

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta  
Katedra genetiky a mikrobiologie**

# **r a K stratégové u bakterií**

Andrea Moserová

**Školitel: doc. Ivo Konopásek, CSc.**

Bakalářská práce

Praha 2008

---

*Děkuji paní Ludmile Moserové, svojí mamince, za to, že při mně stála a stojí v každé situaci.*

*Dále děkuji panu Martinovi Papíkovi, svému příteli, za motivaci a podporu nejen při psaní této práce.*

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracovala samostatně, pouze s použitím citované literatury.

*Moser*

---

## **Abstrakt**

### r a K strategové u bakterií

Rozdělení organismů podle strategií r- a K- je rozšířenou a oblíbenou srovnávací charakteristikou organismů v makroekologii. Rozdělit podle něj bakteriální populace je však úkol nelehký. V současné době určujeme strategii bakteriálních populací podle jejich růstové rychlosti. S r/K strategií u bakterií ovšem souvisí i další faktory jako jsou metabolická přizpůsobivost, schopnost kompetice, možnosti odolávání stresu a mnoho dalších. Tato práce popisuje pojetí konceptu v očích mikrobiálních ekologů a nabízí přehled současného poznání charakteristik bakteriálních r- a K- strategií.

**Klíčová slova:** Bakterie, r- a K- strategie, r a K selekce, mikrobiální ekologie

## **Abstract**

### r and K strategists in bacteria

In macroecology, sorting of organisms based on r- and K- strategy of life is a widespread and popular comparative characteristic. Nevertheless, sorting of bacterial populations by means of the r/K conception is quite difficult. At present, we differ the strategies of bacterial populations on the basis of their growth rates. However, r/K conception relates to several more characteristics such as metabolic versatility, the ability to compete for resources, stress resistance and many others. This thesis describes the approach of microbial ecologists to this conception and it outlines the contemporary understanding of bacterial r- and K-strategists

**Keywords:** Bacteria, r- and K-strategy, r and K selection, microbial ecology

## Obsah

<b>1. Úvod</b>	<b>5</b>
<b>2. Koncept strategie r/K v ekologii</b>	<b>6</b>
2.1. <i>Co je r/K koncept</i>	6
2.1.1. Prostředí vs. životní strategie	6
2.1.1.1. K- a r- selekční prostředí	7
2.1.1.2. Strategie života K- a r-	7
2.2. <i>Příklady r/K konceptu u eukaryot, spec. u člověka</i>	8
2.3. <i>Logistická křivka a Andrewsův diagram</i>	10
2.4. <i>Jiné názory a modifikace konceptu</i>	12
2.4.1. Oligotrofie a kopiotrofie	12
2.4.2. Zymogenní a autochtonní organismy	14
2.4.3. Grimeovo CSR rozdělení	14
<b>3. Aplikace konceptu r/K na bakterie</b>	<b>16</b>
3.1. <i>Rozdílná povaha prokaryot a eukaryot</i>	16
3.1.1. Definice druhu, kultivovatelnost	16
3.1.2. Ekotyp	17
3.1.3. Bakterie a prostředí	18
3.1.4. Výživa a turnover biomasy v přirozeném prostředí	18
3.2. <i>Rozdílné vlastnosti r- a K- strategií</i>	20
3.2.1. Rozdílnosti prostředí pro život bakterií	20
3.2.1.1. Půda jako prostředí	20
3.2.1.2. Prostředí sedimentu	21
3.2.1.3. Vodní prostředí	21
3.2.2. Růstové rychlosti	22
3.2.3. Přizpůsobivost	22
3.2.3.1. Jak se bakterie přizpůsobují	22
3.2.3.2. transkripční faktor RpoS	23
3.2.4. Kompetice o živiny	25
3.2.5. Kompetice toxiny	25
3.2.6. Odpověď hladovějících bakterií na přidání substrátu	26
3.2.7. Vydělování nik jako následek volby mezi r a K strategií	27
3.2.8. Odpověď r a K strategií na žír prvoků a predaci fágy	28
3.3. <i>Zástupci strategií r a K</i>	29
3.3.1. Tabulka vybraných zástupců	29
3.3.2. Životní strategie vybraných nitrifikačních bakterií	29
3.4. <i>Sukcese v půdě</i>	30
3.4.1. r/K koncept a půdní sukcese	30
3.4.2. Vliv znečištění rtutí na půdní sukcesi	31
3.4.3. Vliv invaze jiného druhu na vyvíjející se společenstvo	31
3.5. <i>Metodologie rozpoznání typu strategie zvoleného bakteriální kolonii</i>	32
<b>4. Závěr</b>	<b>35</b>
<b>5. Literatura</b>	<b>36</b>

