdzili w swoich badaniach inni autorzy (WYNN-WILLIAMS 1983; VAN TRAPPEN I IN. 2004; SU I IN. 2013). Ponadto SIGLER I ZEYER (2004) wykazali że szybkorosnące bakterie z tych rodzajów charakteryzowały się znaczną odpornością na stres środowiskowy, w tym niską dostępność składników odżywczych, niską temperaturę, a także większą opornością na antybiotyki. Podobną charakterystykę potencjału środowiskowego tych bakterii uzyskano w badaniach własnych.

Wykazana w badaniach własnych wyższa aktywność metaboliczna bakterii izolowanych z mat występujących w potokach w stosunku do aktywności bakterii mat zbiorników może być uwarukowana odmiennością czynników środowiskowych. CULLIS I IN. (2014) oraz CAMACHO I IN. (2022) wskazują na rolę natlenienia, dostępności cząsteczkowej materii organicznej (POM) i mineralnej (PIM) oraz intensywność przepływu w kształtowaniu aktywności bakteriocenozy. Na znaczenie czynników środowiskowych zwracają uwagę również VALDESPINO-CASTILLO I IN. (2018). Autorzy ci zwrócili uwagę, że aktywność metaboliczna drobnoustrojów izolowanych z mat

występujących w różnych zbiornikach była skorelowana z zawartością: azotu nieorganicznego (amonowego i azotanowego), rozpuszczonej materii nieorganicznej oraz przewodnictwem elektrolitycznym.

Wykazana w badaniach własnych wysoka i zróżnicowana aktywność metaboliczna bakterii potwierdza tezę, że maty mikrobialne są dynamicznymi, samoregulującymi się ekosystemami, w których procesy pierwotnej i wtórnej produkcji oraz biokonwersji i regeneracji biogenów są zrównoważone. Ma to szczególnie istotne znaczenie w rozwoju tych mikrobiocenoz w skrajnie oligotroficznych warunkach środowiskowych.

Oporność na antybiotyki

Stwierdzona w badaniach własnych wysoka oporność na antybiotyki szczepów bakterii wyizolowanych z mat mikrobialnych jest specyficzną cechą tych mikrobiocenoz. Potwierdzają to liczne badania (TOMOVA I IN. 2015; NÚÑEZ-MONTERO I BARRIENTOS 2018; AMBROŽIČ AVGUŠTIN I IN. 2019). Obecność bakterii opornych na antybiotyki stwierdzono w różnych środowiskach polarnych głównie w glebach i matach mikrobialnych (D'COSTA I IN. 2006; MARCOLETA I IN. 2022) oraz morskich osadach dennych (DE SOUZA I IN. 2006) Prowadzone przez BROWN I BALKWIL (2009) badania rdzeniowe potwierdziły obecność opornych bakterii w głębokich warstwach lodu lodowcowego. Liczni badacze wskazują na znaczenie procesów mikroewolucji w rozwoju naturalnej oporności na antybiotyki u autochtonicznych bakterii środowiskowych. (D'COSTA I IN. 2006; FORSBERG I IN. 2012; BLAIR I IN. 2015; HUTCHINGS I IN. 2019; PAUN I IN. 2021). Na podkreślenie zasługuje fakt, że zasadnicza część antybiotyków wykorzystywanych w medycynie i produkcji rolniczej ma naturalne pochodzenie. Cechą mikrobiomów polarnych jest duża różnorodność mikroorganizmów produkujących naturalne antybiotyki. Psychrofilne bakterie wytwarzają również szereg innych niż antybiotyki związków przeciwdrobnoustrojowych i substancje toksycznych. NÚÑEZ-MONTERO i BARRIENTOS (2018) i AMBROŽIČ AVGUŠTIN I IN. (2019) zidentyfikowali cząsteczki o charakterze antybiotyków wytwarzane przez występujące w matach mikrobialnych bakterie należące do typów Proteobacteria, Actinobacteria, Cyanobacteria, Firmicutes i Bacteroidetes. Również ROJAS I IN. (2009) wykazali wytwarzanie licznych substancji przeciwdrobnoustrojowych przez szczepy wyizolowane z polarnych mat antarktycznych. Badania molekularne prowadzone przez MARCOLETA I IN. (2022) wykazały wysoką częstość i dużą różnorodność genów oporności na antybiotyki w metagenomach gleb. Podobne wyniki uzyskano w badaniach własnych. Ponad połowa badanych szczepów oporna była na znaczną liczbę, od 50% do 80%

zastosowanych antybiotyków. Również TAM I IN. (2015) wykazali wysoką oporność na antybiotyki wśród szczepów bakterii wyizolowanych z wody jezior antarktycznych. Autorzy ci potwierdzili oporność 60% szczepów na 10 i więcej antybiotyków, a także znaczne spektrum oporności u 93% wszystkich badanych bakterii. TOMOWA I IN. (2015) prowadząc badania w rejonie wysp morskiej Antarktyki: Deception i Galindez, stwierdzili oporność na antybiotyki u 67% izolatów z osadów dennych i 92% z gleby. W badaniach własnych ponad 70% szczepów było opornych na antybiotyki hamujące syntezę ściany komórkowej, najwięcej w stosunku do ampicyliny i cefiksymu (cefalosporyny III-generacji). Antybiotyki te są powszechnie stosowane w terapii ludzi i zwierząt oraz produkcji rolniczej. Na podkreślenie zasługuje wykazana w badaniach własnych wysoka oporność Proteobacteria w stosunku do ampicyliny (87% szczepów) i ceftazydymu (66% szczepów). WONG I IN. (2011) wykazali podobną, wysoką oporność na antybiotyki z grupy β-laktamów u Proteobacteria należących do rodzaju Pseudomonas, wyizolowanych z gleb Wyspy Króla Jerzego. Sugeruje to wysoką zdolność tych bakterii do produkcji β-laktamaz. Na rozpowszechnienie genów oporności na β-laktamy wśród bakterii antarktycznych występujących w mikrobiocenozach mat wskazują AZZIZ I IN. (2019). We wszystkich pobranych próbach pochodzących z morskiej i kontynentalnej Antarktyki wykazano obecność genów kodujących β-laktamazy klasy B i C. Interesującym zjawiskiem jest stwierdzona wyższa różnorodność genów tych enzymów w materiale środowiskowym, w porównaniu różnorodnością β-laktamaz w materiałach pochodzących ze środowiska klinicznego. Jednym z podstawowych mechanizmów decydujących o występowaniu oporności na antybiotyki u bakterii w rejonach oddalonych od działalności człowieka jest horyzontalny transfer genów od bakterii allochtonicznych. Badania prowadzone przez HERNÁNDEZ I GONZALES-ACUÑA (2016) wykazały występowanie w rejonach stacji polarnych licznych izolatów bakterii charakteryzujących się wysoką antybiotykoopornością. W genomach tych bakterii stwierdzono obecność genów kodujących enzymy dezaktywujące aminoglikozydy oraz β-laktamazy o rozszerzonym spektrum (ESBL). PERRON I IN. (2015) oraz JARA I IN. (2020) badając autochtoniczne bakterie polarne, wykazali występowanie izolatów opornych zarówno na leki syntetyczne jak i półsyntetyczne. Obecność genów oporność na antybiotyki u bakterii polarnych jest interpretowana głównie jako konsekwencja występujących w tych środowiskach zanieczyszczeń mikrobiologicznych i wprowadzenia do naturalnych mikrobiocenoz allochtonicznych, antybiotykoopornych drobnoustrojów (VON WINTERSDORFF I IN. 2016). Jak wykazali RABBIA I IN. (2016)

i HWENGWERE I IN. (2022) istotnym źródłem tych zanieczyszczeń mogą być migrujące zwierzęta, które zasiedlające zarówno rejony polarne, jak również obszary intensywnie wykorzystywane przez człowieka. Hipotezę tę potwierdzają badania JARA I IN. (2020). Badając słodkowodne zbiorniki Półwyspu Fildes (Wyspa Króla Jerzego) wykazano występowanie statystycznie wyższej frekwencji genów oporności na antybiotyki w ekosystemach będących pod presją zwierząt. Jak wykazały najnowsze badania jednym z istotnych wektorów odpowiedzialnych za transfer bakterii zawierających geny oporności jest kryl, kluczowy organizm w sieci pokarmowej Antarktyki (WANG I IN. 2022). Niektórzy autorzy podnoszą również kwestię możliwego transportu w rejony polarne bakterii zawierających geny oporności na cząsteczkach mikroplastiku (LAGANA I IN. 2018; GONZÁLEZ-PLEITER I IN. 2021).

Bakterie tworzące mikrobiocenozy mat polarnych wykazują zróżnicowaną oporność w stosunku do grup funkcjonalnych antybiotyków (TAM I IN. 2015). W badaniach własnych najniższą opornością na antybiotyki hamujące syntezę ściany komórkowej charakteryzowały się Actinobacteria (średnio 26% szczepów), natomiast Bacteroidetes wykazywały umiarkowaną oporność na te antybiotyki – średnio 41% szczepów. Na podkreślenie zasługuje niska oporność szczepów bakterii pochodzących z badanych mat mikrobialnych na wankomycynę i imipenem. Na podkreślenie zasługuje fakt, że Actinobacteria nie były oporne na żaden z tych antybiotyków. Również WONG I IN. (2011) wśród bakterii izolowanych z gleby Wyspy Króla Jerzego nie stwierdzili oporności na imipenem. Przyczyną tego zjawiska może być fakt, że imipenem należący do karbapenemów charakteryzuje się bardzo szerokim spektrum działania i opornością na hydrolizę przez β-laktamazy wytwarzane zarówno przez bakterie Gram dodatnie jak i Gram ujemne. Średnio ponad połowa badanych szczepów charakteryzowała się opornością na antybiotyki hamujące syntezę zarówno białek jak i kwasów nukleinowych. Najwyższą oporność wykazano w stosunku do mupirocyny (59% szczepów). Antybiotyk ten jest od dawna stosowanym w terapii. PATEL I IN. (2009) udowodnili, że oporność na mupirocynę u szczepów gronkowców związana jest z występowaniem kodowanej na plazmidzie syntetazie izoleucynowej t-RNA. Przekazywanie oporności na ten antybiotyk do szczepów środowiskowych może odbywać się na drodze horyzontalnego transferu genów. PERRON I IN. (2015) zwrócili uwagę na szczepy należące do rodzaju Stenotrophomonas pochodzące ze środowiska polarnych, u których stwierdzono obecność dziesięciu zidentyfikowanych przez tych autorów genów oporności. W badaniach własnych wśród bakterii mat mikrobialnych należących do rodzaju

Stenotrophomonas również stwierdzono wysoką oporność, w tym na antybiotyki hamujące syntezę ściany komórkowej (67% szczepów), syntezę kwasów nukleinowych (88% szczepów) i hamujących syntezę białek i kwasów nukleinowych (90% szczepów). TAM I IN. (2015) wśród bakterii z rodzaju Pseudomonas izolowanych z polarnych środowisk stwierdzili oporność na 24 z 30 zastosowanych antybiotyków. HIGUERA-LLANTÉN I IN. (2018) wykazali szeroką antybiotykooporność *Pseudomonas mandelii* wyizolowanego z morskich osadów dennych w rejonie Wyspy Króla Jerzego. Również oporność Proteobacteria na szerokie spektrum antybiotyków w glebach półwyspu antarktycznego stwierdzili MARCOLETA I IN. (2022). PERRON I IN. (2015) oraz JARA I IN. (2020) w polarnych bakteriach izolowanych z aktywnej warstwy wiecznej zmarzliny i zbiorników śródlądowych stwierdzili obecność wielu różnych genów decydujących o oporności na antybiotyki aminoglikozydowe, β-laktamowe i tetracyklinowe, jak również genów oporności na antybiotyki syntetyczne. Podobne wyniki uzyskano w badaniach własnych, gdzie oporność szczepów mat mikrobialnych na te antybiotyki była częsta, a na cefalosporyny występowała u ponad połowy szczepów. W stosunku do antybiotyków zaburzających syntezę kwasów nukleinowych oporność wykazywało 69% badanych szczepów. Wśród Proteobacteria odsetek szczepów opornych na tę grupę antybiotyków wynosił ponad 80%, przy czym najwyższą stwierdzono w stosunku do trimetoprimu (87%). Szeroko rozpowszechnioną oporność na antybiotyki wśród bakterii mat mikrobialnych należących do rodzaju Pseudomonas potwierdzają badania AMBROŽIČ AVGUŠTIN I IN. (2019). Wśród Bacteroidetes odsetek opornych szczepów wynosił 60%, a najwyższą stwierdzono w stosunku do ryfampicyny (73% szczepów). Wysoką oporność bakterii na te antybiotyki wykazali również TALLADA I IN. (2022) badając geny oporności w mikrobiomach mat i bakterii planktonowych jezior na kontynencie antarktycznym.

Potencjał środowiskowy

Oddziaływanie promieniowania UV na mikrobiocenozy środowisk naturalnych jest przedmiotem licznych publikacji naukowych (FLORES I IN. 2009; SAJJAD I IN. 2018). Przeprowadzone badania własne wykazały, że znacząca część szczepów bakterii izolowanych z mat mikrobialnych była w różnym stopniu odporna na działanie promieniowania UV. Jest to zgodne z wynikami badań prezentowanymi w wielu publikacjach (MOJIB I IN. 2013; SAJJAD I IN. 2018; CHANG I IN. 2020). Wśród szczepów izolowanych z mat mikrobialnych rozwijających się w zbiornikach astatycznych najwyższym zakresem oporności na promieniowanie UVB odznaczały się szczepy z rodzaju Stenotrophomonas. CHANG I IN. (2020) wśród tej grupy bakterii wykazali

wysoką korelację oporności na UVB z wysoką aktywnością metaboliczną i biodegradacyjną. Charakterystyczną cechą odpornych na UV szczepów Stenotrophomonas jest wytwarzanie ektoiny (SAJJAD I IN. 2018). Metabolit ten jest silnym antyoksydantem, który może chronić i stabilizować makromolekuły komórkowe: białka i lipidy. Ektoina jest związkiem o dużym potencjale aplikacyjnym: biotechnologicznym i medycznym. FLORES I IN. (2009) wykazali istotną zależność pomiędzy wytwarzaniem barwników a poziomem odporności na promieniowanie UV wśród szczepów *Stenotrophomonas maltophila* i *Exiguobacterium sp.* Badania te potwierdziły bardzo dobrą adaptację tych drobnoustrojów do promieniowania UV. Ponadto u niektórych szczepów wykazano stymulujący wpływ UVB na dynamikę wzrostu. W toku badań własnych wykazano UV odporność szczepów z rodzaju Janthinobacterium. Czynnikiem ochronnym u tych bakterii jest filetowy barwnik, wiolaceina. MOJIB I IN. (2013) badając wybarwione i bezbarwne szczepy Janthinobacterium wykazali istotną rolę pigmentu w ochronie anty UV. Barwnik ten stanowi przedmiot licznych badań aplikacyjnych. Autorzy ci udowodnili również chemoterapeutyczny potencjał tych związków. Wiolaceina w stosukowo niskich dawkach hamowała wzrost wielolekoopornych szczepów *Staphylococcus aureus* poprzez oddziaływanie na materiał genetyczny (HUANG I IN. 2023). MARIZCURRENA I IN. (2017) badając antarktyczne szczepy bakterii m. in. należące do rodzaju Janthinobacterium wykazali wysoką odporność tych drobnoustrojów na promieniowanie UVC. Analizy molekularne potwierdziły występowanie sprawnych mechanizmów naprawczych uszkodzeń DNA związanych z produkcją fotoliaz. Dyskutuje się możliwość wykorzystania tych substancji w aplikacjach biotechnologicznych. Udowodniono, że silne oddziaływanie promieniowania UV na mikrobiocenozy wpływa stymulująco na tworzenie zespołów UV odpornych bakterii. ZDANOWSKI I VOSJAN (1998) badając szczepy izolowane z różnych środowisk polarnych wykazali większą wrażliwość na UVB izolatów nie narażonych na kontakt z promieniowaniem w ich naturalnych środowiskach. SANTOS I IN. (2011) wykazali mniejszą wrażliwość na promieniowanie UV drobnoustrojów występujących w powierzchniowych warstwach wody w stosunku do mikroorganizmów zasiedlających głębsze warstwy zbiorników wodnych.

Przeprowadzone badania własne oraz dane piśmiennictwa naukowego wskazują na powszechność zjawiska oddziaływań antagonistycznych w bakteriocenozach. Przegląd dostępnej literatury wskazuje na ograniczoną liczbą prac badawczych dotyczących antagonistycznych oddziaływań wśród drobnoustrojów tworzących konsorcja

mikrobialne, a szczególnie pochodzących ze środowisk polarnych. Reakcje antagonistyczne wśród szczepów bakterii heterotroficznych pochodzących z mat mikrobialnych słonych jezior opisali LONG I IN. (2013). W tych badaniach wykazano, że przeważająca część, ok. 60% szczepów wykazywało reakcje antagonistyczne. W badaniach własnych ok. 90% szczepów wykazywało zdolność do wytwarzania substancji hamujących wzrost innych bakterii. W porównaniu z bakteriami izolowanymi z mat mikrobialnych, bakterie tworzące maty solankowe charakteryzowały się wyższym zakresem oddziaływań hamujących wzrost innych szczepów. Zdecydowanie niższy poziom oddziaływań antagonistycznych wykazano w bakteriocenozach środowisk wodnych i glebowych. LO GIUDICE I IN. (2007), którzy przebadali szczepy wyizolowane z wód Morza Rossa, zidentyfikowali jedynie 15% aktywnych antagonistycznie szczepów. Autorzy ci wykazali, że szczepy antagonistyczne należały do Actinobacteria, Alphaproteobacteria oraz Gammaproteobacteria co odpowiada profilowi szczepów wykazanemu w badaniach własnych. LO GIUDICE I IN. (2007) wykazali obecność 6 szczepów hamujących wzrost 30 lub więcej izolatów. W badaniach własnych taki wysoki zakres aktywności wykazało 5 szczepów. PRASAD I IN. (2011) zbadali oddziaływania antagonistyczne szczepów wyizolowanych z gleb Ny-Ålesund (Svalbard). Niespełna 18% tych izolatów wykazywało właściwości antagonistyczne. Porównywalne wyniki, w odniesieniu do badań własnych uzyskano analizując najbardziej aktywne szczepy bakteryjne. Najwyższą aktywnością antagonistyczną charakteryzowały się szczepy należące do rodzajów Arthrobacter, Flavobacterium oraz Pseudomonas. PRASAD I IN. (2011) wykazali wpływ temperatury na intensywność, liczbę oraz rodzaj występujących oddziaływań antagonistycznych. W większości przypadków wzrost temperatury powodował zwiększenie odporności szczepów na reakcje antagonistyczne. Przeprowadzone badania własne oraz dane piśmiennictwa wskazują na znaczenie oddziaływań antagonistycznych w funkcjonowaniu zagregowanych układów mikrobialnych. Tego typu oddziaływania mają decydujące znaczenie w kształtowaniu struktury mat mikrobialnych, charakteryzujących się dużym zagęszczeniem bakterii i występowaniem silnych interakcji międzykomórkowych. Ważnym problemem badawczych jest wykorzystanie antagonistycznego potencjału szczepów środowiskowych w aplikacjach biotechnologicznych i medycznych. O'BRIEN I IN. (2004) zbadali zdolność bakterii polarnych do hamowania wzrostu mikroorganizmów mogących zanieczyszczać żywność. Autorzy ci wykazali antagonistyczne oddziaływanie bakterii z rodzajów Arthrobacter i Pseudomonas na *S. aureus*. Również w badaniach własnych

wykazano antagonistyczny potencjał wśród bakterii pochodzących z mat mikrobialnych. Dwanaście izolatów hamowało wzrost *S. aureus, E. coli* i *P. fluorescens.* W licznych badaniach wykazano, że różnorodne szczepy psychrofilnych bakterii izolowane ze środowisk polarnych wytwarzają bakteriobójcze substancje hamujące wzrost różnorodnych patogennych bakterii, m. in.: *Vibrio anguillarum* (KAN I IN. 2011), fitopatogennych grzybów *Fusarium oxysporum, Rhizoctonia solani, Botrytis sp*. oraz *Phytophthora infestans* (SANTOS I IN. 2020, POBLETE-MORALES I IN. 2020). Szczepy bakterii, u których ujawniono unikatowe cechy, zdolność do wytwarzania związków antybakteryjnych stanowią cenny materiał w aplikacyjnych badaniach biotechnologicznych i medycznych. DENG I WANG (2017) badając interakcje antagonistyczne wśród bakterii rozkładających celulozę i ksylan wykazali, że bakterie bardziej antagonistyczne są mniej podatne na antagonizmy innych szczepów. Taką samą zależność stwierdzono w badaniach własnych.

Adhezja drobnoustrojów do powierzchni występujących na granicy styku fazy stałej i ciekłej jest ważnym mechanizmem związanym z rozwojem mikrobiomów środowisk wodnych. Wieloetapowy proces adhezji mikrobiologicznej uwarunkowany jest oddziaływaniem różnorodnych struktur: adherujących komórek oraz kolonizowanej powierzchni (BERNE I IN. 2018). Właściwości fizyczne i chemiczne oddziałujących struktur mają decydujące znaczenie w przebiegu tych procesów. Wykazano, że efektywna kolonizacja docelowych powierzchni i utworzenie mikroagregatów pozwala zaspokoić liczne potrzeby zespołów mikroorganizmów, w tym m. in. troficzne, ochronne i reprodukcyjne (BERNE I IN. 2018). Liczne badania środowiskowe i eksperymentalne potwierdziły wyższą odporność bakterii występujących w agregatach mikrobialnych, na działanie różnorodnych niekorzystnych czynników środowiskowych (HARPER I IN. 2014; SEILER I IN. 2017). Rola adhezji w tworzeniu zagregowanych struktur drobnoustrojów jest szczególnie istotna w środowiskach ekstremalnych, w których przeżycie organizmów jest limitowane bardzo wąskim zakresem parametrów. Mikroorganizmy z reguły dysponują szeroką paletą mechanizmów ochronnych, wśród których istotne znaczenie mają również właściwości adhezyjne (OFEK I IN. 2006; KLINE I IN. 2009). W toku badań własnych potwierdzono właściwości adhezyjne u większości badanych szczepów. Najwyższą aktywność adhezyjną stwierdzono wśród szczepów należących do typu Bacteroidetes. Badania metaproteomiczne prowadzone przez WILLIAMSA I IN. (2012) wykazały zdolności wytwarzania różnorodnych białek adhezyjnych wbudowanych w osłony komórkowe przez liczne szczepy należące do tego typu. Wyniki badań

własnych wykazały, że silnymi właściwościami adhezyjnymi charakteryzowały szczepy należące do rodzaju Flavobacterium, m.in. *F. degerlachei* i *F. psychrolimnae*. Jest to zgodne z badaniami VALDESPINO-CASTILLO I IN. (2018), którzy stwierdzili wysoką zdolność do adhezji *Flavobacterium psychrophilum,* która silnie wiązała się z powierzchniami o różnych właściwościach fizycznych i chemicznych. W badaniach własnych stwierdzono również wysoką aktywność adhezyjną bakterii należących do typu Proteobacteria, a szczególnie z rodzaju Janthinobacterium, co jest zgodne z wynikami badań CHERNOGOR I IN. (2022). Średnio najniższe właściwości adhezyjne wykazano wśród Gram dodatnich bakterii należących do typu Actinobacteria. Jedynie bakterie należące do rodzajów *Arthrobacter* i *Rhodococcus* wykazywały właściwości adhezyjne. Wyniki badań IVSHINY I IN. (2022) wskazują na wysokie właściwości adhezyjne bakterii z rodzaju Rhodococcus. Stwierdzone w toku badań własnych istotne różnice właściwości adhezyjnych wśród bakterii mogą być uwarunkowane budową ściany komórkowej oraz występowaniem specyficznych powierzchniowych adhezyn.

Mechanizmy dotyczące przystosowań bakterii psychrofilnych do życia w środowiskach polarnych są przedmiotem licznych badań. Dowiedziono, że mikroorganizmy zimnolubne charakteryzują się szeregiem przystosowań: strukturalnych, metabolicznych i fizjologicznych (CHATTOPADHYAY I IN. 2006; CASANUEVA I IN. 2010). Istotnym przystosowaniem bakterii występujących w ekstremalnie zimnych środowiskach jest unikanie zamarzania i jego destrukcyjnego wpływu na komórkę. Ważną grupą krioprotektantów są różnorodne białka przeciwlodowe (AFP) (CHATTOPADHYAY I IN. 2006; RAYMOND 2016; MUÑOZ I IN. 2017). Dość dobrze poznano strukturę białek krioprotekcyjnych wśród bakterii należących do typów Proteobacteria i Actinobacteria (CID I IN. 2016). W badaniach własnych potwierdzono zdolność do wytwarzania białek przeciwlodowych u większości szczepów. Najsilniejsze właściwości ochrony przed zamarzaniem wykazano wśród bakterii należących do typu Actinobacteria, a szczególnie rodzaju *Marisediminicola* oraz *Rhodococcus erythropolis.* Podobne wyniki uzyskali PONIECKA I IN. (2020), którzy wykazali wysoką odporność na wielokrotne zamrażanie i rozmrażanie bakterii należących do typu Actinobacteria. Autorzy ci potwierdzili wysoką odporność na zamrażanie szczepów z rodzaju Marisediminicola. Na wysokie zdolności syntezy białek przeciwlodowych u *Rhodococcus erythropolis* wskazują badania DUMAN I OLSEN (1993). W obrębie typu Proteobacteria najwyższe wartości ochrony przed zamarzaniem wykazywały bakterie z rodzajów *Bosea*. W 2011 roku po raz pierwszy wykryto te psychrofilne drobnoustroje w rejonie kontynentalnej

Antarktyki w matach mikrobialnych jeziora Lundström (PEETERS I IN. 2012). Ponadto KANG I IN. (2016) wykazali obecność tych heterotroficznych bakterii w mikrobiomie antarktycznych porostów. Wśród badanych szczepów bakterii należących do typu Bacteroidetes najwyższe zdolności wykazały *Flavobacterium tiangeerense i Pedobacter terrae.* Prowadzone przez XIN I IN. (2009) badania lodowców wykazały bardzo dobrą adaptację tych gatunków do rozwoju w niskich temperaturach. Właściwości ochrony przed zamarzaniem wykazano również dla wyizolowanego z badanych mat mikrobialnych *Flavobacterium xanthum.* Badania KAWAHARA I IN. (2007) wykazały, że ten gatunek charakteryzuje się wytwarzaniem wysoce aktywnych białek przeciwlodowych. W badaniach własnych, zdolność do wytwarzania białek przeciwlodowych wykazano u *Flavobacterium psychrolimnae* i *Flavobacterium degerlachei.* Na zdolności do rozwoju tych drobnoustrojów w niskich temperaturach wskazują badania TRAPPEN I IN. (2004, 2005), którzy wyizolowali te drobnoustroje z mat mikrobialnych występujących w Antarktycznych jeziorach.

Podsumowanie

Badania mat mikrobialnych rozwijających się w ciekach i zbiornikach astatycznych strefy proglacialnej Lodowca Ekologii wykazały duże zróżnicowanie struktury taksonomicznej oraz potencjału fizjologicznego i środowiskowego, bakteriocenoz tworzących te ekosystemy. Zasadniczymi czynnikami środowiskowymi skorelowanymi ze strukturą taksonomiczną bakteriocenoz mat, były właściwości fizykochemiczne i hydrologiczne cieków i zbiorników stagnujących. Analizy metagenomiczne wykazały występowanie bakterii należących do 12 typów, z pośród których dominującą rolę w strukturze mat (ponad 60% zidentyfikowanych sekwencji) stanowiły sinice należące do rodziny Phormidiaceae. Wskazuje to na autotroficzny charakter tych zespołów mikrobialnych. W matach cieków i zbiorników stagnujących znaczący udział w strukturze taksonomicznej miały również bakterie należące do typów Proteobacteria, Verrucomicrobia, Actinobacteria i Bacteroidetes. Wykazano jednakże istotne różnice w obfitości identyfikowanych taksonów. W ubogich troficznie wodach potoków rozwijała się bardzo ograniczona strukturalnie bakteriocenoza. Bardziej złożony skład taksonomiczny występował w matach rozwijających się w zbiornikach astatycznych, charakteryzujących się wyższą koncentracją materii organicznej i mineralnej. Potwierdzono hipotezę Baas-Beckinga wskazującą na rolę czynników środowiskowych w selekcji komponentów biotycznych mat mikrobialnych. W toku badań pozytywnie zweryfikowano hipotezę badawczą zakładającą istotną rolę bakteriocenozy gleb

w rozwoju mikrobioty mat mikrobialnych. Dowiedziono, że pomiędzy bakteriocenozami mat i gleb istnieje wyraźna zależność strukturalna. Wszystkie typy bakterii wykazane w matach występowały w glebach, a ponad 90% zidentyfikowanych sekwencji występujących w matach należało do wspólnych taksonów, ustalonych na poziomie rodzin. Na podstawie uzyskanych wyników należy zatem uznać zasadniczą rolę mikrobioty gleby, która w procesach migracji i kolonizacji środowisk wodnych w znacznym stopniu kreuje strukturę bakteriocenoz bentosowych mat mikrobialnych. Charakterystyczną cechą badanych zespołów mikrobialnych był ich bardzo wysoki potencjał fizjologiczny i środowiskowy. Większość szczepów bakterii wykazywało szerokie zdolności do utylizacji różnorodnych substratów pokarmowych. Należy przyjąć, że duża elastyczność metabolizmu komórkowego, ma kluczowe znaczenie w efektywnym rozwoju mat mikrobialnych w środowiskach o niskiej koncentracji substratów pokarmowych. Prawidłowość tę potwierdzono w badaniach własnych, w których wykazano, że statystycznie wyższą aktywnością charakteryzowały się szczepy izolowane z mat występujących w oligotroficznych potokach. Dostosowanie bakteriocenoz do ekstremalnych warunków panujących w obrębie polarnych mat mikrobialnych decyduje o stabilności tych specyficznych ekosystemów. Szczególnie istotne znaczenie mają mechanizmy związane z ochroną przed niekorzystnymi czynnikami występującymi w środowiskach polarnych. Wśród badanych szczepów wykazano powszechną odporność na promieniowanie ultrafioletowe oraz zamarzanie. W złożonych konglomeratach mat mikrobialnych, ważną rolę pełnią oddziaływania międzykomórkowe, które przejawiały się w szerokiej zdolności do adhezji, oddziaływań antagonistycznych oraz oporności na związki antybakteryjne. Utworzony w toku badań bank szczepów pochodzących z mat mikrobialnych stanowi cenny materiał do dalszych badań podstawowych i aplikacyjnych.

6. Wnioski

1. Struktura taksonomiczna bakteriocenoz mat mikrobialnych w efemerycznych zbiornikach przedpola Lodowca Ekologii jest zróżnicowana. W wodach potoków rozwija się ograniczona strukturalnie bakteriocenoza, bardziej złożony skład taksonomiczny występuje w matach zbiorników astatycznych. Czynnikami skorelowanymi ze strukturą taksonomiczną mat są właściwości fizykochemiczne i hydrologiczne środowisk wodnych.
2. Pomiędzy bakteriocenozami mat i gleb istnieje zależność strukturalna. Wszystkie taksony na poziomie typów tworzące bakteriocenozy mat występowały w glebach. Uzyskane wyniki potwierdzają hipotezę badawczą, która zakłada istotną rolę mikrobioty gleby, która wpływa na strukturę i rozwój mat mikrobialnych. Potwierdzono hipotezę Baas-Beckinga wskazującą na rolę czynników środowiskowych w selekcji komponentów biotycznych mat mikrobialnych.
3. Bakterie występujące w matach charakteryzuje wysoka aktywność fizjologiczna i szeroki potencjał metaboliczny, umożliwiający wykorzystanie różnorodnych dostępnych substratów, co decyduje o efektywnym rozwoju mat mikrobialnych w oligotroficznych warunkach środowiskowych.
4. Reakcje antagonistyczne oraz zdolność do adhezji stanowią cechy wyróżniające badane bakteriocenozy mat mikrobialnych. Oba typy oddziaływań mają decydujące znaczenie w kształtowaniu struktury biotycznej tych ekosystemów, charakteryzujących się tworzeniem silnie zagregowanych układów i występowanie wielokierunkowych interakcji pomiędzy komórkami.
5. Charakterystyczną cechą bakteriocenoz polarnych mat mikrobialnych jest odporność na działanie promieniowania UV oraz zamarzanie. Wskazuje to na występowanie sprawnych mechanizmów ochronnych i naprawczych decydujących o przeżyciu bakterii w ekstremalnych warunkach polarnych.
6. Bakteriocenozy mat cechuje szeroka oporność na antybiotyki. Wskazuje to na występowanie efektywnych mechanizmów kształtujących naturalną oraz nabytą oporność. Determinuje to narastanie zjawiska szerokiej oporności na antybiotyki, które współcześnie jest jednym z najważniejszych zagrożeń cywilizacyjnych.
7. Szczepy bakterii mat mikrobialnych posiadające unikatowe cechy, zdolność do wytwarzania: białek przeciwlodowych, barwników ochronnych oraz związków antybakteryjnych są cennym materiałem w aplikacyjnych badaniach biotechnologicznych i medycznych.
8. Złożona struktura taksonomiczna bakteriocenoz mat mikrobialnych, dostosowana do ekstremalnych warunków środowiskowych oraz ich wysoka aktywność fizjologiczna potwierdza tezę, że ekosystemy te są dynamicznymi, samoregulującymi się układami mikrobiocenotycznymi, w których dynamika pierwotnej i wtórnej produkcji oraz biokonwersji i regeneracji biogenów jest zrównoważona.