## 1. ÚVOD

Mikrobi tvoří více než polovinu veškeré biomasy planety Země. Díky rozmanitosti metabolismů fungují především jako zprostředkovatelé biogeochemických cyklů v přírodě. K pochopení vztahů mezi mikrobi a prostředím je třeba si uvědomit, že stejné prostředí vnímáme jinak my jako makroorganismy a jinak mikrobi. Skutečností však zůstává, že procesy odehrávající se ve společenství mikrobů mají značný dopad na makroskopické organismy a krajinu (KONOPKA 2005).

Nové odvětví na pomezí mikrobiologie a ekologie – tzv. mikrobiální ekologie – se začalo rozvíjet před cca 50ti lety především zásluhou Roberta Hungate, který se ve své práci zaměřil na vztahy mezi mikroorganismy v bachtu dobytka, pojal je jako funkční ekosystém a začal měřit aktivitu mikrobů *in situ*. Rozvoj mikrobiální ekologie přináší nové a zásadní poznatky pro ekologii celkově. Schází jí ale pevný teoretický základ, jaký má makroekologie (ANDREWS 1991). Jedním z důvodů je problém s pěstováním většiny prokaryotických organismů v laboratoři. Kultivace bakterií izolovaných z prostředí naráží na úskalí v podobě neznámého složení vhodného média pro daný kmen, neznámých ideálních podmínek – tlaku, teploty, atd. a v neposlední řadě neznalosti vztahů daného kmene s jeho okolím. Dalším důvodem je náročnost metod studia bakteriálních společenstev *in situ*.

Diskuse mezi mikrobiálními ekology a makroekology o principech fungování ekosystémů by mohla zásadním způsobem ovlivnit a usměrnit zažité ekologické teorie. Ve většině případů sice můžeme přejímat ekologické teorie formulované pro rostliny a živočichy, na druhé straně je třeba tyto teorie ověřit a vytvořit novou teorii pro mikrobiální systémy. Novými teoretickými a koncepčními přístupy se musíme vypořádat kvalitativními problémy mikrobiální ekologie danými malou velikostí, rychlým růstem, všudypřítomností a genetickou proměnlivostí mikroorganismů danou např. horizontálním přenosem (PROSSER *et al.* 2007).

Půda je nejrůznorodější a nejvíce komplexní prostředí pro život prokaryot. Podmínky zde jsou považovány obecně za velmi chudé a proměnlivé. Složitost půdních ekosystémů je důvodem, proč o zde žijících společenstvech víme pramálo. Půda má naprosto zásadní význam pro růst rostlin, stabilizaci stopových koncentrací plynů v atmosféře, pro výživu lidstva, čistotu povrchových vod, apod. Smutnou skutečností je, že půdy na Zemi ubývá, a to především působením lidských aktivit. Zatím dostatečně nerozumíme procesům odehrávajícím se v půdě. Kdybychom jim porozuměli, dokázali bychom například vrátit půdu do původního stavu po ekologické havárii nebo po využití v zemědělství (SCHINK 1998).

## 2. KONCEPT STRATEGIE R/K V EKOLOGII

### 2.1. CO JE R/K KONCEPT

Některé populace se neustále musí vyrovnávat se značnými změnami v prostředí – po nejruznějších prožitých katastrofách, nebo osidlování nového území, zatímco jiné bojují s nedostatkem živin a s vysokou konkurencí o ně v mnohem méně proměnlivých, nebo sezónně předpokladatelně se měnících, podmínkách – trpí přemnožením. Na jedné straně mají na velikost populace vliv rychlost růstu populace, počet jedinců přeživších poslední katastrofu a doba, která od této katastrofy uplynula (r-selekce). Na opačném pólu stojí situace, kdy je velikost populace ovlivňována především dostupností limitujících zdrojů, která přímo způsobuje snižování natality, zvyšování mortality, nebo podporuje emigraci. Tyto dva případy tvoří opačné póly r/K kontinua.

Koncepce r/K vytvořená v roce 1967 ekology MacArthurem a Wilsonem (Teorie ostrovní biogeografie) a později rozpracovaná Piankou (1970) je pro výzkum životních strategií nesmírně zajímavá. Vyplynula z kontrastu mezi druhy, které byly schopné rychlé kolonizace relativně „prázdných“ ostrovů (MacARTHUR a PIANKA 1967) (druhy s r-selekcí) a druhy, které byly schopné přežít na ostrovech poté, co se tam již usídlilo mnoho jiných (druhy s K-selekcí). r-druhy představují druhy schopné rychlého a masivního nárůstu v prostředí s dostatkem živin, o které nemusí soupeřit s ostatními obyvateli daného habitatu. K-druhy jsou charakteristické spíše pro chudá prostředí, kde pomalu rostou a investují energii do zlepšení kompetičních schopností. Symboly K a r odpovídají dvěma koncům kontinua, ve kterém se na jedné straně kompenzuje nízká investice do vlastního přežití vysokou fertilitou a na straně druhé nízká fertilita vysokou investicí do vlastního přežití.

Koncepce r/K je velmi užitečná při popisu obecných rozdílů mezi taxony: vyšší obratlovci jsou ve srovnání s hmyzem K-stratégy, ale toto srovnání lze v omezené míře aplikovat i na příbuzné druhy. Je také přínosná při popisu sukcese (BEGON *et al.* 1986).

#### 2.1.1. Prostředí vs. životní strategie

Pojmy r- a K- popisují buď podmínky působící na druh (prostředí, nebo selekční režim), anebo charakterizují druh samotný. Současný výskyt r a K strategie svědčí o tom, že stále existují podmínky a prostředí, které podporují rozdílné strategie a že druhy zde žijící se podle toho vyvíjejí. Koncepce r/K říká, že vysoké růstové rychlosti (r) se dá dosáhnout pouze na úkor soutěživosti (K) a naopak (ANDREWS 1991).

### 2.1.1.1. K- a r- selekční prostředí

Prostředí preferující r nebo K strategii můžeme popsat následovně:

a) **Trvalá** prostředí s neomezeně dlouho příznivými či nepříznivými podmínkami, nebo předvídatelně sezónní stanoviště jsou podmínkou pro K-selekcii, protože podporují kompetici a dochází zde k vytvoření stabilního společenstva. Typickými příklady takových chudých prostředí jsou např. pouštní půdy, oligotrofní jezera a oceány pro bakterie, lesy a louky pro rostliny. Díky malým náhodným výkyvům prostředí se vytváří stabilní populace o poměrně konstantní velikosti, probíhá tu silná konkurence o dostupné zdroje. Obyvatelé takového habitatu žijí natěsnáni jeden na druhém tak, jak to povoluje nosná kapacita prostředí. Takové prostředí je vzhledem k silné kompetici velmi příznivé pro velikost jedinců i velikost jejich potomstva – větší jedinec získá více živin, než jeho soupeřníci (HARPER 1986, ANDREWS 1991).

b) **Přechodná** nebo nestálá stanoviště jsou z hlediska času nepředvídatelná. Dochází zde ke střídání různě dlouhých příznivých období se stejně proměnlivými nepříznivými obdobími. Tato stanoviště poskytují selekční podmínky r-. Jedná se například o zdechlina jako zdroj živin pro bakterie, pole před sklizní jako stanoviště pro hlodavce, vývrát jako stanoviště pro rostliny. V nepříznivých obdobích se nelze vyhnout úhynu (např. zánik stanoviště). Taková prostředí se objevují v časných fázích sukcese. Populace v takovémto prostředí značně kolísá v počtu, mortalita a natalita nezávisí na hustotě populace, ani na velikosti jedince, ale na častých změnách podmínek. Taková stanoviště nepodporují kompetici - nemají tedy výrazný vliv na velikost dospělých jedinců ani jejich potomstva (HARPER 1986, ANDREWS 1991).