7. Piśmiennictwo

ABE, K., NOMURA, N., SUZUKI, S. (2020). Biofilms: hot spots of horizontal gene transfer (HGT) in aquatic environments, with a focus on a new HGT mechanism. FEMS Microbiology Ecology, 96(5). https://doi.org/10.1093/femsec/fiaa031

ACHINAS, S., CHARALAMPOGIANNIS, N., EUVERINK, G. J. W. (2019). A brief recap of microbial adhesion and biofilms. Applied Sciences, 9: 2801. https://doi.org/10.3390/app9142801

AGUIRRE-VON-WOBESER, E., EGUIARTE, L. E., SOUZA, V., SOBERÓN-CHÁVEZ, G. (2015). Theoretical analysis of the cost of antagonistic activity for aquatic bacteria in oligotrophic environments. Frontiers in microbiology, 6, 490. https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00490

AISLABIE, J. M., BROADY, P. A., SAUL, D. J. (2006). Culturable aerobic heterotrophic bacteria from high altitude, high latitude soil of La Gorce Mountains (86°30'S, 147°W), Antarctica. Antarctic Science, 18, 313–321. https://doi.org/10.1017/S0954102006000368

AKIYAMA, N., MURATA, S., ALEXANDER, D. B., YAOITA, H., AOKI, Y., NODA, M. (1999). Cytotoxicity and mutagenicity of UVB assessed using cultured rat fibroblast. Journal of Epidemiology, 9(6), 72-77. https://doi.org/10.2188/jea.9.6sup_72

ALCÁNTARA-HERNÁNDEZ, R. J., CENTENO, C. M., PONCE-MENDOZA, A., BATISTA, S., MERINO-IBARRA, M., CAMPO, J., FALCÓN, L. I. (2014). Characterization and comparison of potential denitrifiers in microbial mats from King George Island, Maritime Antarctica. Polar Biology, 37(3), 403–416. https://doi.org/10.1007/s00300-013-1440-3

ALEKSEEV, I., ZVEREV, A., ABAKUMOV, E. (2020). Microbial communities in permafrost soils of Larsemann Hills, Eastern Antarctica: environmental controls and effect of human impact. Microorganisms, 8(8). https://doi.org/10.3390/microorganisms8081202

ALMELA, P., JUSTEL, A., QUESADA, A. (2021). Heterogeneity of microbial communities in soils from the antarctic peninsula region. Frontiers in microbiology, 12, 628792. https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.628792

ALMELA, P., VELÁZQUEZ, D., RICO, E., JUSTEL, A., QUESADA, A. (2019). Carbon pathways through the food web of a microbial mat from Byers Peninsula, Antarctica. Frontiers in microbiology, 10, 628. https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00628

ALSTRUP, V., OLECH, M., WIETRZYK-PEŁKA, P., WEGRZYN, M. H. (2018). The lichenicolous fungi of the South Shetland Islands, Antarctica: species diversity and identification guide. Acta Societatis Botanicorum Poloniae, 87(4). https://doi.org/10.5586/asbp.3607

AMBROŽIČ AVGUŠTIN, J., PETRIČ, P., PAŠIĆ, L. (2019). Screening the cultivable cave microbial mats for the production of antimicrobial compounds and antibiotic resistance. International Journal of Speleology, 48(3), 295–303. https://doi.org/10.5038/1827-806X.48.3.2272

ANDREWS, J. H., HARRIS, R. F. (1986). r- and K-selection and microbial ecology. W: MARSHALL, K. C. (red.). Advances in microbial ecology. Springer US: T. 9, 99–147. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0611-6 3

ANESIO, A. M., LAYBOURN-PARRY, J. (2012). Glaciers and ice sheets as a biome. Trends in Ecology Evolution, 27(4), 219–225. https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.09.012

ARAŹNY, A., KEJNA, M., SOBOTA, I. (2013). Ground temperature at the Henryk Arctowski Station (King George Island, Antarctic) – Case Study from the Period January 2012 to February 2013. Bulletin of Geography. Physical Geography Series, 6(1), 59–80. https://doi.org/10.2478/bgeo-2013-0004

ARNDS, J., KNITTEL, K., BUCK, U., WINKEL, M., AMANN, R. (2010). Development of a 16S rRNA-targeted probe set for Verrucomicrobia and its application for fluorescence in situ

hybridization in a humic lake. Systematic and Applied Microbiology, 33(3), 139–148. https://doi.org/10.1016/j.syapm.2009.12.005

AZZIZ, G., GIMÉNEZ, M., ROMERO, H., VALDESPINO-CASTILLO, P. M., FALCÓN, L. I., RUBERTO, L. A. M., MAC CORMACK, W. P., BATISTA, S. (2019). Detection of presumed genes encoding beta-lactamases by sequence based screening of metagenomes derived from Antarctic microbial mats. Frontiers of Environmental Science Engineering, 13(3), 44. https://doi.org/10.1007/s11783-019-1128-1

BAI, Z. G., JONG, R. D., LYNDEN, G. J. (2011). An update of GLADA - Global Assessment of Land Degradation and Improvement - GLADA Report Update. World Soil Information, Wageningen. https://doi.org/10.5167/uzh-77359

BAJAJ, S., SINGH, D. K. (2015). Biodegradation of persistent organic pollutants in soil, water and pristine sites by cold-adapted microorganisms: Mini review. International Biodeterioration & Biodegradation, 100, 98–105. https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2015.02.023

BANERJEE, S., SCHLAEPPI, K., VAN DER HEIJDEN, M. G. A. (2018). Keystone taxa as drivers of microbiome structure and functioning. Nature Reviews Microbiology, 16(9), 567–576. https://doi.org/10.1038/s41579-018-0024-1

BARTRONS, M., CATALAN, J., CASAMAYOR, E. O. (2012). High bacterial diversity in epilithic biofilms of oligotrophic mountain lakes. Microbial ecology, 64(4), 860–869. https://doi.org/10.1007/s00248-012-0072-4

BAUER, A. W., KIRBY, W. M., SHERRIS, J. C., TURCK, M. (1966). Antibiotic susceptibility testing by a standardized single disk method. American Journal of Clinical Pathology, 45(4), 493-496.

BERGMANN, G. T., BATES, S. T., EILERS, K. G., LAUBER, C. L., CAPORASO, J. G., WALTERS, W. A., KNIGHT, R., FIERER, N. (2011). The under-recognized dominance of Verrucomicrobia in soil bacterial communities. Soil Biology and Biochemistry, 43(7), 1450–1455. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.03.012

BERNE, C., ELLISON, C. K., DUCRET, A., BRUN, Y. V. (2018). Bacterial adhesion at the single-cell level. Nature Reviews Microbiology, 16(10), 616–627. https://doi.org/10.1038/s41579-018-0057-5.

BIONDI, N., TREDICI, M. R., TATON, A., WILMOTTE, A., HODGSON, D. A., LOSI, D., MARINELLI, F. (2008). Cyanobacteria from benthic mats of Antarctic lakes as a source of new bioactivities. Journal of Applied Microbiology, 105(1), 105–115. https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2007.03716.x

BLAIR, J. M. A., WEBBER, M. A., BAYLAY, A. J., OGBOLU, D. O., PIDDOCK, L. J. V. (2015). Molecular mechanisms of antibiotic resistance. Nature Reviews Microbiology, 13(1), 42–51. https://doi.org/10.1038/nrmicro3380

BLINDOW, N., SUCKRO, S. K., RÜCKAMP, M., BRAUN, M., SCHINDLER, M., BREUER, B., SAURER, H., SIMÕES, J. C., & LANGE, M. A. (2010). Geometry and thermal regime of the King George Island ice cap, Antarctica, from GPR and GPS. Annals of Glaciology, 51(55), 103–109. https://doi.org/10.3189/172756410791392691

BÖLTER, M. (1996). Analysis of soil microbial communities (autotrophs and heterotrophs) from King George Island (Arctowski Station). Polar Biology, 9, 283-298.

BÖLTER, M. (2011). Soil development and soil biology on King George Island, Maritime Antarctic. Polish Polar Research, 2(2), 105–116. https://doi.org/10.2478/v10183−011−0002−z

BOND, P. L., HUGENHOLTZ, P., KELLER, J., BLACKALL, L. L. (1995). Bacterial community structures of phosphate-removing and non-phosphate-removing activated sludges from sequencing batch reactors. Applied and Environmental Microbiology, 61(5), 1910–1916. https://doi.org/10.1128/aem.61.5.1910-1916.1995

BOTTOS, E. M., LAUGHLIN, D. C., HERBOLD, C. W., LEE, C. K., MCDONALD, I. R., CARY, S. C. (2020). Abiotic factors influence patterns of bacterial diversity and community composition in the Dry Valleys of Antarctica. FEMS Microbiology Ecology, 96(5). https://doi.org/10.1093/femsec/fiaa042

BRAUN, M. H. (2001). Ablation on the ice cap of King George Island (Antarctica): an approach from field measurements, modelling and remote sensing [Ph.D Thesis]. Albert-Ludwigs-Universitat Freiburg.

BREMER, E., KRÄMER, R. (2019). Responses of microorganisms to osmotic stress. Annual Review of Microbiology, 73, 313–334. https://doi.org/10.1146/annurev-micro-020518-115504

BROWN, M. G., BALKWILL, D. L. (2009). Antibiotic resistance in bacteria isolated from the deep terrestrial subsurface. Microbial Ecology, 57(3), 484–493. https://doi.org/10.1007/s00248-008-9431-6

CABELLO-YEVES, P. J., GHAI, R., MEHRSHAD, M., PICAZO, A., CAMACHO, A., RODRIGUEZ-VALERA, F. (2017). Reconstruction of diverse verrucomicrobial genomes from metagenome datasets of freshwater reservoirs. Frontiers in Microbiology, 8, 2131. https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02131

CALLEJAS, C., AZZIZ, G., SOUZA, E. M., GILL, P. R., BATISTA, S. (2018). Prokaryotic diversity in four microbial mats on the Fildes Peninsula, King George Island, maritime Antarctica. Polar Biology, 41(5), 935–943. https://doi.org/10.1007/s00300-018-2256-y

CAMACHO, A., ROCHERA, C., PICAZO, A. (2022). Effect of experimentally increased nutrient availability on the structure, metabolic activities, and potential microbial functions of a maritime Antarctic microbial mat. Frontiers in Microbiology, 13. https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.900158

CAMPBELL, B. J. (2014). The Family Acidobacteriaceae. W: ROSENBERG, E., DELONG, E. F., LORY, S., STACKEBRANDT, E., THOMPSON, F. (red.). The Prokaryotes. Springer Berlin Heidelberg: 405–415. https://doi.org/10.1007/978-3-642-38954-2 160

CAMPBELL, B. J., POLSON, S. W., HANSON, T. E., MACK, M. C., SCHUUR, E. A. G. (2010). The effect of nutrient deposition on bacterial communities in Arctic tundra soil. Environmental Microbiology, 12(7), 1842–1854. https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2010.02189.x

CAMPBELL, M. A., GRICE, K., VISSCHER, P. T., MORRIS, T., WONG, H. L., WHITE, R. A., BURNS, B. P., COOLEN, M. J. L. (2020). Functional gene expression in Shark Bay hypersaline microbial mats: adaptive responses. Frontiers in Microbiology, 11, 560336. https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.560336

CARUSO, C., RIZZO, C., MANGANO, S., POLI, A., DI DONATO, P., FINORE, I., NICOLAUS, B., DI MARCO, G., MICHAUD, L., LO GIUDICE, A. (2018). Production and biotechnological potential of extracellular polymeric substances from sponge-associated antarctic bacteria. Applied and Environmental Microbiology, 84(4). https://doi.org/10.1128/AEM.01624-17

CASANUEVA, A., TUFFIN, M., CARY, C., COWAN, D. A. (2010). Molecular adaptations to psychrophily: the impact of 'omic' technologies. Trends in Microbiology, 18(8), 374-81. https://doi.org/10.1016/j.tim.2010.05.002

CHANG, Y. T., CHEN, H. C., CHOU, H. L., LI, H., BOYD, S. A. (2021). A coupled UV photolysis-biodegradation process for the treatment of decabrominated diphenyl ethers in an aerobic

novel bioslurry reactor. Environmental Science and Pollution Research, 28(5), 6078-6089. https://doi.org/10.1007/s11356-020-10753-9

CHARLESWORTH, J. C., WATTERS, C., WONG, H. L., VISSCHER, P. T., BURNS, B. P. (2019). Isolation of novel quorum-sensing active bacteria from microbial mats in Shark Bay Australia. FEMS Microbiology Ecology, 95(4). https://doi.org/10.1093/femsec/fiz035

CHATTOPADHYAY, M. K. (2002). The link between bacterial radiation resistance and cold adaptation. Journal of Biosciences, 27, 71–73. https://doi.org/10.1007/BF02703760

CHATTOPADHYAY, M. K. (2006). Mechanism of bacterial adaptation to low temperature. Journal of Biosciences, 31(1), 157–165. https://doi.org/10.1007/bf02705244.

CHATTOPADHYAY, M. K. (2006). Mechanism of bacterial adaptation to low temperature. Journal of Biosciences, 31, 157–165. https://doi.org/10.1007/BF02705244

CHAUDHARY, D. K., KHULAN, A., KIM, J. (2019). Development of a novel cultivation technique for uncultured soil bacteria. Scientific reports, 9(1), 6666. https://doi.org/10.1038/s41598-019-43182-x

CHEN, R., WONG, H. L., KINDLER, G. S., MACLEOD, F. I., BENAUD, N., FERRARI, B. C., BURNS, B. P. (2020). Discovery of an abundance of biosynthetic gene clusters in Shark Bay microbial mats. Frontiers in Microbiology, 11, 1950. https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01950

CHIN, K. J., JANSSEN, P. H. (2002). Propionate formation by Opitutus terrae in pure culture and in mixed culture with a hydrogenotrophic methanogen and implications for carbon fluxes in anoxic rice paddy soil. Applied and Environmental Microbiology, 68(4), 2089-2092. https://doi.org/10.1128/AEM.68.4.2089-2092.2002

CHUA, C. Y., WONG CLEMENTE MICHAEL VUI LING, GONZÁLEZ-ARAVENA, M., LAVIN, P., CHEAH, Y. K. (2022). Proteobacteria, Acidobacteria, and Chloroflexi bacteria from Antarctic soils survive under simulated tropical conditions. Polish Polar Research. Polish Academy of Sciences. 43(3): 223–245. https://doi.org/10.24425/ppr.2022.140365

CHUA, C. Y., WONG, C. M. V. L.,GONZÁLEZ-ARAVENA, M., LAVIN, P., CHEAH, Y. K. (2022) Proteobacteria, Acidobacteria, and Chloroflexi bacteria from Antarctic soils survive under simulated tropical conditions. Polish Polar Research, 43(3), 223-245. https://doi.org/ 10.24425/ppr.2022.140365

CHUNG, E. J., PARK, T. S., JEON, C. O., CHUNG, Y. R. (2012). Chitinophaga oryziterrae sp. nov., isolated from the rhizosphere soil of rice (Oryza sativa L.). International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 62, 3030–3035. https://doi.org/10.1099/ijs.0.036442-0

CID, F. P., INOSTROZA, N. G., GRAETHER, S. P., BRAVO, L. A., JORQUERA, M. A. (2017). Bacterial community structures and ice recrystallization inhibition activity of bacteria isolated from the phyllosphere of the Antarctic vascular plant Deschampsia antarctica. Polar Biology, 40(6), 1319–1331. https://doi.org/10.1007/s00300-016-2036-5

CIESIELSKI, S., GÓRNIAK, D., MOŻEJKO, J., ŚWIĄTECKI, A., GRZESIAK, J., ZDANOWSKI, M. (2014). The diversity of bacteria isolated from Antarctic freshwater reservoirs possessing the ability to produce polyhydroxyalkanoates. Current Microbiology, 69(5), 594-603. . https://doi.org/10.1007/s00284-014-0629-1

CIRCELLA, E., SCHIAVONE, A., BARRASSO, R., CAMARDA, A., PUGLIESE, N., BOZZO, G. (2020). Pseudomonas azotoformans belonging to Pseudomonas fluorescens group as causative agent of blue coloration in carcasses of slaughterhouse rabbits. Animals, 10(2), 256. https://doi.org/10.3390/ani10020256

CLARDY, J., FISCHBACH, M. A., CURRIE, C. R. (2009). The natural history of antibiotics. Current Biology, 19(11), R437–R441. https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.04.001

COLE, J. K., HUTCHISON, J. R., RENSLOW, R. S., KIM, Y.-M., CHRISLER, W. B., ENGELMANN, H. E., DOHNALKOVA, A. C., HU, D., METZ, T. O., FREDRICKSON, J. K., LINDEMANN, S. R. (2014). Phototrophic biofilm assembly in microbial-mat-derived unicyanobacterial consortia: model systems for the study of autotroph-heterotroph interactions. Frontiers in Microbiology, 5, 109. https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00109

COMTE, K., SABACKÁ, M., CARRÉ-MLOUKA, A., ELSTER, J., KOMÁREK, J. (2007). Relationships between the Arctic and the Antarctic Cyanobacteria; three Phormidium-like strains evaluated by a polyphasic approach. FEMS Microbiology Ecology, 59(2), 366–376. https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2006.00257.x

COSTA, O. Y. A., RAAIJMAKERS, J. M., KURAMAE, E. E. (2018). Microbial extracellular polymeric substances: ecological function and impact on soil aggregation. Frontiers in Microbiology, 9, 1636. https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01636

COTTER, P. D., ROSS, R. P., HILL, C. (2013). Bacteriocins - a viable alternative to antibiotics? Nature reviews. Microbiology, 11(2), 95–105. https://doi.org/10.1038/nrmicro2937

COULTHURST, S. (2019). The Type VI secretion system: a versatile bacterial weapon. Microbiology, 165(5), 503–515. https://doi.org/10.1099/mic.0.000789

COWAN, D. A., MAKHALANYANE, T. P., DENNIS, P. G., HOPKINS, D. W. (2014). Microbial ecology and biogeochemistry of continental antarctic soils. Frontiers in Microbiology, 5, 1–10. https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00154

CULLIS, J. D. S., STANISH, L. F., MCKNIGHT, D. M. (2014). Diel flow pulses drive particulate organic matter transport from microbial mats in a glacial meltwater stream in the McMurdo Dry Valleys. Water Resources Research, 50(1), 86–97. https://doi.org/10.1002/2013WR014061

D'AMICO, S., COLLINS, T., MARX, J., FELLER, G., GERDAY, C., GERDAY, C. (2006). Psychrophilic microorganisms: challenges for life. EMBO Reports, 7(4), 385–389. https://doi.org/10.1038/sj.embor.7400662

D'COSTA, V. M., MCGRANN, K. M., HUGHES, D. W., WRIGHT, G. D. (2006). Sampling the antibiotic resistome. Science, 311(5759), 374–377. https://doi.org/10.1126/science.1120800

DA, X., ZHAO, Y., ZHENG, R., WANG, L., CHANG, X., ZHANG, Y., YANG, J., PENG, F. (2019). Nakamurella antarctica sp. nov., isolated from Antarctica South Shetland Islands soil. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 69(12), 3710–3715. https://doi.org/10.1099/ijsem.0.003507

Dang, H., Lovell, C. R. (2015). Microbial surface colonization and biofilm development in marine environments. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 80(1), 91-138. https://doi.org/10.1128/MMBR.00037-15

DASH, B., NAYAK, S., PAHARI, A., NAYAK, S. K. (2020). Verrucomicrobia in soil: An Agricultural Perspective. W: NAYAK, S. K., MISHRA, B. B. (red.). Frontiers in Soil and Environmental Microbiology. CRC Press: 37–46 https://doi.org/10.1201/9780429485794-4

DE ANGELIS, M., GOBBETTI, M. (2004). Environmental stress responses in Lactobacillus: a review. Proteomics, 4(1), 106–122. https://doi.org/10.1002/pmic.200300497

DE LOS RÍOS, A., ASCASO, C., WIERZCHOS, J., Vincent, W. F., Quesada, A. (2015). Microstructure and cyanobacterial composition of microbial mats from the High Arctic. Biodiversity and Conservation, 24, 841–863. https://doi.org/10.1007/s10531-015-0907-7

DE SOUZA, M.-J., NAIR, S., LOKA BHARATHI, P. A., CHANDRAMOHAN, D. (2006). Metal and antibiotic-resistance in psychrotrophic bacteria from Antarctic Marine waters. Ecotoxicology, 15(4), 379–384. https://doi.org/10.1007/s10646-006-0068-2

DECHO, A. W. (1990). Microbial exopolymer secretions in ocean environments: their role(s) in food webs and marine processes. Oceanograpgy and Marine Biology, 28, 73–153.