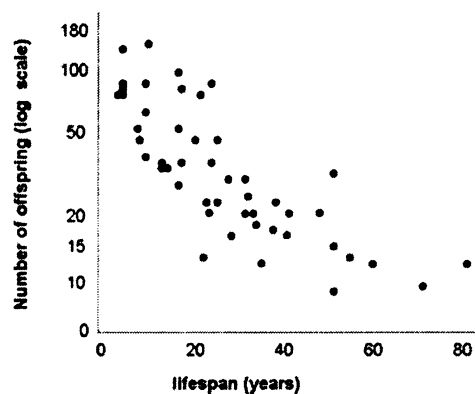
### 2.1.1.2. Strategie života K- a r-

Pokud se organismus dostane do prostředí, které pro něj nějakým způsobem není ideální, může zaujmout dvě strategie – může pro přežití investovat energii do získávání dostupné potravy, nebo do co nejpočetnějšího (i když ne tolik kvalitního) potomstva.

Jedinci v populaci vzniklé K- selekcí bývají proti ostatním druhům větší, mívají opožděné rozmnožování, iteroparii (jedinec se rozmnožuje pravidelně, nebo minimálně vícekrát za život), nižší reprodukční alokaci (podíl dostupných zdrojů investovaný do rozmnožování během určité časové jednotky) a těší se větší rodičovské péči (rostliny investují do malého množství kvalitních a větších semen, živočichové pečují o mláďata a vychovávají je). Hlavním mottem K-strategů je tedy účinnost využití zdrojů.

r- selekcí vybraní jedinci jsou menší, brzy dospívají, mohou být semelparní (rozmnožují se pouze jednou za život), mají drobnější a početnější potomstvo (obr. 1), o které nepečují – jedinci se tedy zpravidla nedožívají více než roku. U rostlin se jedná například o jednoleté rostliny s velkým množstvím semen, z nichž ne všechna jsou fertilní – např. mák vlčí, u živočichů například o některé jepice, jejichž dospělci žijí jen tak dlouho, pokud nedojde k oplodnění a naklazení vajíček. r-strategové každý rok znovu kolonizují svá stanoviště (pokud tato stále existují). Jejich hlavní charakteristikou je počet – tedy produkce početného potomstva (ANDREWS 1991, DWORKIN 2006).

Jinými slovy, limitované zdroje musí organismus rozdělit mezi udržení vlastního organismu a fertilitu. Optimální fitness každého druhu se po přizpůsobení nachází někde mezi póly r a K kontinua. Pokud bude mortalita na stanovišti vysoká, bude se fitness organismu spíše blížit r-extremu, ve stabilnějších podmínkách bude organismus na úkor fertility více investovat do zabezpečení sebe sama (MacARTHUR a WILSON 1967).



Obr. 1 Délka života a počet potomků u různých druhů savců, (Převzato z HOLLIDAY 1995)

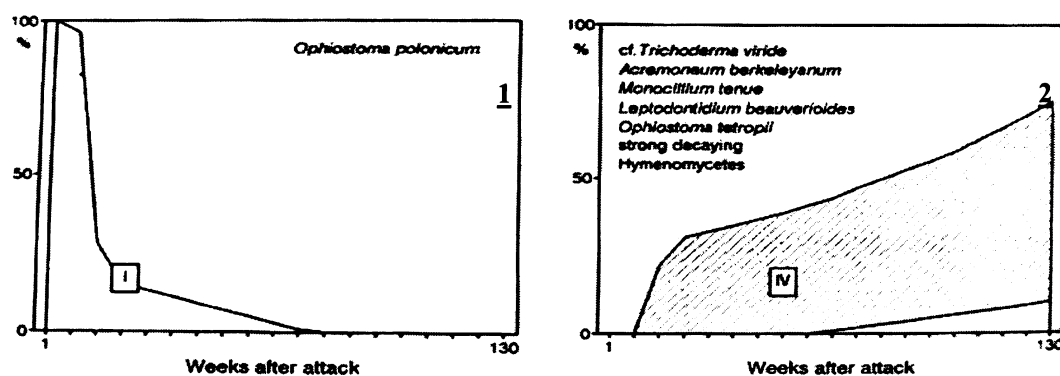
## 2.2. PŘÍKLADY R/K KONCEPTU U EUKARYOT, SPEC. U ČLOVĚKA