DELESKY, E. A., GARCIA, L. F., LOBO, A. J., MIKOFSKY, R. A., DOWDY, N. D., WALLAT, J. D., MIYAKE, G. M., SRUBAR III, W. V. (2022). Bioinspired threonine-based polymers with potent ice recrystallization inhibition activity. ACS Applied Polymer Materials, 4(10), 7934–7942. https://doi.org/10.1021/acsapm.2c01496

DELGADO-BAQUERIZO, M., , OLIVERIO, A. M., BREWER, T. E., BENAVENT-GONZÁLEZ, A. (2018) A global atlas of the dominant bacteria found in soil. Science, 359, 320-325. https://doi.org/10.1126/science.aap9516

DELRIO, F. W., DE BOER, M. P., KNAPP, J. A., DAVID REEDY, E., CLEWS, P. J., DUNN, M. L. (2005). The role of van der Waals forces in adhesion of micromachined surfaces. Nature Materials, 4(8), 629–634. https://doi.org/10.1038/nmat1431

DEMING, J. W. (2002). Psychrophiles and polar regions. Current Opinion in Microbiology, 5(3), 301–309. https://doi.org/10.1016/S1369-5274(02)00329-6

DENG, Y.-J., & WANG, S. Y. (2017). Complex carbohydrates reduce the frequency of antagonistic interactions among bacteria degrading cellulose and xylan. FEMS Microbiology Letters, fnx019. https://doi.org/10.1093/femsle/fnx019

DENNIS, P. G., NEWSHAM, K. K., RUSHTON, S. P., O'DONNELL, A. G., HOPKINS, D. W. (2019). Soil bacterial diversity is positively associated with air temperature in the maritime Antarctic. Scientific reports, 9(1), 2686. https://doi.org/10.1038/s41598-019-39521-7

DEWHIRST, F. E., CHEN, T., IZARD, J., PASTER, B. J., TANNER, A. C. R., YU, W.-H., LAKSHMANAN, A., WADE, W. G. (2010). The human oral microbiome. Journal of Bacteriology, 192(19), 5002–5017. https://doi.org/10.1128/JB.00542-10

DIESER, M., GREENWOOD, M., FOREMAN, C. M. (2010). Carotenoid pigmentation in antarctic heterotrophic bacteria as a strategy to withstand environmental stresses. Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 42(4), 396–405. https://doi.org/10.1657/1938-4246-42.4.396

DILLON, M. L., HAWES, I., JUNGBLUT, A. D., MACKEY, T. J., EISEN, J. A., DORAN, P. T., SUMNER, D. Y. (2020). Environmental control on the distribution of metabolic strategies of benthic microbial mats in Lake Fryxell, Antarctica. PLoS ONE, 15(4), e0231053. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231053

DOYTCHINOV, V. V, DIMOV, S. G. (2022). Microbial community composition of the Antarctic ecosystems: review of the bacteria, fungi, and archaea identified through an NGS-based metagenomics approach. Life, 12, 916. https://doi.org/10.3390/life12060916

DUMAN, J. G., OLSEN, T. M. (1993). Thermal hysteresis protein activity in bacteria, fungi, and phylogenetically diverse plants. Cryobiology. 30(3), 322-328. https://doi.org/10.1006/cryo.1993.1031

EICHORST, S. A., TROJAN, D., ROUX, S., HERBOLD, C., RATTEI, T., WOEBKEN, D. (2018). Genomic insights into the Acidobacteria reveal strategies for their success in terrestrial environments. Environmental Microbiology, 20(3), 1041–1063. https://doi.org/10.1111/1462-2920.14043

EKELÖF W. (1908). Bacteriologische studien während der schwedischen südpolar expedition. W: NORDENSKJÖLD, O. (red.). Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-Expedition, 1901-1903. Stockholm: Lithographisches Institut des Generalstabs, 1–120.

ELSHAHED, M. S., YOUSSEF, N. H., LUO, Q., NAJAR, F. Z., ROE, B. A., SISK, T. M., BÜHRING, S. I., HINRICHS, K.-U., KRUMHOLZ, L. R. (2007). Phylogenetic and metabolic diversity of Planctomycetes from anaerobic, sulfide- and sulfur-rich Zodletone Spring, Oklahoma. Applied and environmental microbiology, 73(15), 4707–4716. https://doi.org/10.1128/AEM.00591-07

FARMAN, J., GARDINER, B., SHANKLIN, J. (1985). Large losses of total ozone in Antarctica reveal seasonal ClO_x/NO_x interaction. Nature, 315, 207–210. https://doi.org/10.1038/315207a0

FELLER, G. (2013). Psychrophilic enzymes: from folding to function and biotechnology. Scientifica, 2013, 512840. https://doi.org/10.1155/2013/512840

FENG, S., POWELL, S. M., WILSON, R., BOWMAN, J. P. (2014). Extensive gene acquisition in the extremely psychrophilic bacterial species Psychroflexus torquis and the link to sea-ice ecosystem specialism. Genome Biology and Evolution, 6(1), 133–148. https://doi.org/10.1093/gbe/evt209

FERNÃNDEZ-VALIENTE, E., CAMACHO, A., ROCHERA, C., RICO, E., VINCENT, W. F., QUESADA, A. (2007). Community structure and physiological characterization of microbial mats in Byers Peninsula, Livingston Island (South Shetland Islands, Antarctica). FEMS Microbiology Ecology, 59(2), 377–385. https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2006.00221.x

FERRON, F. A., SIMOES, J. C., AQUINO, F. E., & SETZER, A. W. (2004). Air temperature time series for King George Island, Antarctica. Brazilian antarctic research, 4, 155–169.

FLEMMING, H.-C., WINGENDER, J. (2010). The biofilm matrix. Nature Reviews Microbiology, 8(9), 623–633. https://doi.org/10.1038/nrmicro2415

FLORES, M. R., ORDOÑEZ, O. F., MALDONADO, M. J., FARÍAS, M. E. (2009) Isolation of UV-B resistant bacteria from two high altitude Andean lakes (4,400 m) with saline and non saline conditions. The Journal of General and Applied Microbiology, 55(6):447-458. https://doi.org/10.2323/jgam.55.447

FORCONE, K., COUTINHO, F. H., CAVALCANTI, G. S., SILVEIRA, C. B. (2021). Prophage genomics and ecology in the family Rhodobacteraceae. Microorganisms, 9(6), 1115. https://doi.org/10.3390/microorganisms9061115

FORSBERG, K. J., REYES, A., WANG, B., SELLECK, E. M., SOMMER, M. O. A., DANTAS, G. (2012). The shared antibiotic resistome of soil bacteria and human pathogens. Science, 337(6098), 1107–1111. https://doi.org/10.1126/science.1220761

GALPERIN, M. Y. (2007). Linear chromosomes in bacteria: no straight edge advantage? Environmental Microbiology, 9(6), 1357–1362. https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2007.01328.x

GARRETT, T. R., BHAKOO, M., ZHANG, Z. (2008). Bacterial adhesion and biofilms on surfaces. Progress in Natural Science, 18(9), 1049–1056. https://doi.org/10.1016/j.pnsc.2008.04.001

GILBERT, J. A., HILL, P. J., DODD, C. E. R., LAYBOURN-PARRY, J. (2004). Demonstration of antifreeze protein activity in Antarctic lake bacteria. Microbiology, 150(1), 171–180. https://doi.org/10.1099/mic.0.26610-0

GOMEZ-SAEZ, G. V., POP RISTOVA, P., SIEVERT, S. M., ELVERT, M., HINRICHS, K.-U., BÜHRING, S. I. (2017). Relative importance of chemoautotrophy for primary production in a light exposed marine shallow hydrothermal system. Frontiers in Microbiology, 8. https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00702

GONZÁLEZ-PLEITER, M., VELÁZQUEZ, D., CASERO, M. C., TYTGAT, B., VERLEYEN, E., LEGANÉS, F., ROSAL, R., QUESADA, A., FERNÁNDEZ-PIÑAS, F. (2021). Microbial colonizers of

microplastics in an Arctic freshwater lake. Science of the Total Environment, 795, 148640. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.148640

GONZÁLEZ-ROCHA, G., MUÑOZ-CARTES, G., CANALES-AGUIRRE, C. B., LIMA, C. A., DOMÍNGUEZ-YÉVENES, M., BELLO-TOLEDO, H., HERNÁNDEZ, C. E. (2017). Diversity structure of culturable bacteria isolated from the Fildes Peninsula (King George Island, Antarctica): A phylogenetic analysis perspective. PLoS ONE, 12(6), e0179390. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179390

GOTHWAL, R., SHASHIDHAR, T. (2015). Antibiotic pollution in the environment: a review. CLEAN - Soil, Air, Water, 43(4), 479–489. https://doi.org/10.1002/clen.201300989

GÓRNIAK, D., MARSZAŁEK, H., KWAŚNIAK-KOMINEK, M., RZEPA, G., MANECKI, M. (2017). Soil formation and initial microbiological activity on a foreland of an Arctic glacier (SW Svalbard). Applied Soil Ecology, 114, 34–44. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.02.017

GÓRNIAK, D., MARSZAŁEK, H., KWAŚNIAK-KOMINEK, M., RZEPA, G., MANECKI, M. (2017). Soil formation and initial microbiological activity on a foreland of an Arctic glacier (SW Svalbard). Applied Soil Ecology, 114, 34–44. . https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.02.017

GRAÇA, A. P., CALISTO, R., LAGE, O. M. (2016). Planctomycetes as novel source of bioactive molecules. Frontiers in Microbiology, 7, 1241. https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01241

GRECO, C., ANDERSEN, D. T., HAWES, I., BOWLES, A. M. C., YALLOP, M. L., BARKER, G., JUNGBLUT, A. D. (2020). Microbial diversity of pinnacle and conical microbial mats in the perennially ice-covered Lake Untersee, East Antarctica. Frontiers in Microbiology, 11, 607251. https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.607251

GREENING, C., BISWAS, A., CARERE, C. R., JACKSON, C. J., TAYLOR, M. C., STOTT, M. B., COOK, G. M., MORALES, S. E. (2016). Genomic and metagenomic surveys of hydrogenase distribution indicate H2 is a widely utilised energy source for microbial growth and survival. The ISME journal, 10(3), 761–777. https://doi.org/10.1038/ismej.2015.153

GRÜNKE, S., LICHTSCHLAG, A., DE BEER, D., FELDEN, J., SALMAN, V., RAMETTE, A., SCHULZ-VOGT, H. N., BOETIUS, A. (2012). Mats of psychrophilic thiotrophic bacteria associated with cold seeps of the Barents Sea. Biogeosciences, 9(8), 2947–2960. https://doi.org/10.5194/bg-9-2947-2012

GRZESIAK, J., GÓRNIAK, D., ŚWIĄTECKI, A., ALEKSANDRZAK-PIEKARCZYK, T., SZATRAJ, K., ZDANOWSKI, M. K. (2015). Microbial community development on the surface of Hans and Werenskiold Glaciers (Svalbard, Arctic): a comparison. Extremophiles, 19(5), 885–897. https://doi.org/10.1007/s00792-015-0764-z

GRZESIAK, J., WOLTYŃSKA, A., ZDANOWSKI, M.K., GÓRNIAK, D., ŚWIĄTECKI, A., OLECH, M. A., ALEKSANDRZAK-PIEKARCZYK, T. (2021). Metabolic fingerprinting of the Antarctic cyanolichen Leptogium puberulum–associated bacterial community (Western Shore of Admiralty Bay, King George Island, Maritime Antarctica). Microbial Ecology, 82, 818–829. https://doi.org/10.1007/s00248-021-01701-2

GRZESIAK, J., ZDANOWSKI, M. K., GÓRNIAK, D., ŚWIĄTECKI, A., ALEKSANDRZAK-PIEKARCZYK, T., SZATRAJ, K., SASIN-KUROWSKA, J., NIECKARZ, M. (2015). Microbial community changes along the Ecology Glacier ablation zone (King George Island, Antarctica). Polar Biology, 38(12), 2069–2083. https://doi.org/10.1007/s00300-015-1767-z

GRZESIAK, J., ŻMUDA-BARANOWSKA M., BORSUK, P., ZDANOWSKI, M. (2009). Microbial community at the front of Ecology Glacier (King George Island, Antarctica): Initial observations. Polish Polar Research, 30(1), 37–47.

GUERRERO, R., PIQUERAS, M., BERLANG, M. (2002). Microbial mats and the search for minimal ecosystems. International Microbiology, 5(4), 177–188. https://doi.org/10.1007/s10123-002-0094-8

HAGGERTY, J. M., DINSDALE, E. A. (2017). Distinct biogeographical patterns of marine bacterial taxonomy and functional genes. Global Ecology and Biogeography, 26, 177-190. https://doi.org/10.1111/geb.12528

HALICI, M. G., GÜLLÜ, M., KAHRAMAN YIĞIT, M., BARTÁK, M. (2022). Three new records of lichenised fungi for Antarctica. Polar Record, 58, e22. https://doi.org/10.1017/S0032247422000195

HAMEDO, H. A. (2016). Identification of Bacillus Thuringiensis isolated from different sources by Biolog GEN III system and scanning electron microscopy. Catrina, 15(1), 51–57.

HAMID, B., BASHIR, Z., YATOO, A. M., MOHIDDIN, F., MAJEED, N., BANSAL, M., POCZAI, P., ALMALKI, W. H., SAYYED, R. Z., SHATI, A. A., ALFAIFI, M. Y. (2022). Cold-active enzymes and their potential industrial applications—a review. Molecules, 27(18), 5885. https://doi.org/10.3390/molecules27185885

HARPER, D., PARRACHO, H., WALKER, J., SHARP, R., HUGHES, G., WERTHÉN, M., LEHMAN, S., MORALES, S. (2014). Bacteriophages and biofilms. Antibiotics, 3(3), 270–284. https://doi.org/10.3390/antibiotics3030270

HARTMANN, D. L. (2022). The Antarctic ozone hole and the pattern effect on climate sensitivity. Earth, Atmospheric, and Planetary Sciences, 119(35), e2207889119. https://doi.org/10.1073/pnas.2207889119

HAUSMANN, B., PELIKAN, C., HERBOLD, C. W., KÖSTLBACHER, S., ALBERTSEN, M., EICHORST, S. A., GLAVINA DEL RIO, T., HUEMER, M., NIELSEN, P. H., RATTEI, T., STINGL, U., TRINGE, S. G., TROJAN, D., WENTRUP, C., WOEBKEN, D., PESTER, M., LOY, A. (2018). Peatland Acidobacteria with a dissimilatory sulfur metabolism. The ISME journal, 12(7), 1729–1742. https://doi.org/10.1038/s41396-018-0077-1

HAYASHI, S., ITOH, K., SUYAMA, K. (2011). Growth of the cyanobacterium Synechococcus leopoliensis CCAP1405/1 on agar media in the presence of heterotrophic bacteria. Microbes and Environments, 26(2), 120–127. https://doi.org/10.1264/jsme2.ME10193

HE, S., STEVENS, S. L. R., CHAN, L.-K., BERTILSSON, S., GLAVINA DEL RIO, T., TRINGE, S. G., MALMSTROM, R. R., MCMAHON, K. D. (2017). Ecophysiology of freshwater Verrucomicrobia inferred from metagenome-assembled genomes. mSphere, 2(5). https://doi.org/10.1128/mSphere.00277-17

HERNÁNDEZ, J., GONZÁLEZ-ACUÑA, D. (2016). Anthropogenic antibiotic resistance genes mobilization to the polar regions. Infection Ecology Epidemiology, 6(1), 32112. https://doi.org/10.3402/iee.v6.32112

HIGUERA-LLANTÉN, S., VÁSQUEZ-PONCE, F., NÚÑEZ-GALLEGOS, M., PAVLOV, M. S., MARSHALL, S., OLIVARES-PACHECO, J. (2018). Phenotypic and genotypic characterization of a novel multi-antibiotic-resistant, alginate hyperproducing strain of Pseudomonas mandelii isolated in Antarctica. Polar Biology, 41(3), 469–480. https://doi.org/10.1007/s00300-017-2206-0

HUANG, C., CHU, X., HUI, W., XIE, C., XU, X. (2023). Study on extraction and characterization of new antibiotics violacein from engineered Escherichia coli VioABCDE-SD. Biotechnology and Applied Biochemistry. https://doi.org/10.1002/bab.2454

HUGHES, K. A., PERTIERRA, L. R., MOLINA-MONTENEGRO, M. A., CONVEY, P. (2015). Biological invasions in terrestrial Antarctica: what is the current status and can we respond?