Příkladem r/K konceptu u eukaryot jsou například americké orobince *Typha domingensis* a *Typha angustifolia*. Druh *T. domingensis* přirozeně roste s dlouhým vegetačním obdobím ve vysokých hustotách, je tedy stále vystaven vysoké konkurenci, ale protože roste v prostředí s velkým podílem dní s mrazem v roce, je mrazu přizpůsoben a jen málo postižen odumíráním oddenků v zimním období (K-stratég). *T. angustifolia* má krátké vegetační období, je subtilnější, roste v podmínkách dvojnásobného počtu dní bez mrazu (za rok) proti *T. domingensis*. V zimním období ze 74% odumírají oddenky a na jaře je populace rychle obnovována (r-stratég). McNaughton (1975) pěstoval oba druhy orobinců ve stejných podmínkách a zjistil, že *T. angustifolia* dospíval daleko dříve (od vyklíčení vykvetl za 44 dní, *T. domingensis* za 70



dní), byl menší, vytvářel větší počet menšího potomstva a měl větší reprodukční alokaci: v průměru 41 plodů o průměrné hmotnosti 11,8 g na genetě, *T. domingensis* pouze 8 plodů o průměrné hmotnosti 21,4 g. Zjištěná data zapadají do koncepce r/K.

Příkladem r-strategie mikroskopických eukaryot jsou saprofyti *Ceratocystis* a *Ophiostoma* (Fungi). Podle Wingfielda (WINGFIELD *et al.* 1993) se *Ceratocystis*, *Ophiostoma* a jejich anamorfy vyskytují jako první na čerstvě pokáceném dřevě, pokud je chráněno proti zamokření (obr. 2). Zvláště druh *O. polonicum*, který se z padlého norského smrku dá izolovat již týden po padnutí a spolu s ostatními blízkými rody vymizí okolo 3-6 měsíce od padnutí, kdy je nahrazen jinými houbami (výjimku ovšem tvoří rody *O. piceae* a *O. tetropii*). *O. polonicum* je tedy primárním kolonizátorem vzniklého habitatu a je typickým r-stratégem.



Obr. 2. Procentuelní zastoupení primárních a kvartérních kolonizátorů padlého smrku. 1) *Ophiostoma polonicum*, 2) ostatní kolonizátoři. (Převzato z WINGFIELD 1993)

Imunitní systém člověka: r/K koncept se může vyskytovat i v rámci jedné populace – rozděluje příslušníky jednoho druhu. David van Bodegom a kol. (2007) předpokládají, že přirozený zděděný imunitní systém jedince je rozhodujícím faktorem, který předurčuje člověka k velké plodnosti, anebo vysoké odolnosti. Toto tvrzení zakládají na hypotéze, že člověk byl tisíce let závislý na odolnosti proti infekčním chorobám a genetické adaptace, které měly prozánětlivý efekt, byly výhodné. Zánětlivá odpověď byla důležitá pro přežití do reprodukčního věku, zároveň je ale negativně spjata s fertilitou. Jde tedy o určitý kompromis mezi investicí do mlád'at a vlastního přežívání.

Preference prozánětlivé odpovědi zvyšuje rezistenci vůči infekčním chorobám a je tedy znakem K-selekce, která předpokládá pouze nízkou reprodukční alokaci a vyšší investici do přežití mateřského organismu. Preference protizánětlivé signalizace zvyšuje fertilitu – lze ji tedy vzhledem k investici do většího množství potomstva a menší investici do odolnosti mateřského organismu považovat za protipól v r/K kontinuu (van BODEGOM *et al.* 2007).

### 2.3. LOGISTICKÁ KŘIVKA A ANDREWSŮV DIAGRAM

Symbole  $r$ - a  $K$ - jsou odvozeny od logistické rovnice, která popisuje růst populace ve fázi, kdy je rozmnožování limitováno ubývajícími zdroji. To do jisté míry souvisí s hustotou populace, která je nepřímo úměrná množství dostupných zdrojů. Logistická rovnice může mít mnoho podob, všechny ale mají určitá úskalí a víceméně popisují totéž. Nejčastějším problémem je uvažovat v logistické rovnici různou intenzitu konkurence – známe-li tento parametr, je vhodné pro modelování využívat spíše základní rovnici populačního růstu omezeného nosnou kapacitou (a potažmo vnitrodruhovou kompeticí).

Harper a Begon (1986) přejímají ve své učebnici ekologie Verhulstův tvar rovnice z roku 1838 (rov. 1):

$$\frac{dN}{dt} = rN \frac{(K - N)}{K}$$

(rov. 1)

Kde  $N$  odpovídá velikosti populace,  $t$  času,  $r$  je průměrná růstová rychlost populace vztažená na jednoho jedince a  $K$  odpovídá nosné kapacitě prostředí.

$$r = \frac{dN}{dt} \cdot \frac{1}{N}$$

(rov. 2)

Pokud se tedy velikost populace blíží nosné kapacitě ( $K \approx N$ ), je průměrná růstová rychlost na jedince nulová. Pokud je populace velmi malá (v extrému je jedinec v prostředí sám), výraz ve zlomku se blíží jedné a omezení nosnou kapacitou je tedy zanedbatelné - průměrná růstová rychlost jedince je maximální. Vztaženo na bakteriální populace (SCHINK 1998), jejichž růstovou rychlost standardně označujeme  $\mu$ , rovnici přepíšeme do tvaru (rov. 3):

$$\frac{dN}{dt} = \mu N \frac{(K - N)}{K}$$

(rov. 3)

Významný mikrobiální ekolog J.H. Andrews (1991) požívá odlišnou formu logistické rovnice:

$$\frac{1}{X} \frac{dX}{dt} = y = r - \frac{r}{K} \cdot X$$

(rov. 4)

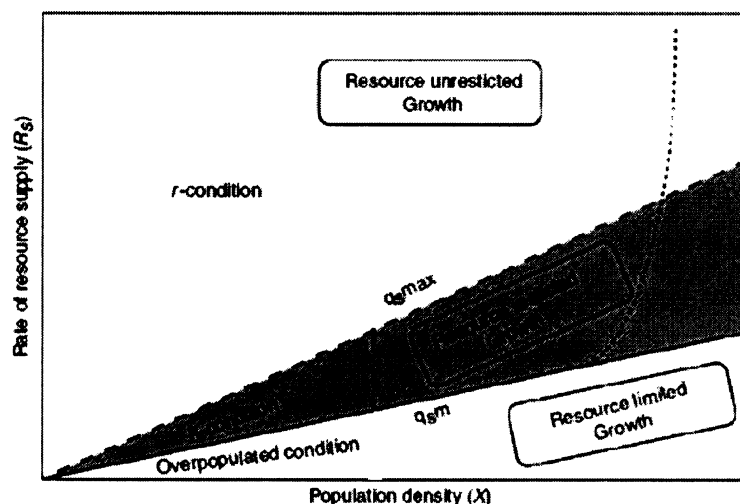
kde  $y$  odpovídá  $r$  a  $r$  odpovídá  $r_{max}$  (maximální růstová rychlost populace),  $X$  odpovídá populační denzitě (jinými slovy  $N$  pro počet).

### Proč odlišuje Andrews $X$ od $N$ ?

Zatímco  $N$  označuje v makroekologii počet jedinců v kusech (př. 23 štik obecných),  $X$  v mikroekologii označuje množství biomasy (třeba 10 mg *E. coli*).  $N$  vztažené ke  $K$  popisuje stejně jako  $X$  vztažené ke  $K$  míru „natěsnanosti“ organismů v prostředí. Rozdíl je v tom, že zatímco makroekologické  $N$  (vztažené ke  $K$ ) chápe míru natěsnanosti jako pouhou kompetici o zdroje a rychlost reakce na náhlé výkyvy v podmínkách (teplota, dostupnost vody, vyčerpání zdroje),  $X$  (vztažené ke  $K$ ) zahrnuje do tohoto pojmu veškeré faktory, které se s mírou natěsnanosti mění, tzn. i parazitizmus, predaci a vliv toxických látek produkovaných organismy do prostředí, pro které má makroekologie další modely (viz. dále) (ANDREWS 1991).