Biodiversity and Conservation, 24(5), 1031–1055. https://doi.org/10.1007/s10531-015-0896-6

HUTCHINGS, M. I., TRUMAN, A. W., WILKINSON, B. (2019). Antibiotics: past, present and future. Current Opinion in Microbiology, 51, 72–80. https://doi.org/10.1016/j.mib.2019.10.008

HWENGWERE, K., PARAMEL NAIR, H., HUGHES, K. A., PECK, L. S., CLARK, M. S., WALKER, C. A. (2022). Antimicrobial resistance in Antarctica: is it still a pristine environment? Microbiome, 10(1), 71. https://doi.org/10.1186/s40168-022-01250-x

ISAJI, Y., KAWAHATA, H., OGAWA, N. O., KURODA, J., YOSHIMURA, T., JIMÉNEZ-ESPEJO, F. J., MAKABE, A., SHIBUYA, T., LUGLI, S., SANTULLI, A., MANZI, V., ROVERI, M., OHKOUCHI, N. (2019). Efficient recycling of nutrients in modern and past hypersaline environments. Scientific Reports, 9(1), 3718. https://doi.org/10.1038/s41598-019-40174-9

ISLAM, W., NOMAN, A., NAVEED, H., HUANG, Z., CHEN, H. Y. H. (2020). Role of environmental factors in shaping the soil microbiome. Environmental Science and Pollution Research, 27(33), 41225-41247. https://doi.org/10.1007/s11356-020-10471-2

IVSHINA , I. B., KUYUKINA, M. S., KRIVORUCHKO, A. V., TYUMINA, E. A. (2021) Responses to ecopollutants and pathogenization risks of saprotrophic Rhodococcus species. Pathogens, 10(8), 974. https://doi.org/10.3390/pathogens10080974

JARA, D., BELLO-TOLEDO, H., DOMÍNGUEZ, M., CIGARROA, C., FERNÁNDEZ, P., VERGARA, L., QUEZADA-AGUILUZ, M., OPAZO-CAPURRO, A., LIMA, C. A., GONZÁLEZ-ROCHA, G. (2020). Antibiotic resistance in bacterial isolates from freshwater samples in Fildes Peninsula, King George Island, Antarctica. Scientific Reports, 10(1), 3145. https://doi.org/10.1038/s41598-020-60035-0

JOHNSEN, K., ENGER, Ø., JACOBSEN, C. S., THIRUP, L., TORSVIK, V. (1999). Quantitative selective PCR of 16S ribosomal DNA correlates well with selective agar plating in describing population dynamics of indigenous Pseudomonas spp. in soil hot spots. Applied and Environmental Microbiology, 65(4), 1786–1788. https://doi.org/10.1128/AEM.65.4.1786-1788.1999

JOSEPH, S. J., HUGENHOLTZ, P., SANGWAN, P., OSBORNE, C. A., JANSSEN, P. H. (2003). Laboratory cultivation of widespread and previously uncultured soil bacteria. Applied and environmental microbiology, 69(12), 7210–7215. https://doi.org/10.1128/AEM.69.12.7210-7215.2003

JUN, S.-R., WASSENAAR, T. M., NOOKAEW, I., HAUSER, L., WANCHAI, V., LAND, M., TIMM, C. M., LU, T.-Y. S., SCHADT, C. W., DOKTYCZ, M. J., PELLETIER, D. A., USSERY, D. W. (2016). Diversity of Pseudomonas genomes, including populus-associated isolates, as revealed by comparative genome analysis. Applied and Environmental Microbiology, 82(1), 375–383. https://doi.org/10.1128/AEM.02612-15

JUNGBLUT, A. D., HAWES, I., MACKEY, T. J., KRUSOR, M., DORAN, P. T., SUMNER, D. Y., EISEN, J. A., HILLMAN, C., GORONCY, A. K. (2016). Microbial mat communities along an oxygen gradient in a perennially ice-covered antarctic lake. Applied and Environmental Microbiology, 82(2), 620–630. https://doi.org/10.1128/AEM.02699-15

KALAM, S., BASU, A., AHMAD, I., SAYYED, R. Z., EL-ENSHASY, H. A., DAILIN, D. J., SURIANI, N. L. (2020). Recent understanding of soil Acidobacteria and their ecological significance: a critical review. Frontiers in microbiology, 11, 580024. https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.580024

KAN, G. F., SHI, C. J., WANG, M. C., & WANG, M. (2011). Screening of Antarctic antagonism against Vibro anguillarum and preliminary research of the antibacterial substances.

Advanced Materials Research, 347–353, 635–638. https://doi.org/10.4028/www.scientific.net/AMR.347-353.635

KANG, S., HAN, S. R., OH, T. J., PARK, H. (2016). Complete genome sequence of thiosulfate-oxidizing Bosea sp. strain PAMC26642 isolated from an Arctic lichen. Journal of Biotechnology, 223, 38-39. https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2016.02.033

KANT, R., VAN PASSEL, M. W. J., PALVA, A., LUCAS, S., LAPIDUS, A., GLAVINA DEL RIO, T., DALIN, E., TICE, H., BRUCE, D., GOODWIN, L., PITLUCK, S., LARIMER, F. W., LAND, M. L., HAUSER, L., SANGWAN, P., DE VOS, W. M., JANSSEN, P. H., SMIDT, H. (2011). Genome sequence of Chthoniobacter flavus Ellin428, an aerobic heterotrophic soil bacterium. Journal of Bacteriology, 193(11), 2902–2903. https://doi.org/10.1128/JB.00295-11

KANTOR, R. S., WRIGHTON, K. C., HANDLEY, K. M., SHARON, I., HUG, L. A., CASTELLE, C. J., THOMAS, B. C., BANFIELD, J. F. (2013). Small genomes and sparse metabolisms of sediment-associated bacteria from four candidate phyla. mBio, 4(5), e00708-13. https://doi.org/10.1128/mBio.00708-13

KARAGULYAN, M., GOEBEL, M.-O., DIEHL, D., ABU QUBA, A. A., KÄSTNER, M., BACHMANN, J., WICK, L. Y., SCHAUMANN, G. E., MILTNER, A. (2022). Water stress-driven changes in bacterial cell surface properties. Applied and Environmental Microbiology, 88(21). https://doi.org/10.1128/aem.00732-22

KAWAHARA, H., IWANAKA, Y., HIGA, S., MURYOI, N., SATO, M., HONDA, M., OMURA, H., OBATA, H. (2007). A novel, intracellular antifreeze protein in an antarctic bacterium, Flavobacterium xanthum. Cryo Letters, 28(1), 39-49.

KEJNA, M. (2003). Trends of air temperature of the Antarctic during the period 1958-2000. Polish Polar Research, 24(2), 99–126.

KEJNA, M. (2008). Topoclimatic conditions in the vicinity of the Arctiowski Station (King George Island, Antarctica) during the summer season of 2006/2007. Polish polar research, 29(2), 95–116.

KEJNA, M., ARAŹNY, A., & SOBOTA, I. (2013). Climatic change on King George Island in the years 1948-2011. Polish Polar Research, 34, 213–235.

KICHEMAZOVA, N. V., BUKHAROVA, E. N., SELIVANOV, N. Y., BUKHAROVA, I. A., KARPUNINA, L. V. (2017). Preparation, properties and potential applications of exopolysaccharides from bacteria of the genera Xanthobacter and Ancylobater. Applied Biochemistry and Microbiology, 53, 325–330. https://doi.org/10.1134/S0003683817030073

KIELAK, A., RODRIGUES, J. L. M., KURAMAE, E. E., CHAIN, P. S. G., VAN VEEN, J. A., KOWALCHUK, G. A. (2010). Phylogenetic and metagenomic analysis of Verrucomicrobia in former agricultural grassland soil. FEMS Microbiology Ecology, 71(1), 23–33. https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2009.00785.x

KIM, M., CHO, A., LIM, H. S., HONG, S. G., KIM, J. H., LEE, J., CHOI, T., AHN, T. S., KIM, O.-S. (2015). Highly heterogeneous soil bacterial communities around Terra Nova Bay of Northern Victoria Land, Antarctica. PLoS ONE, 10(3), e0119966. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119966

KIRCHMAN, D. L. (2002). The ecology of Cytophaga-Flavobacteria in aquatic environments. FEMS Microbiology Ecology, 39(2), 91–100. https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2002.tb00910.x.

KLINE, K. A., FÄLKER, S., DAHLBERG, S., NORMARK, S., HENRIQUES-NORMARK, B. (2009). Bacterial adhesins in host-microbe interactions. Cell Host Microbe, 5(6), 580–592. https://doi.org/10.1016/j.chom.2009.05.011

KNAP, W. H., OERLEMANS, J., & CABÉE, M. (1996). Climate sensitivity of the ice cap of King George Island, South Shetland Islands, Antarctica. Annals of Glaciology, 23, 154–159. https://doi.org/10.3189/S0260305500013380

KOBLÍŽEK, M., DACHEV, M., BÍNA, D., NUPUR, PIWOSZ, K., KAFTAN, D. (2020). Utilization of light energy in phototrophic Gemmatimonadetes. Journal of Photochemistry & Photobiology, B: Biology, 213, 112085. https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2020.112085

KOO, H., HAKIM, J. A., MORROW, C. D., EIPERS, P. G., DAVILA, A., ANDERSEN, D. T., BEJ, A. K. (2017). Comparison of two bioinformatics tools used to characterize the microbial diversity and predictive functional attributes of microbial mats from Lake Obersee, Antarctica. Journal of Microbiological Methods, 140, 15–22. https://doi.org/10.1016/j.mimet.2017.06.017

KOO, H., MOJIB, N., HAKIM, J. A., HAWES, I., TANABE, Y., ANDERSEN, D. T., BEJ, A. K. (2017). Microbial communities and their predicted metabolic functions in growth laminae of a unique large conical mat from Lake Untersee, East Antarctica. Frontiers in Microbiology, 8. https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01347

KOTAK, M., ISANAPONG, J., GOODWIN, L., BRUCE, D., CHEN, A., HAN, C. S., HUNTEMANN, M., IVANOVA, N., LAND, M. L., NOLAN, M., PATI, A., WOYKE, T., RODRIGUES, J. L. M. (2015). Complete genome sequence of the Opitutaceae bacterium strain TAV5, a potential facultative methylotroph of the wood-feeding termite Reticulitermes flavipes. Genome Announcements, 3(2). https://doi.org/10.1128/genomeA.00060-15.

KRAEMER, S. A., RAMACHANDRAN, A., PERRON, G. G. (2019). Antibiotic pollution in the environment: from microbial ecology to public policy. Microorganisms, 7(6), 180. https://doi.org/10.3390/microorganisms7060180

KRAUZE, P., WAGNER, D., YANG, S., SPINOLA, D., & KÜHN, P. (2021). Influence of prokaryotic microorganisms on initial soil formation along a glacier forefield on King George Island, maritime Antarctica. Scientific Reports, 11(1), 13135. https://doi.org/10.1038/s41598-021-92205-z

KRUCON, T., DZIEWIT, Ł., DREWNIAK Ł. (2021). Insight into ecology, metabolic potential, and the taxonomic composition of bacterial communities in the periodic water pond on King George Island (Antarctica). Frontiers in Microbiology, 12, 708607. https://doi.org/1-.3389/fmicb.2021.708607

KWON, M. J., JUNG, J. Y., TRIPATHI, B. M., GÖCKEDE, M., LEE, Y. K., KIM, M. (2019). Dynamics of microbial communities and CO_2 and CH_4 fluxes in the tundra ecosystems of the changing Arctic. Journal of Microbiology, 57(5), 325–336. https://doi.org/10.1007/s12275-019-8661-2

LAGANÀ, P., CARUSO, G., CORSI, I., BERGAMI, E., VENUTI, V., MAJOLINO, D., LA FERLA, R., AZZARO, M., CAPPELLO, S. (2019). Do plastics serve as a possible vector for the spread of antibiotic resistance? First insights from bacteria associated to a polystyrene piece from King George Island (Antarctica). International Journal of Hygiene and Environmental Health, 222(1), 89–100. https://doi.org/10.1016/j.ijheh.2018.08.009

LAMBRECHTS, S., WILLEMS, A., TAHON, G. (2019). Uncovering the uncultivated majority in antarctic soils: toward a synergistic approach. Frontiers in Microbiology, 10. https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00242

LAMILLA, C., PAVEZ, M., SANTOS, A., HERMOSILLA, A., LLANQUINAO, V., BARRIENTOS, L. (2017). Bioprospecting for extracellular enzymes from culturable Actinobacteria from the South Shetland Islands, Antarctica. Polar Biology, 40(3), 719–726. https://doi.org/10.1007/s00300-016-1977-z

LANUSSE, L., SÁNCHEZ, J., NEGRETE, J., LIZARRALDE, M., POLJAK, S. (2022). Elephant seals (Mirounga leonina) at Potter Peninsula, King George Island, Antarctica: genetic variation of the breeding colony and gene flow with other colonies. Polar Biology, 45(3), 395–403. https://doi.org/10.1007/s00300-021-02996-0

LARSSON, D. G. J., FLACH, C.-F. (2022). Antibiotic resistance in the environment. Nature Reviews Microbiology, 20(5), 257–269. https://doi.org/10.1038/s41579-021-00649-x

LEE, C. K., DE ANDA, J., BAKER, A. E., BENNETT, R. R., LUO, Y., LEE, E. Y., KEEFE, J. A., HELALI, J. S., MA, J., ZHAO, K., GOLESTANIAN, R., O'TOOLE, G. A., WONG, G. C. L. (2018). Multigenerational memory and adaptive adhesion in early bacterial biofilm communities. Proceedings of the National Academy of Sciences, 115(17), 4471–4476. https://doi.org/10.1073/pnas.1720071115

LEPANE, V., KÜNNIS-BERES, K., KAUP, E., SHARMA, B. (2018). Dissolved organic matter, nutrients, and bacteria in Antarctic soil core from Schirmacher Oasis. Journal of Soils and Sediments, 18, 2715–2726. https://doi.org/10.1007/s11368-018-1913-7

LIU, J., KONG, W., XIA, P., ZHU, C., LI, X. (2021). Prokaryotic community succession in bulk and rhizosphere soils along a high-elevation glacier retreat chronosequence on the Tibetan Plateau. Frontiers in Microbiology, 12: 736407. https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.736407

LO GIUDICE, A., BRUNI, V., MICHAUD, L. (2007) Characterization of Antarctic psychrotrophic bacteria with antibacterial activities against terrestrial microorganisms. Journal of Basic Microbiology, 47(6), 496-505. https://doi.org/10.1002/jobm.200700227

LONG, R. A., EVEILLARD, D., FRANCO, S. L. M., REEVES, E., PINCKNEY, J. L. (2013). Antagonistic interactions between heterotrophic bacteria as a potential regulator of community structure of hypersaline microbial mats. FEMS Microbiology Ecology, 83(1), 74–81. https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01457.x

LOPERENA, L., SORIA, V., VARELA, H., LUPO, S., BERGALLI, A., GUIGOU, M., PELLEGRINO, A., BERNARDO, A., CALVIÑO, A., RIVAS, F., BATISTA, S. (2012). Extracellular enzymes produced by microorganisms isolated from maritime Antarctica. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 28(5), 2249–2256. https://doi.org/10.1007/s11274-012-1032-3

LORV, J. S. H., ROSE, D. R., GLICK, B. R. (2014). Bacterial ice crystal controlling proteins. Scientifica, 2014, 1–20. https://doi.org/10.1155/2014/976895

LYSAK, V., MAKSIMOVA, I. A., NIKITIN, D. A., IVANOVA, A. E., KUDINOVA, A. G., SOINA, V. S., MARFENINA, O. E. (2018). Soil microbial communities of Eastern Antarctica. Moscow University Biological Sciences Bulletin, 73(3), 104–112. https://doi.org/10.3103/S0096392518030124

MÄNNISTÖ, M. K., HÄGGBLOM, M. M. (2006). Characterization of psychrotolerant heterotrophic bacteria from Finnish Lapland. Systematic and Applied Microbiology, 29(3), 229–243. https://doi.org/10.1016/j.syapm.2005.09.001

MARCOLETA, A. E., ARROS, P., VARAS, M. A., COSTA, J., ROJAS-SALGADO, J., BERRÍOS-PASTÉN, C., TAPIA-FUENTES, S., SILVA, D., FIERRO, J., CANALES, N., CHÁVEZ, F. P., GAETE, A., GONZÁLEZ, M., ALLENDE, M. L., LAGOS, R. (2022). The highly diverse Antarctic Peninsula soil microbiota as a source of novel resistance genes. Science of The Total Environment, 810, 152003. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.152003

MARGESIN, R., MITEVA, V. (2011). Diversity and ecology of psychrophilic microorganisms. Research in Microbiology, 162(3), 346–361. https://doi.org/10.1016/j.resmic.2010.12.004

MARIZCURRENA, J. J., MOREL, M. A., BRAÑA, V., MORELES, D., MARTINEZ-LÓPEZ, W., CASTRO-SOWINSKI, S. (2017). Searching for novel photolyases in UVC-resistant Antarctic bacteria. Extremophiles, 21, 409–418. https://doi.org/10.1007/s00792-016-0914-y

MARIZCURRENA, J., MOREL, M. A., BRAÑA, V., MORALES, D., MARTINEZ-LÓPEZ, W., CASTRO-SOWINSKI, S. (2017). Searching for novel photolyases in UVC-resistant Antarctic bacteria. Extremophiles, 21(2), 409-418. https://doi.org/10.1007/s00792-016-0914-y

MATALLANA-SURGET, S., JOUX, F., RAFTERY, M. J., CAVICCHIOLI, R. (2009). The response of the marine bacterium Sphingopyxis alaskensis to solar radiation assessed by quantitative proteomics. Environmental Microbiology, 11(10), 2660-75. https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2009.01992.x

MIECZAN, T., TARKOWSKA-KUKURYK M. (2014). Ecology of moss dwelling ciliates from King George Island (Antarctic): the effect of environmental parameters. Polish Polar Research, 4, 609-625. https://doi.org/10.2478/popore-2014-0026

MILLÁN-AGUIÑAGA, N., SOLDATOU, S., BROZIO, S., MUNNOCH, J. T., HOWE, J., HOSKISSON, P. A., DUNCAN, K. R. (2019). Awakening ancient polar Actinobacteria: diversity, evolution and specialized metabolite potential. Microbiology, 165(11), 1169–1180. https://doi.org/10.1099/mic.0.000845

MIODUCHOWSKA, M., KAČAREVIĆ, U., MIAMIN, V., GIGINIAK, Y., PARNIKOZA, I., ROSZKOWSKA, M., KACZMAREK, Ł. (2021). Redescription of Antarctic eutardigrade Dastychius improvisus (Dastych, 1984) and some remarks on phylogenetic relationships within Isohypsibioidea. The European Zoological Journal, 88(1), 117–131. https://doi.org/10.1080/24750263.2020.1854877

MOJIB, N., FARHOOMAND, A., ANDERSEN, D. T., BEJ, A. K. (2013). UV and cold tolerance of a pigment-producing Antarctic Janthinobacterium sp. Ant5-2. Extremophiles, 17(3),367-378. https://doi.org/10.1007/s00792-013-0525-9