Andrews vytvořil ve svém díle *r- and K-strategy in microbial ecology* (1986) graf (obr. 3) pro vztah mezi dostupností zdroje ( $R_s$ ) a populační denzitou ( $X$ ). Podle něj mohou nastat tři situace:

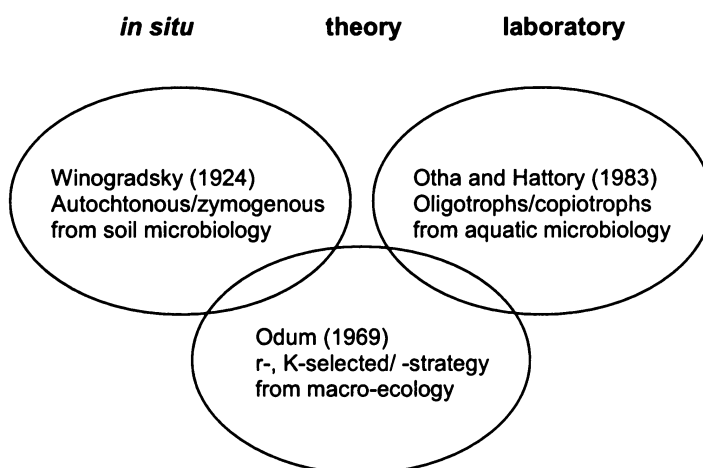
- 1) Při malé dostupnosti zdroje a zvyšující se populační denzitě nastává neudržitelný stav přeplnění prostředí – dochází k vyčerpání zdroje a populace směřuje k odumírání biomasy.
- 2) K-selekce – v prostředí s omezenými zdroj dominuje populace s vyšší afinitou ke zdroji.
- 3) r- selekce – při neomezené dostupnosti zdrojů dominuje populace s nejvyšší růstovou rychlostí (ANDREWS 2001).



Obr. 3 Graf znázorňující vztah mezi dostupností zdroje ( $R_s$ ) a populační denzitou ( $X$ ).  $q_{s,m}$  je specifická rychlost spotřeby zdroje pro energetické zabezpečení vlastní existence organismu,  $q_{s,max}$  maximální rychlost spotřeby zdroje (Převzato z ANDREWS a HARRIS 1986)

## 2.4. JINÉ NÁZORY A MODIFIKACE KONCEPTU

Během historie formulovali vědci několik odlišných a přitom velmi se překrývajících charakteristik, které vypovídaly o životních strategiích organismů. Mezi nejvýznamnější pohledy patří oligotrofie a kopiotrofie, zymogenní a autochtonní organismy a nakonec koncept r/K (obr. 4).



Obr. 4 Diagram znázorňující vztahy a rozdíly mezi pohledy na životní strategie organismů. (převzato z LANGER 2004)

### 2.4.1. Oligotrofie a kopiotrofie

Termíny oligotrof a kopiotrof byly odvozeny z laboratorního výzkumu vodních mikroorganismů. Termín „oligotrof“ poprvé použil Weber v roce 1907. Označuje organismus, který je schopen žít v prostředí s velmi nízkou koncentrací živin, ale umírá, pokud koncentrace živin stoupne a je z různých důvodů (viz tabulka) vytlačen jinými organismy. Oligotrof je tedy adaptován pro život v jednom konkrétním a stabilním prostředí, a jeho populace narůstá do nižších denzit. Někdy je definován jako organismus schopný žít v prostředí s 1-15 mg rozpustného uhlíku na 1 litr substrátu (PAUL a CLARK 1996). Naproti tomu pojem kopiotrof (POINDEXTER 1981) označuje organismus schopný využívat dostupný zdroj tak rychle, jak je to možné, adaptovat se na případný jiný zdroj dané živiny a tedy je uzpůsoben životu i v prostředích, která se výrazně liší od jeho přirozeného habitatu. Udává se, že k životu potřebuje alespoň 1000 mg rozpustného uhlíku na litr substrátu (PAUL a CLARK 1996). To přitom nutně neznamená, že by kopiotrofové uměli méně využívat i nízké koncentrace zdroje v prostředí (KOCH *et al.* 2001).

Definice pojmu oligotrof je příliš striktní, a proto dochází často k rozšíření tohoto pojmu i na organismy, které jsou schopny růst i v nutričně bohatém prostředí. Obligátní oligotrof

v takovém případě skutečně umírá. Po stránce schopnosti využití dostupných živin je oligotrof ve stejné situaci jako K-stratég, pojem kopiotrof pak odpovídá pojmu r-stratég.