MOORHEAD, D., SCHMELING, J., HAWES, I. (2005). Modelling the contribution of benthic microbial mats to net primary production in Lake Hoare, McMurdo Dry Valleys. Antarctic Science, 17(1), 33–45. https://doi.org/10.1017/S0954102005002403

MOROZOVA, O. V., ANDREEVA, I. S., ZHIRAKOVSKIY, V. Y., PECHURKINA, N. I., PUCHKOVA, L. I., SARANINA, I. V., EMELYANOVA, E. K., KAMYNINA, T. P. (2022). Antibiotic resistance and cold-adaptive enzymes of antarctic culturable bacteria from King George Island. Polar Science, 31, 100756. https://doi.org/10.1016/j.polar.2021.100756

MULLIS, M. M., RAMBO, I. M., BAKER, B. J., REESE, B. K. (2019). Diversity, ecology, and prevalence of antimicrobials in nature. Frontiers in Microbiology, 10: 2518. https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02518

MUÑOZ, P. A., MÁRQUEZ, S. L., GONZÁLEZ-NILO, F. D., MÁRQUEZ-MIRANDA, V., BLAMEY, J. M. (2017). Structure and application of antifreeze proteins from Antarctic bacteria. Microbial Cell Factories, 16: 138. https://doi.org/10.1186/s12934-017-0737-2

MUÑOZ-BOUCHARD, I., TREMBLAY, J., ALTSHULER, I., GREER, C. W., WHYTE, L. G. (2018). Comparative transcriptomics of cold growth and adaptive features of a eury- and steno-psychrophile. Frontiers in Microbiology, 9: 1565. https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01565

NAKAI, R., SHIBUYA, E., JUSTEL, A., RICO, E., QUESADA, A., KOBAYASHI, F., IWASAKA, Y., SHI, G.-Y., AMANO, Y., IWATSUKI, T., NAGANUMA, T. (2013). Phylogeographic analysis of filterable bacteria with special reference to Rhizobiales strains that occur in cryospheric habitats. Antarctic Science, 25(2), 219–228. https://doi.org/10.1017/S0954102012000831

NĘDZAREK, A., POCIECHA, A. (2010). Limnological characterization of freshwater systems of the Thomas Point Oasis (Admiralty Bay, King George Island, West Antarctica). Polar Science, 4(3), 457–467. https://doi.org/10.1016/j.polar.2010.05.008

NIXON, S. L., DALY, R. A., BORTON, M. A., SOLDEN, L. M., WELCH, S. A., COLE, D. R., MOUSER, P. J., WILKINS, M. J., WRIGHTON, K. C. (2019). Genome-resolved metagenomics extends the environmental distribution of the Verrucomicrobia phylum to the deep terrestrial subsurface. mSphere, 4(6), e00613-19. https://doi.org/10.1128/mSphere.00613-19

NKEM, J. N., VIRGINIA, R. A., BARRETT, J. E., WALL, D. H., LI, G. (2006). Salt tolerance and survival thresholds for two species of Antarctic soil nematodes. Polar Biology, 29(8), 643–651. https://doi.org/10.1007/s00300-005-0101-6

NUCCIO, E. E., ANDERSON-FURGESON, J., ESTERA, K. Y., PETT-RIDGE, J., DE VALPINE, P., BRODIE, E. L., FIRESTONE, M. K. (2016). Climate and edaphic controllers influence rhizosphere community assembly for a wild annual grass. Ecology, 97(5), 1307–1318. https://doi.org/10.1890/15-0882.1.

NUCCIO, S.-P., BÄUMLER, A. J. (2007). Evolution of the Chaperone/Usher assembly pathway: fimbrial classification goes Greek. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 71(4), 551–575. https://doi.org/10.1128/MMBR.00014-07

NÚÑEZ-MONTERO, K., BARRIENTOS, L. (2018). Advances in Antarctic research for antimicrobial discovery: a comprehensive narrative review of bacteria from Antarctic environments as potential sources of novel antibiotic compounds against human pathogens and microorganisms of industrial importance. Antibiotics, 7(4), 90. https://doi.org/10.3390/antibiotics7040090

O'BRIEN, A., SHARP, R., RUSSELL, N. J., & ROLLER, S. (2004). Antarctic bacteria inhibit growth of food-borne microorganisms at low temperatures. FEMS Microbiology Ecology, 48(2), 157–167. https://doi.org/10.1016/j.femsec.2004.01.001

O'TOOLE, G. A. (2011). Microtiter dish biofilm formation assay. Journal of Visualized Experiments, 47, e2437. https://doi.org/10.3791/2437

OFEK, I., SHARON, N., ABRAHAM, S. N. (2006). Bacterial adhesion. W: DWORKIN, M., FALKOW, S., ROSENBERG E., SCHLEIFER K.-H., STACKEBRANDT, E. (red.). The Prokaryotes Springer New York: 16–31. https://doi.org/10.1007/0-387-30742-7_2

ÓRDENES-AENISHANSLINS, N., ANZIANI-OSTUNI, G., VARGAS-REYES, M., ALARCÓN, J., TELLO, A., PÉREZ-DONOSO, J. M. (2016). Pigments from UV-resistant Antarctic bacteria as photosensitizers in dye sensitized solar cells. Journal of Photochemistry & Photobiology, B: Biology, 162, 707–714. https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2016.08.004

PAERL, H. W., PINCKNEY, J. L., STEPPE, T. F. (2000). Cyanobacterial-bacterial mat consortia: examining the functional unit of microbial survival and growth in extreme environments. Environmental Microbiology, 2(1), 11–26. https://doi.org/10.1046/j.1462-2920.2000.00071.x

PANASIUK, A., WAWRZYNEK-BOREJKO, J., MUSIAŁ, A., KORCZAK-ABSHIRE, M. (2020). Pygoscelis penguin diets on King George Island, South Shetland Islands, with a special focus on the krill Euphausia superba. Antarctic Science, 32(1), 21–28. https://doi.org/10.1017/S0954102019000543

PANDOURSKI, I., EVTIMOVA, V., KENDEROV, L. (2022). Sexually-manifested variations in pigmentation of Boeckella poppei (Copepoda, Calanoida) from Livingston Island (Maritime Antarctica). BioRisk, 17, 263–269. https://doi.org/10.3897/biorisk.17.75988

PARVEEN, B., MARY, I., VELLET, A., RAVET, V., DEBROAS, D. (2013). Temporal dynamics and phylogenetic diversity of free-living and particle-associated Verrucomicrobia communities

in relation to environmental variables in a mesotrophic lake. FEMS Microbiology Ecology, 83(1), 189–201. https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01469.x.

PATEL, J. B., GORWITZ, R. J., JERNIGAN, J. A. (2009). Mupirocin resistance. Clinical Infectious Diseases, 49(6), 935–941. https://doi.org/10.1086/605495

PAUN, V. I., LAVIN, P., CHIFIRIUC, M. C., PURCAREA, C. (2021). First report on antibiotic resistance and antimicrobial activity of bacterial isolates from 13,000-year old cave ice core. Scientific Reports, 11(1), 514. https://doi.org/10.1038/s41598-020-79754-5

PAVLOPOULOU, A., SAVVA, G. D., LOUKA, M., BAGOS, P. G., VORGIAS, C. E., MICHALOPOULOS, I., GEORGAKILAS, A. G. (2016). Unraveling the mechanisms of extreme radioresistance in prokaryotes: Lessons from nature. Mutation Research/Reviews in Mutation Research, 767, 92-107. https://doi.org/10.1016/j.mrrev.2015.10.001

PEARCE, D. A., BRIDGE, P. D., HUGHES, K. A., SATTLER, B., PSENNER, R., RUSSELL, N. J. (2009). Microorganisms in the atmosphere over Antarctica. FEMS Microbiology Ecology, 69(2), 143–157. https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2009.00706.x

PEARCE, D. A., NEWSHAM, K. K., THORNE, M. A. S., CALVO-BADO, L., KRSEK, M., LASKARIS, P., HODSON, A., WELLINGTON, E. M. (2012). Metagenomic analysis of a southern maritime antarctic soil. Frontiers in Microbiology, 3, 403. https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00403

PEETERS, K., VERLEYEN, E., HODGSON, D. A., CONVEY, P., ERTZ, D., VYVERMAN, W., WILLEMS, A. (2012). Heterotrophic bacterial diversity in aquatic microbial mat communities from Antarctica. Polar Biology, 35(4), 543–554. https://doi.org/10.1007/s00300-011-1100-4

PEREIRA, S., ZILLE, A., MICHELETTI, E., MORADAS-FERREIRA, P., DE PHILIPPIS, R., TAMAGNINI, P. (2009). Complexity of cyanobacterial exopolysaccharides: composition, structures, inducing factors and putative genes involved in their biosynthesis and assembly. FEMS Microbiology Reviews, 33(5), 917–941. https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2009.00183.x

PÉREZ-GUTIÉRREZ, R.-A., LÓPEZ-RAMÍREZ, V., ISLAS, Á., ALCARAZ, L. D., HERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, I., OLIVERA, B. C. L., SANTILLÁN, M., EGUIARTE, L. E., SOUZA, V., TRAVISANO, M., OLMEDO-ALVAREZ, G. (2013). Antagonism influences assembly of a Bacillus guild in a local community and is depicted as a food-chain network. The ISME Journal, 7(3), 487–497. https://doi.org/10.1038/ismej.2012.119

PERRON, G. G., WHYTE, L., TURNBAUGH, P. J., GOORDIAL, J., HANAGE, W. P., DANTAS, G., DESAI, M. M. (2015). Functional characterization of bacteria isolated from ancient Arctic soil exposes diverse resistance mechanisms to modern antibiotics. PLoS ONE, 10(3), e0069533. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0069533

PERSHINA, E. V., IVANOVA, E. A., ABAKUMOV, E. V., ANDRONOV, E. E. (2018). The impacts of deglaciation and human activity on the taxonomic structure of prokaryotic communities in Antarctic soils on King George Island. Antarctic Science, 30(5), 278–288. https://doi.org/10.1017/S095410201800024X

PESSI, I. S., LARA, Y., DURIEU, B., MAALOUF, P. DE C., VERLEYEN, E., WILMOTTE, A. (2018). Community structure and distribution of benthic cyanobacteria in Antarctic lacustrine microbial mats. FEMS microbiology ecology, 94(5), fiy042 https://doi.org/10.1093/femsec/fiy042

PESSI, I. S., OSORIO-FORERO, C., GÁLVEZ, E. J. C., SIMÕES, F. L., SIMÕES, J. C., JUNCA, H., MACEDO, A. J. (2015). Distinct composition signatures of archaeal and bacterial phylotypes in the Wanda Glacier forefield, Antarctic Peninsula. FEMS Microbiology Ecology, 91(1), 1–10. https://doi.org/10.1093/femsec/fiu005

PETERSON, S. B., BERTOLLI, S. K., MOUGOUS, J. D. (2020). The central role of interbacterial antagonism in bacterial life. Current Biology, 30(19), R1203–R1214. https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.06.103

POBLETE-MORALES, M., RABERT, C., OLEA, A. F., CARRASCO, H., CALDERÓN, R., CORSINI, G., SILVA-MORENO, E. (2020). Genome sequence of Pseudomonas sp. strain AN3A02, isolated from rhizosphere of Deschampsia antarctica Desv., with antagonism against Botrytis cinerea. Microbiology Resource Announcements, 9(21), e00320-20. https://doi.org/10.1128/MRA.00320-20

POHLNER, M., DLUGOSCH, L., WEMHEUER, B., MILLS, H., ENGELEN, B., REESE, B. K. (2019) The majority of active Rhodobacteraceae in marine sediments belong to uncultured genera: a molecular approach to link their distribution to environmental conditions. Frontiers in Microbiology, 10, 659. https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00659

PONIECKA, E. A., BAGSHAW, E. A., SASS, H., SEGAR, A., WEBSTER, G., WILLIAMSON, C., ANESIO, A. M., TRANTER, M. (2020) Physiological capabilities of cryoconite hole microorganisms. Frontiers in Microbiology, 11, 1783. https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01783

PRASAD, S., MANASA, P., BUDDHI, S., SINGH, S. M., SHIVAJI, S. (2011). Antagonistic interaction networks among bacteria from a cold soil environment. FEMS Microbiology Ecology, 78(2), 376–385. https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01171.x

PRIETO-BARAJAS, C. M., VALENCIA-CANTERO, E., SANTOYO, G. (2018). Microbial mat ecosystems: Structure types, functional diversity, and biotechnological application. Electronic Journal of Biotechnology, 31, 48–56. https://doi.org/10.1016/j.ejbt.2017.11.001

PULSCHEN, A. A., BENDIA, A. G., FRICKER, A. D., PELLIZARI, V. H., GALANTE, D., RODRIGUES, F. (2017). Isolation of uncultured bacteria from Antarctica using long incubation periods and low nutritional media. Frontiers in Microbiology, 8, 1346. https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01346

QUESADA, A., CAMACHO, A., ROCHERA, C., VELÁZQUEZ, D. (2009). Byers Peninsula: A reference site for coastal, terrestrial and limnetic ecosystem studies in maritime Antarctica. Polar Science, 3(3), 181–187. https://doi.org/10.1016/j.polar.2009.05.003

RABBIA, V., BELLO-TOLEDO, H., JIMÉNEZ, S., QUEZADA, M., DOMÍNGUEZ, M., VERGARA, L., GÓMEZ-FUENTES, C., CALISTO-ULLOA, N., GONZÁLEZ-ACUÑA, D., LÓPEZ, J., GONZÁLEZ-ROCHA, G. (2016). Antibiotic resistance in Escherichia coli strains isolated from Antarctic bird feces, water from inside a wastewater treatment plant, and seawater samples collected in the Antarctic Treaty area. Polar Science, 10(2), 123–131. https://doi.org/10.1016/j.polar.2016.04.002

RAMOS, V. M. C., CASTELO-BRANCO, R., LEÃO, P. N., MARTINS, J., CARVALHAL-GOMES, S., SOBRINHO DA SILVA, F., MENDONÇA FILHO, J. G., VASCONCELOS, V. M. (2017). Cyanobacterial diversity in microbial mats from the hypersaline lagoon system of Araruama, Brazil: an in-depth polyphasic study. Frontiers in Microbiology, 8: 1233. https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01233

RAYMOND, J. A., JANECH, M. G., MANGIAGALLI, M. (2020). Ice-binding proteins associated with an antarctic cyanobacterium, Nostoc sp. HG1. Applied and Environmental Microbiology, 87(2), e02499-20. https://doi.org/10.1128/AEM.02499-20

REGO, A., DE FÁTIMA CARVALHO, M., LEÃO, P., MAGALHÃES, C. (2022). Polar Actinobacteria: a source of biosynthetic diversity. W: RAI, R. V., BAI, J. A. (red.). Natural products from Actinomycetes. Springer Singapore: 71–89. https://doi.org/10.1007/978-981-16-6132-7_3

REID, I., SPARKS, W., LUBOW, S., MCGRATH, M., LIVIO, M., VALENTI, J., SOWERS, K. R., SHUKLA, H. D., MACAULEY, S., MILLER, T., SUVANASUTHI, R., BELAS, R., COLMAN, A., ROBB, F. T., DASSARMA, P., MULLER, J. A., COKER, J. A., CAVICCHIOLI, R., CHEN, F., DASSARMA, S. (2006). Terrestrial models for extraterrestrial life: Methanogens and halophiles at Martian temperatures. International Journal of Astrobiology, 5(2), 89-97. https://doi.org/10.1017/S1473550406002916

RENNER, L. D., WEIBEL, D. B. (2011). Physicochemical regulation of biofilm formation. MRS Bulletin, 36(5), 347–355. https://doi.org/10.1557/mrs.2011.65

RIZZO, C., LO GIUDICE, A. (2020). The variety and inscrutability of polar environments as a resource of biotechnologically relevant molecules. Microorganisms, 8(9), 1422. https://doi.org/10.3390/microorganisms8091422

ROCHA, L. F., BOND, J. P., FAKHOURY, A. M. (2022). Wheat production alters soil microbial profiles and enhances beneficial microbes in double-cropping soybean. Frontiers in Agronomy, 3: 807112. https://doi.org/10.3389/fagro.2021.807112

ROCHERA, C., VILLAESCUSA, J. A., VELÁZQUEZ, D., FERNÁNDEZ-VALIENTE, E., QUESADA, A., CAMACHO, A. (2013). Vertical structure of bi-layered microbial mats from Byers Peninsula, Maritime Antarctica. Antarctic Science, 25(2), 270–276. https://doi.org/10.1017/S0954102012000983

ROJAS, J. L., MARTÍN, J., TORMO, J. R., VICENTE, F., BRUNATI, M., CICILIATO, I., LOSI, D., VAN TRAPPEN, S., MERGAERT, J., SWINGS, J., MARINELLI, F., GENILLOUD, O. (2009). Bacterial diversity from benthic mats of Antarctic lakes as a source of new bioactive metabolites. Marine Genomics, 2(1), 33–41. https://doi.org/10.1016/j.margen.2009.03.005

SABBE, K., HODGSON, D. A., VERLEYEN, E., TATON, A., WILMOTTE, A., VANHOUTTE, K., VYVERMAN, W. (2004). Salinity, depth and the structure and composition of microbial mats in continental Antarctic lakes. Freshwater Biology, 49(3), 296–319. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01186.x

SAJJAD, W., QADIR, S., AHMAD, M., RAFIQ, M., HASAN, F., TEHAN, R., MCPHAIL, K. L., SHAH, A. A. (2018). Ectoine: a compatible solute in radio-halophilic Stenotrophomonas sp. WMA-LM19 strain to prevent ultraviolet-induced protein damage. Journal of Applied Microbiology, 125(2):457-467. https://doi.org/10.1111/jam.13903

SANTOS, A., NÚÑEZ-MONTERO, K., LAMILLA, C., PAVEZ, M., QUEZADA-SOLÍS, D., & BARRIENTOS, L. (2020). Antifungal activity screening of antarctic actinobacteria against phytopathogenic fungi. Acta Biológica Colombiana, 25(2), 353–358. https://doi.org/10.15446/abc.v25n2.76405

SCHMITZ, R. A., PEETERS, S. H., VERSANTVOORT, W., PICONE, N., POL, A., JETTEN, M. S. M., OP DEN CAMP, H. J. M. (2021). Verrucomicrobial methanotrophs: ecophysiology of metabolically versatile acidophiles. FEMS Microbiology Reviews, 45(5), fuab007. https://doi.org/10.1093/femsre/fuab007

SEILER, C., VAN VELZEN, E., NEU, T. R., GAEDKE, U., BERENDONK, T. U., WEITERE, M. (2017). Grazing resistance of bacterial biofilms: a matter of predators' feeding trait. FEMS Microbiology Ecology, 93(9), fix112. https://doi.org/10.1093/femsec/fix112

SEO, J. H., KANG, I., YANG, S. J., CHO, J. C. (2017). Characterization of spatial distribution of the bacterial community in the South Sea of Korea. PLoS One, 12(3), e0174159. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174159

SEVERIN, I., STAL, L. J. (2010). Diazotrophic microbial mats. W: SECKBACH, J., OREN, A. (red.). Microbial mats. Springer Dordrecht: 321–339. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3799-2_17

SGRO, G. G., OKA, G. U., SOUZA, D. P., CENENS, W., BAYER-SANTOS, E., MATSUYAMA, B. Y., BUENO, N. F., DOS SANTOS, T. R., ALVAREZ-MARTINEZ, C. E., SALINAS, R. K., FARAH, C. S. (2019). Bacteria-killing type IV secretion systems. Frontiers in Microbiology, 10: 1078.. https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01078

SHEN, H., NIU, Y., XIE, P., TAO, M., YANG, X. (2011). Morphological and physiological changes in Microcystis aeruginosa as a result of interactions with heterotrophic bacteria. Freshwater Biology, 56(6), 1065–1080. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02551.x

SIDDIQUI, K. S., WILLIAMS, T. J., WILKINS, D., YAU, S., ALLEN, M. A., BROWN, M. V., LAURO, F. M., CAVICCHIOLI, R. (2013). Psychrophiles. Annual Review of Earth and Planetary Sciences, 41(1), 87–115. https://doi.org/10.1146/annurev-earth-040610-133514

SIGLER, W. V, CRIVII, S., ZEYER, J. (2002). Bacterial succession in glacial forefield soils characterized by community structure, activity and opportunistic growth dynamics. Microbial Ecology, 44(4), 306–316. https://doi.org/10.1007/s00248-002-2025-9

SIGLER, W., ZEYER, J. (2004). Colony-forming analysis of bacterial community succession in deglaciated soils indicates pioneer stress-tolerant opportunists. Microbial Ecology, 48, 316–323 https://doi.org/10.1007/s00248-003-0189-6

SIMÕES, J. C., BREMER, U. F., AQUINO, F. E., & FERRON, F. A. (1999). Morphology and variations of glacial drainage basins in the King George Island ice field, Antarctica. Annals of Glaciology, 29, 220–224. https://doi.org/10.3189/172756499781821085

SKÁCELOVÁ, K., BARTÁK, M. (2014). Gradient of algal and cyanobacterial assemblages in a temporary lake with melting water at Solorina Valley, James Ross Island, Antarctica. Czech Polar Reports, 4(2), 185–192. https://doi.org/10.5817/CPR2014-2-19

SLATTERY, M., LESSER, M. P. (2017). Allelopathy-mediated competition in microbial mats from Antarctic lakes. FEMS Microbiology Ecology, 93(5), fix019. https://doi.org/10.1093/femsec/fix019

SOBOTA, I., KEJNA, M., & ARAŹNY, A. (2015). Short-term mass changes and retreat of the Ecology and Sphinx glacier system, King George Island, Antarctic Peninsula. Antarctic Science, 27(5), 500–510. https://doi.org/10.1017/S0954102015000188

SOHM, J. A., NIEDERBERGER, T. D., PARKER, A. E., TIRINDELLI, J., GUNDERSON, T., CARY, S. C., CAPONE, D. G., CARPENTER, E. J. (2020). Microbial mats of the McMurdo Dry Valleys, Antarctica: oases of biological activity in a very cold desert. Frontiers in Microbiology, 11, 537960.. https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.537960

SOLANKI, M. K., WANG, Z., WANG, F.-Y., LI, C.-N., GUPTA, C. L., SINGH, R. K., MALVIYA, M. K., SINGH, P., YANG, L.-T., LI, Y.-R. (2020). Assessment of diazotrophic Proteobacteria in sugarcane rhizosphere when intercropped with legumes (peanut and soybean) in the field. Frontiers in microbiology, 11, 1814. https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01814

SOLÉ, A., DIESTRA, E., ESTEVE, I. (2009). Confocal laser scanning microscopy image analysis for cyanobacterial biomass determined at microscale level in different microbial mats. Microbial Ecology, 57(4), 649–656. https://doi.org/10.1007/s00248-008-9463-y

SOTO, G. E., HULTGREN, S. J. (1999). Bacterial adhesins: common themes and variations in architecture and assembly. Journal of Bacteriology, 181(4), 1059–1071. https://doi.org/10.1128/JB.181.4.1059-1071.1999

STACKEBRANDT, E. (2014). The Family Acidimicrobiaceae. W: ROSENBERG, E., DELONG, E. F., LORY, S., STACKEBRANDT, E., THOMPSON, F. (red.). The Prokaryotes. Springer Berlin Heidelberg: 5–12. https://doi.org/10.1007/978-3-642-30138-4_198

STAL, L. J., BOLHUIS, H., CRETOIU, M. S. (2019). Phototrophic marine benthic microbiomes: the ecophysiology of these biological entities. Environmental Microbiology, 21(5), 1529–1551. https://doi.org/10.1111/1462-2920.14494

STANISH, L. F., O'NEILL, S. P., GONZALEZ, A., LEGG, T. M., KNELMAN, J., MCKNIGHT, D. M., SPAULDING, S., NEMERGUT, D. R. (2013). Bacteria and diatom co-occurrence patterns in microbial mats from polar desert streams. Environmental Microbiology, 15(4), 1115–1131. https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2012.02872.x

STANTON, I. C., BETHEL, A., LEONARD, A. F. C., GAZE, W. H., GARSIDE, R. (2022). Existing evidence on antibiotic resistance exposure and transmission to humans from the environment: a systematic map. Environmental Evidence, 11(1), 8. https://doi.org/10.1186/s13750-022-00262-2

STEIG, E. J., SCHNEIDER, D. P., RUTHERFORD, S. D., MANN, M. E., COMISO, J. C., & SHINDELL, D. T. (2009). Warming of the Antarctic ice-sheet surface since the 1957 International Geophysical Year. Nature, 457(7228), 459–462. https://doi.org/10.1038/nature07669

SU, W., ZHOU, Z., JIANG, F., CHANG, X., LIU, Y., WANG, S., KAN, W., XIAO, M., SHAO, M., PENG, F., FANG, C. (2013). Iodobacter limnosediminis sp. nov., isolated from Arctic lake sediment. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 63(Pt 4), 1464–1470. https://doi.org/10.1099/ijs.0.039982-0

SUBRAMANIAN, S., SMITH, D. L. (2015). Bacteriocins from the rhizosphere microbiome – from an agriculture perspective. Frontiers in Plant Science, 6, 909. https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00909

SWEETLOVE, M., GAN, Y. M., MURRAY, A., VAN DE PUTTE, A. (2019). The microbial Antarctic resource system: Integrating discoverability and preservation of environmentally-annotated microbial 'omics data. Biodiversity Information Science and Standards, 3, e37499. https://doi.org/10.3897/biss.3.37499

TALLADA, S., HALL, G., BARICH, D., MORGAN-KISS, R. M., SLONCZEWSKI, J. L. (2022). Antibiotic resistance genes and taxa analysis from mat and planktonic microbiomes of Antarctic perennial ice-covered Lake Fryxell and Lake Bonney. Antarctic Science, 34(6), 408–422. https://doi.org/10.1017/S0954102022000360

TER BRAAK, C. J. F., SMILAUER, P. (2012). Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.0. Microcomputer Power.

THOMPSON, A. R. (2021). Phagotrophic protists (protozoa) in Antarctic terrestrial ecosystems: diversity, distribution, ecology, and best research practices. Polar Biology, 44(8), 1467–1484. https://doi.org/10.1007/s00300-021-02896-3

TINDALL, B. J. (2004). Prokaryotic diversity in the Antarctic: the tip of the iceberg. Microbial Ecology, 47(3), 271–283. https://doi.org/10.1007/s00248-003-1050-7

TOMOVA, I., STOILOVA-DISHEVA, M., LAZARKEVICH, I., VASILEVA-TONKOVA, E. (2015). Antimicrobial activity and resistance to heavy metals and antibiotics of heterotrophic bacteria isolated from sediment and soil samples collected from two Antarctic islands. Frontiers in Life Science, 8(4), 348–357. https://doi.org/10.1080/21553769.2015.1044130

TRAN, P., RAMACHANDRAN, A., KHAWASIK, O., BEISNER, B. E., RAUTIO, M., HUOT, Y., WALSH, D. A. (2018). Microbial life under ice: metagenome diversity and in situ activity of Verrucomicrobia in seasonally ice-covered lakes. Environmental Microbiology, 20(7), 2568–2584. https://doi.org/10.1111/1462-2920.14283

TYTGAT, B., VERLEYEN, E., OBBELS, D., PEETERS, K., DE WEVER, A., D'HONDT, S., DE MEYER, T., VAN CRIEKINGE, W., VYVERMAN, W., WILLEMS, A. (2014). Bacterial diversity assessment in Antarctic terrestrial and aquatic microbial mats: a comparison between

bidirectional pyrosequencing and cultivation. PLoS ONE, 9(6), e97564. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097564

Układ Antarktyczny, sporządzony w Waszyngtonie dnia 1 grudnia 1959 r. (Dz.U. z 1961 r. Nr 46, poz. 237)

URBANEK, A. K., RYMOWICZ, W., MIROŃCZUK, A. M. (2018). Degradation of plastics and plastic-degrading bacteria in cold marine habitats. Applied Microbiology and Biotechnology, 102(18), 7669–7678. https://doi.org/10.1007/s00253-018-9195-y

VALDESPINO-CASTILLO, P. M., CERQUEDA-GARCÍA, D., ESPINOSA, A. C., BATISTA, S., MERINO-IBARRA, M., TAŞ, N., ALCÁNTARA-HERNÁNDEZ, R. J., FALCÓN, L. I. (2018). Microbial distribution and turnover in Antarctic microbial mats highlight the relevance of heterotrophic bacteria in low-nutrient environments. FEMS Microbiology Ecology, 94(9), fiy129. https://doi.org/10.1093/femsec/fiy129

VAN BELKUM, M. J., MARTIN-VISSCHER, L. A., VEDERAS, J. C. (2011). Structure and genetics of circular bacteriocins. Trends in Microbiology, 19(8), 411–418. https://doi.org/10.1016/j.tim.2011.04.004

VAN ES, H. (2017). A New Definition of Soil. CSA News, 62(10), 20–21. https://doi.org/10.2134/csa2017.62.1016

VAN GOETHEM, M. W., PIERNEEF, R., BEZUIDT, O. K. I., VAN DE PEER, Y., COWAN, D. A., MAKHALANYANE, T. P. (2018). A reservoir of 'historical' antibiotic resistance genes in remote pristine Antarctic soils. Microbiome, 6(1), 40. https://doi.org/10.1186/s40168-018-0424-5

VAN HORN, D. J., VAN HORN, M. L., BARRETT, J. E., GOOSEFF, M. N., ALTRICHTER, A. E., GEYER, K. M., ZEGLIN, L. H., TAKACS-VESBACH, C. D. (2013). Factors controlling soil microbial biomass and bacterial diversity and community composition in a cold desert ecosystem: role of geographic scale. PLoS ONE, 8(6), e66103. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066103

VAN TRAPPEN, S., MERGAERT, J., VAN EYGEN, S., DAWYNDT, P., CNOCKAERT, M. C., SWINGS, J. (2002). Diversity of 746 heterotrophic Bacteria isolated from microbial mats from ten Antarctic lakes. Systematic and Applied Microbiology, 25(4), 603–610. https://doi.org/10.1078/07232020260517742

VAN TRAPPEN, S., VANDECANDELAERE, I., MERGAERT, J., SWINGS, J. (2004). Flavobacterium degerlachei sp. nov., Flavobacterium frigoris sp. nov. and Flavobacterium micromati sp. nov., novel psychrophilic bacteria isolated from microbial mats in Antarctic lakes. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 54(1), 85–92. https://doi.org/10.1099/ijs.0.02857-0

VAN TRAPPEN, S., VANDECANDELAERE, I., MERGAERT, J., SWINGS, J. (2005). Flavobacterium fryxellicola sp. nov. and Flavobacterium psychrolimnae sp. nov., novel psychrophilic bacteria isolated from microbial mats in Antarctic lakes. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 55(2), 769–772. https://doi.org/10.1099/ijs.0.03056-0

VARIN, T., LOVEJOY, C., JUNGBLUT, A. D., VINCENT, W. F., CORBEIL, J. (2010). Metagenomic profiling of Arctic microbial mat communities as nutrient scavenging and recycling systems. Limnology and Oceanography, 55(5), 1901–1911. https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.5.1901

VAUGHAN, D. G., MARSHALL, G. J., CONNOLLEY, W. M., PARKINSON, C., MULVANEY, R., HODGSON, D. A., KING, J. C., PUDSEY, C. J., & TURNER, J. (2003). Recent rapid regional climate warming on the Antarctic Peninsula. Climatic Change, 60(3), 243–274. https://doi.org/10.1023/A:1026021217991

VEGA, G. C., PERTIERRA, L. R., BENAYAS, J., OLALLA-TÁRRAGA, M. Á. (2021). Ensemble forecasting of invasion risk for four alien springtail (Collembola) species in Antarctica. Polar Biology, 44(11), 2151–2164. https://doi.org/10.1007/s00300-021-02949-7

VELÁZQUEZ, D., JUNGBLUT, A. D., ROCHERA, C., RICO, E., CAMACHO, A., QUESADA, A. (2017). Trophic interactions in microbial mats on Byers Peninsula, maritime Antarctica. Polar Biology, 40(5), 1115–1126. https://doi.org/10.1007/s00300-016-2039-2

VILA, E., HORNERO-MÉNDEZ, D., AZZIZ, G., LAREO, C., SARAVIA, V. (2019). Carotenoids from heterotrophic bacteria isolated from Fildes Peninsula, King George Island, Antarctica. Biotechnology Reports, 21, e00306. https://doi.org/10.1016/j.btre.2019.e00306

VISHNIVETSKAYA, T. A., BUONGIORNO, J., BIRD, J., KRIVUSHIN, K., SPIRINA, E. V, OSHURKOVA, V., SHCHERBAKOVA, V. A., WILSON, G., LLOYD, K. G., RIVKINA, E. M. (2018). Methanogens in the Antarctic Dry Valley permafrost. FEMS Microbiology Ecology, 94(8). https://doi.org/10.1093/femsec/fiy109

VON WINTERSDORFF, C. J. H., PENDERS, J., VAN NIEKERK, J. M., MILLS, N. D., MAJUMDER, S., VAN ALPHEN, L. B., SAVELKOUL, P. H. M., WOLFFS, P. F. G. (2016). Dissemination of antimicrobial resistance in microbial ecosystems through horizontal gene transfer. Frontiers in Microbiology, 7, 173. https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00173

WADA, T., KUDOH, S., KOYAMA H., IAKOVENKO, N., ELSTER, J., KVIDEROVA, J., OTANI, M., SHIMADA, S., IMURA S. (2022). Abundance and biomass of Bdelloid rotifers in the microbial mats from East Antarctica: The ecological relations between microscopic phototrophs and invertebrates. Ecological Research, 38, 317 - 330. https://doi.org/10.1111/1440-1703.12368

WANG, F., GAI, Y., CHEN, M., XIAO, X. (2009). Arthrobacter psychrochitiniphilus sp. nov., a psychrotrophic bacterium isolated from Antarctica. International Journal Of Systematic and Evolutionary Microbiology, 59(11), 2759–2762. https://doi.org/10.1099/ijs.0.008912-0

WANG, Y., MA, L., HE, J., HE, Z., WANG, M., LIU, Z., LI, Z., WANG, L., WENG, S., GUO, C., HE, J. (2022). Environmental risk characteristics of bacterial antibiotic resistome in Antarctic krill. Ecotoxicology and Environmental Safety, 232, 113289. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2022.113289

WARD, N. L., CHALLACOMBE, J. F., JANSSEN, P. H., HENRISSAT, B., COUTINHO, P. M., WU, M., XIE, G., HAFT, D. H., SAIT, M., BADGER, J., BARABOTE, R. D., BRADLEY, B., BRETTIN, T. S., BRINKAC, L. M., BRUCE, D., CREASY, T., DAUGHERTY, S. C., DAVIDSEN, T. M., DEBOY, R. T., DETTER, J. C., DODSON, R. J., DURKIN, A. S., GANAPATHY, A., GWINN-GIGLIO, M., HAN, C. S., KHOURI, H., KISS, H., KOTHARI, S. P., MADUPU, R., NELSON, K. E., NELSON, W. C., PAULSEN, I., PENN, K., REN, Q., ROSOVITZ, M. J., SELENGUT, J. D., SHRIVASTAVA, S., SULLIVAN, S. A., TAPIA, R., THOMPSON, L. S., WATKINS, K. L., YANG, Q., YU, C., ZAFAR, N., ZHOU, L., KUSKE, C. R. (2009). Three genomes from the phylum Acidobacteria provide insight into the lifestyles of these microorganisms in soils. Applied and Environmental Microbiology, 75(7), 2046–2056. https://doi.org/10.1128/AEM.02294-08

WASCHULIN, V., BORSETTO, C., JAMES, R., NEWSHAM, K. K., DONADIO, S., CORRE, C., WELLINGTON, E. (2022). Biosynthetic potential of uncultured Antarctic soil bacteria revealed through long-read metagenomic sequencing. The ISME journal, 16(1), 101–111. https://doi.org/10.1038/s41396-021-01052-3

WEISBURG, W. G., BARNS, S. M., PELLETIER, D. A., LANE, D. J. (1991). 16S ribosomal DNA amplification for phylogenetic study. Journal of Bacteriology, 173(2), 697–703. https://doi.org/10.1128/jb.173.2.697-703.1991

WERNEBURG, G. T., THANASSI, D. G. (2018). Pili assembled by the Chaperone/Usher pathway in Escherichia coli and Salmonella. EcoSal Plus, 8(1). https://doi.org/10.1128/ecosalplus.ESP-0007-2017

WIEGAND, S., JOGLER, M., JOGLER, C. (2018). On the maverick Planctomycetes. FEMS Microbiology Reviews, 42(6), 739–760. https://doi.org/10.1093/femsre/fuy029

WIEGEL, J. K. (2015). Xanthobacter. W: WHITMAN, W. B. (red.). Bergey's manual of systematics of Archaea and Bacteria. John Wiley & Sons, Inc.: 1–22. doi:10.1002/9781118960608.gbm00829

WILLIAMS, T. J., LONG, E., EVANS, F., DEMAERE, M. Z., LAURO, F. M., RAFTERY, M. J., DUCKLOW, H., GRZYMSKI, J. J., MURRAY, A. E., CAVICCHIOLI, R. (2012). A metaproteomic assessment of winter and summer bacterioplankton from Antarctic Peninsula coastal surface waters. The ISME Journal, 6(10), 1883–1900 https://doi.org/10.1038/ismej.2012.28

WINSLEY, T. J., SNAPE, I., MCKINLAY, J., STARK, J., VAN DORST, J. M., JI, M., FERRARI, B. C., SICILIANO, S. D. (2014). The ecological controls on the prevalence of candidate division TM7 in polar regions. Frontiers in Microbiology, 5, 345. https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00345

WONG, C. M. B. L., TAM, H. K., ALIAS, S. A., GONZÁLEZ, M., GONZÁLEZ-ROCHA, G., DOMÍNGUEZ-YÉVENES, M. (2011). Pseudomonas and Pedobacter isolates from King George Island inhibited the growth of foodborn pathogens. Polish Polar Research, 32(1), 3–14. https://doi.org/10.2478/v10183−011−0003−y

WONG, H. L., WHITE, R. A., VISSCHER, P. T., CHARLESWORTH, J. C., VÁZQUEZ-CAMPOS, X., BURNS, B. P. (2018). Disentangling the drivers of functional complexity at the metagenomic level in Shark Bay microbial mat microbiomes. The ISME Journal, 12(11), 2619–2639. https://doi.org/10.1038/s41396-018-0208-8

WOŹNIAK, M., GAŁĄZKA, A., TYŚKIEWICZ, R., JAROSZUK-ŚCISEŁ, J. (2019). Endophytic Bacteria potentially promote plant growth by synthesizing different metabolites and their phenotypic/physiological profiles in the Biolog GEN III MicroPlateTM test. International Journal of Molecular Sciences, 20(21), 5283. https://doi.org/10.3390/ijms20215283

WYNN-WILLIAMS, D. D. (1983). Distribution and characteristics of Chromobacterium in the maritime and sub-antarctic. Polar Biology, 2(2), 101–108. https://doi.org/10.1007/BF00303175

XIN, Y. H., LIANG, Z. H., ZHANG, D. C., LIU, H. C., ZHANG, J. L., YU, Y., XU, M. S., ZHOU, P. J., ZHOU Y. G. (2009). Flavobacterium tiangeerense sp. nov., a cold-living bacterium isolated from a glacier. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 59(11), 2773-2777. https://doi.org/10.1099/ijs.0.007906-0

YERGEAU, E., NEWSHAM, K. K., PEARCE, D. A., KOWALCHUK, G. A. (2007). Patterns of bacterial diversity across a range of Antarctic terrestrial habitats. Environmental Microbiology, 9(11), 2670–2682. https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2007.01379.x

ZDANOWSKI, M. K., ŻMUDA-BARANOWSKA, M. J., BORSUK, P., ŚWIĄTECKI, A., GÓRNIAK, D., WOLICKA, D., JANKOWSKA, K. M., GRZESIAK, J. (2013). Culturable bacteria community development in postglacial soils of Ecology Glacier, King George Island, Antarctica. Polar Biology, 36(4), 511–527. https://doi.org/10.1007/s00300-012-1278-0

ZDANOWSKI, M., VOSJAN, J. (1998) Bakterie antarktyczne a promieniowanie uv-b, historia badan mikrobiologicznych w Antarktyce. Kosmos, 47, 459-469.

ZENG, Y. X., YU, Y., QIAO, Z. Y., JIN, H. Y., & LI, H. R. (2014). Diversity of bacterioplankton in coastal seawaters of Fildes Peninsula, King George Island, Antarctica. Archives of Microbiology, 196, 137-147. https://doi.org/10.1007/s00203-013-0950-2

ZENG, Y., BAUMBACH, J., BARBOSA, E. G. V., AZEVEDO, V., ZHANG, C., KOBLÍŽEK, M. (2016). Metagenomic evidence for the presence of phototrophic Gemmatimonadetes bacteria in diverse environments. Environmental microbiology reports, 8(1), 139–149. https://doi.org/10.1111/1758-2229.12363

ZENG, Y., SELYANIN, V., LUKEŠ, M., DEAN, J., KAFTAN, D., FENG, F., KOBLÍŽEK, M. (2015). Characterization of the microaerophilic, bacteriochlorophyll a-containing bacterium Gemmatimonas phototrophica sp. nov., and emended descriptions of the genus Gemmatimonas and Gemmatimonas aurantiaca. International journal of systematic and evolutionary microbiology, 65(8), 2410–2419. https://doi.org/10.1099/ijs.0.000272

ZĘBEK, E., NAPIÓRKOWSKA-KRZEBIETKE, A., ŚWIĄTECKI, A., GÓRNIAK, D. (2021). Biodiversity of periphytic assemblages in polar region: a case study of the vicinity of Arctowski Polish Antarctic Station (King George Island, Antarctica). Biodiversity and Conservation, 30, 2751–2771. https://doi.org/10.1007/s10531-021-02219-2

ZHANG, Q., ACUÑA, J. J., INOSTROZA, N. G., DURAN, P., MORA, M. L., SADOWSKY, M. J., JORQUERA, M. A. (2020). Niche differentiation in the composition, predicted function, and co-occurrence networks in bacterial communities associated with Antarctic vascular plants. Frontiers in Microbiology, 11, 1036. https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01036

ZHANG, S., MERINO, N., OKAMOTO, A., GEDALANGA, P. (2018). Interkingdom microbial consortia mechanisms to guide biotechnological applications. Microbial Biotechnology, 11(5), 833–847. https://doi.org/10.1111/1751-7915.13300

ZHANG, X. F., YAO, T. D., TIAN, L. D., XU, S. J., AN, L. Z. (2008). Phylogenetic and physiological diversity of bacteria isolated from Puruogangri ice core. Microbial Ecology, 55(3), 476-488. https://doi.org/10.1007/s00248-007-9293-3

ZHANG, Y., YANG, Q., LING, J., VAN NOSTRAND, J. D., SHI, Z., ZHOU, J., DONG, J. (2017). Diversity and structure of diazotrophic communities in mangrove rhizosphere, revealed by high-throughput sequencing. Frontiers in microbiology, 8, 2032. https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02032

ZHENG, S., BAWAZIR, M., DHALL, A., KIM, H.-E., HE, L., HEO, J., HWANG, G. (2021). Implication of surface properties, bacterial motility, and hydrodynamic conditions on bacterial surface sensing and their initial adhesion. Frontiers in Bioengineering and Biotechnology, 9, 643722. https://doi.org/10.3389/fbioe.2021.643722

ZNÓJ, A., GAWOR, J., GROMADKA, R., CHWEDORZEWSKA, K. J., GRZESIAK, J. (2022). Root-associated Bacteria community characteristics of Antarctic plants: Deschampsia antarctica and Colobanthus quitensis—a comparison. Microbial Ecology, 84(3), 808–820. https://doi.org/10.1007/s00248-021-01891-9

ZOUMPLIS, A., KOLODY, B., KAUL, D., ZHENG, H., VENEPALLY, P., MCKNIGHT, D. M., TAKACS-VESBACH, C., DEVRIES, A., ALLEN, A. E. (2023). Impact of meltwater flow intensity on the spatiotemporal heterogeneity of microbial mats in the McMurdo Dry Valleys, Antarctica. ISME communications, 3(1), 3. https://doi.org/10.1038/s43705-022-00202-8

Strony internetowe:

http://antartica.cptec.inpe.br/~rantar/mat_outros/2001_Braun_etal_Topographic_database_AS.pdf

https://www.biolog.com (08.08.2022)

Spis tabel i rycin

Tabele:

1. Wykaz prób poddanych analizom metagenomicznym
2. Skład płynnego podłoża R2A
3. Skład pożywki glicerolowej do zamrażania szczepów
4. Identyfikacja taksonomiczna szczepów bakterii wyizolowanych z mat mikrobialnych
5. Wykaz antybiotyków zastosowanych w testach oporności
6. Fizyczne i chemiczne parametry wody potoków i zbiorników astatycznych
7. Fizyczne i chemiczne parametry gleb
8. Struktura taksonomiczna bakteriocenoz mat i gleb wg typów (% sekwencji)
9. Unikalne i wspólne taksony bakterii na poziomie typów, w matach i glebach
10. Struktura taksonomiczna bakteriocenoz mat mikrobialnych i gleb (% sekwencji)
11. Unikalne i wspólne taksony Bacteroidetes w matach i glebach
12. Unikalne i wspólne taksony Actinobacteria w matach i glebach
13. Unikalne i wspólne taksony Alphaproteobacteria w matach i glebach
14. Unikalne i wspólne taksony Betaproteobacteria w matach i glebach
15. Unikalne i wspólne taksony Gammaproteobacteria w matach i glebach
16. Unikalne i wspólne taksony Verrucomicrobia w matach i glebach
17. Unikalne i wspólne taksony Cyanobacteria w matach i glebach
18. Unikalne i wspólne taksony Planctomycetes w matach i glebach
19. Unikalne i wspólne taksony typu TM7 w matach i glebach
20. Wskaźniki różnorodności biologicznej w matach mikrobialnych i glebach
21. Antagonistyczne oddziaływanie szczepów bakterii izolowanych z mat mikrobialnych na bakterie potencjalnie patogenne

Ryciny:

1. Polska Stacja Antarktyczna im. Henryka Arctowskiego
2. Mikroskopowa struktura maty mikrobialnej (przekrój poprzeczny, barwienie DAPI)
3. Lokalizacja terenu badań na Wyspie Króla Jerzego w Antarktyce
4. Teren badań oraz lokalizacja stanowisk poboru prób mat i gleb
5. Stanowiska poboru mat mikrobialnych w zbiornikach astatycznych: MZ1, MZ2, MZ3
6. Stanowiska poboru mat mikrobialnych w zbiornikach lotycznych: Potok Skamieniałego Lasu (MS), Potok Ekologii (ME), Potok Bezimienny (MO)

7. Makroskopowa (A) i mikroskopowa (B) (przekrój poprzeczny) struktura maty mikrobialnej zbiornika MZ1

8. Makroskopowa (A) i mikroskopowa (B) (przekrój poprzeczny) struktura maty mikrobialnej zbiornika MZ2

9. Makroskopowa (A) i mikroskopowa (B) (przekrój poprzeczny) struktura maty mikrobialnej zbiornika MZ3

10. Makroskopowa (A) i mikroskopowa (przekrój poprzeczny) (B) struktura maty mikrobialnej Potoku Skamieniałego Lasu (MS)

11. Makroskopowa (A) i mikroskopowa (B) (przekrój poprzeczny) struktura maty mikrobialnej Potoku Ekologii (ME)

12. Makroskopowa (A) i mikroskopowa (B) (przekrój poprzeczny) struktura maty mikrobialnej Potoku Bezimiennego (MO)

13. Hodowle bakterii izolowanych z mat mikrobialnych

14. Analiza właściwości fizjologicznych i metabolicznych szczepów bakterii izolowanych z mat

15. Test GEN III MicroPlate™ (BIOLOG Inc. US)

16. Procedura wykonania testu GEN III MicroPlate™

17. Wykrywanie białek przeciwlodowych u bakterii izolowanych z mat

18. Zróżnicowanie taksonomiczne bakterii w matach i glebach na poziomie typów

19. Analiza redundancji (RDA) zależności pomiędzy typami bakterii w odniesieniu do czynników środowiskowych; (A) maty, (B) gleby

20. Struktura taksonomiczna Bacteroidetes w matach i glebach

21. Analiza głównych składowych (PCA) struktury taksonomicznej Bacteroidetes w matach (A) i glebach (B)

22. Struktura taksonomiczna Actinobacteria w matach i glebach

23. Analiza głównych składowych (PCA) struktury taksonomicznej Actinobacteria w matach (A) i glebach (B)

24. Struktura taksonomiczna Alphaproteobacteria w matach i glebach

25. Analiza głównych składowych (PCA) struktury taksonomicznej Alphaproteobacteria w matach (A) i glebach (B)

26. Struktura taksonomiczna Betaproteobacteria matach i glebach

27. Analiza głównych składowych (PCA) struktury taksonomicznej Betaproteobacteria w matach (A) i glebach (B)

28. Struktura taksonomiczna Gammaproteobacteria w matach i glebach

29. Analiza głównych składowych (PCA) struktury taksonomicznej Gammaproteobacteria w matach (A) i glebach (B)

30. Struktura taksonomiczna Verrucomicrobia w matach i glebach

31. Analiza głównych składowych (PCA) struktury taksonomicznej Verrucomicrobia w matach (A) i glebach (B)

32. Struktura taksonomiczna Cyanobacteria w matach i glebach

33. Analiza głównych składowych (PCA) struktury taksonomicznej Cyanobacteria w matach (A) i glebach (B)
34. Struktura taksonomiczna Planctomycetes w matach i glebach
35. Analiza głównych składowych (PCA) struktury taksonomicznej Planctomycetes w matach (A) i glebach (B)
36. Struktura taksonomiczna typu TM7 w matach i glebach
37. Analiza głównych składowych (PCA) struktury taksonomicznej typu TM7 w matach (A) i glebach (B)
38. Analiza głównych składowych (PCA) struktury taksonomicznej badanych mat i gleb (A), wskaźnik różnorodności Shannona-Wienera (B)
39. Aktywność metaboliczna szczepów bakterii izolowanych z mat mikrobialnych (% szczepów aktywnych)
40. Aktywność bakterii (wg typów) w odniesieniu do liczby wykorzystywanych substratów
41. Bakteryjne wykorzystanie monosacharydów (% szczepów)
42. Bakteryjne wykorzystanie disacharydów (% szczepów)
43. Bakteryjne wykorzystanie alkoholi cukrowych (% szczepów)
44. Bakteryjne wykorzystanie aminocukrów (% szczepów)
45. Bakteryjne wykorzystanie aminokwasów (% szczepów)
46. Bakteryjne wykorzystanie kwasów hydroksylowych (% szczepów)
47. Bakteryjne wykorzystanie kwasów karboksylowych (% szczepów)
48. Bakteryjne wykorzystanie kwasów cukrowych (% szczepów)
49. Aktywność metaboliczna wybranych szczepów bakterii
50. Aktywność metaboliczna bakterii izolowanych z mat potoków i zbiorników astatycznych
51. Odporność szczepów bakterii na czynniki chemiczne
52. Odporność wybranych szczepów bakterii na czynniki chemiczne
53. Oporność na antybiotyki szczepów bakterii izolowanych z mat potoków i zbiorników astatycznych
54. Oporność na antybiotyki bakterii izolowanych z mat potoków i zbiorników astatycznych, wg typów (A), wg rodzajów (B)
55. Oporność na antybiotyki szczepów należących do typów Actinobacteria, Bacteroidetes i Proteobacteria
56. Oporność na antybiotyki szczepów bakterii z rodzajów: Flavobacterium, Janthinobacterium, Pseudomonas i Stenotrophomonas
57. Zakres oporności na antybiotyki bakterii izolowanych z mat potoków i zbiorników astatycznych, wg typów (A), wg rodzajów (B)

58. Zależność pomiędzy odpornością na czynniki chemiczne a opornością na antybiotyki szczepów bakterii izolowanych z mat mikrobialnych
59. Odporność na promieniowanie UVB szczepów należących do typów: Actinobacteria, Bacteroidetes i Proteobacteria
60. Średnie dopuszczalne dawki promieniowania UVB dla szczepów bakterii należących do typów: Actinobacteria, Bacteroidetes i Proteobacteria
61. Odporność na promieniowanie UVB szczepów bakterii z rodzajów: Flavobacterium, Janthinobacterium, Pseudomonas i Stenotrophomonas
62. Średnie dopuszczalne dawki promieniowania UVB dla szczepów bakterii z rodzajów: Flavobacterium, Janthinobacterium, Pseudomonas i Stenotrophomonas
63. Właściwości antagonistyczne szczepów bakterii
64. Wrażliwość bakterii izolowanych z mat mikrobialnych na antagonistyczne oddziaływania
65. Antagonistyczna aktywność oraz wrażliwość na reakcje antagonistyczne szczepów bakterii izolowanych z mat mikrobialnych
66. Zależność pomiędzy odpornością na czynniki chemiczne a potencjałem antagonistycznym szczepów bakterii izolowanych z mat mikrobialnych
67. Zależność pomiędzy aktywnością antagonistyczną a opornością na antybiotyki (A) oraz wrażliwością na oddziaływania antagonistyczne a opornością na antybiotyki (B) szczepów bakterii izolowanych z mat
68. Właściwości adhezyjne szczepów bakterii należących do typów: Actinobacteria, Bacteroidetes i Proteobacteria
69. Właściwości adhezyjne szczepów bakterii z rodzajów: Flavobacterium, Janthinobacterium, Pseudomonas i Stenotrophomonas
70. Ochrona przed zamarzaniem szczepów bakterii należące do typów: Actinobacteria, Bacteroidetes i Proteobacteria
71. Potencjał fizjologiczny i środowiskowy szczepów bakterii w odniesieniu do typów (A), wybranych rodzajów (B) i środowiska (C)