Koch shrnul možné důvody, proč kopiotrofové neprosívají v K-selekčním prostředí a proč oligotrofům nevyhovuje r-selekční prostředí (KOCH *et al.* 2001). Mezi nejzajímavější důvody nepřežívání kopiotrofů patří určité skutečnosti, že pokud buňka hladoví, biosyntetické reakce se obrátí, že buňka může mít zcela vyřazený SOS systém a nezablokovat tak replikaci při poškození DNA, že vyčerpání kofaktorů k biosyntetickým reakcím a tedy zastavení růstu buňku otráví. Zajímavější ale je, jaktože praví oligotrofové nejsou schopni přežít v podmínkách blahobytu? Toto může mít osmotické příčiny, příčiny růstové nerovnováhy a mohou se uplatňovat vlivy toxických látek. Podrobnější rozbor viz tab. 1.

<p><b>Zvýšený transport metabolitů zvyšuje vnitřní osmotický tlak v buňce</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• Buňka umírá nabobtnáním, protože pumpování roztoku do buňky je příliš rychlé</li> <li>• Buňka zcela nevhodně vynakládá energii na transport substrátu, který potom nemůže využít</li> <li>• Je zablokována syntéza buněčné stěny, ale ne transport živin</li> </ul> <p><b>Růstové nerovnováhy</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• Vyčerpání veškerého ATP na transport substrátu</li> <li>• Pomalé zvětšování buněčné stěny nestíhá pokrýt zvětšování objemu cytoplazmy</li> <li>• Buňka inzertuje do membrány příliš vysoké množství transportních proteinů – tak vysoké, že je narušena funkce membrány</li> </ul> <p><b>Vliv toxických látek</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• Zvýšená tvorba volných radikálů ze živin v přítomnosti kyslíku</li> <li>• Vyčerpání potřebného kofaktoru pro syntézu proteinů a tedy zastavení růstu (analogie k usmrcení streptomycinem)</li> </ul>	<p><b>Nedostatek vhodných regulačních systémů</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• Buňka zcela ztratila stringentní odpověď, nebo ji inaktivovala</li> <li>• V buňce se mechanismy obrany proti hladovění nikdy nevyvinuly a nejsou k dispozici jiné strategie</li> </ul> <p><b>Nedostatek času</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• Regulační systémy potřebují více času k syntéze ochranných proteinů</li> </ul> <p><b>Nedostatečné opravy DNA</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• Selhání SOS systému a nezablokování replikace chromosomů v případě poškození DNA</li> </ul> <p><b>Reverze biosyntetických reakcí při nedostatku energie</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• Enzymy katalyzují degradační reakce a i přes jejich specifické tlumení může dojít ke ztrátě energie</li> </ul> <p><b>Kompetice</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• Vytěsnění buněk nástupem oligotrofních buněk</li> </ul> <p><b>Příliš vysoké náklady na život</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• Potřebná energie pro opravy poškozených komponent buňky je příliš vysoká a buňka umírá na postupné opotřebení</li> </ul>
---	--

**Tab. 1** Důvody hnutí jednotlivých strategií v prostředí preferujícím druhý typ strategie. (Upraveno podle KOCH *et al.* 2001)

Nevýhodou oligotrofů je, že se jen těžko kultivují v laboratoři, a proto víme o jejich fyziologii podstatně méně, než o fyziologii kopiotrofů (SCHINK 1998).

#### 2.4.2. Zymogenní a autochtonní organismy

Tuto terminologii použil poprvé Winogradsky (1924) při popisu mikroorganismů, které izoloval z půdy. Autochtonní organismy přibližně odpovídají organismům oligotrofním, protože se potýkají s velmi rozptýlenými a často složitě metabolizovatelnými zdroji v půdním prostředí, vyznačují se značnou investicí do vlastního přežití a pomalým růstem. Shen a Bartha (1996) pomocí radioizotopů  $^{14}\text{CO}_2$  zjistili, že autochtonní organismy využívají pro zabezpečení vlastní existence především zdroje o mimořádně nízkých koncentracích. Jejich metabolická účinnost je velice vysoká, zatímco turnover biomasy je nízký. Zymogenní organismy jsou schopné fermentovat rozličné nesložité uhlovodíky, vyznačují se značným kolísáním množství biomasy v závislosti na přidání nebo spotřebě zdroje. Zymogenní organismy střídají aktivní a inaktivní životní fáze (SCHINNER a SONNLEITNER 1996).

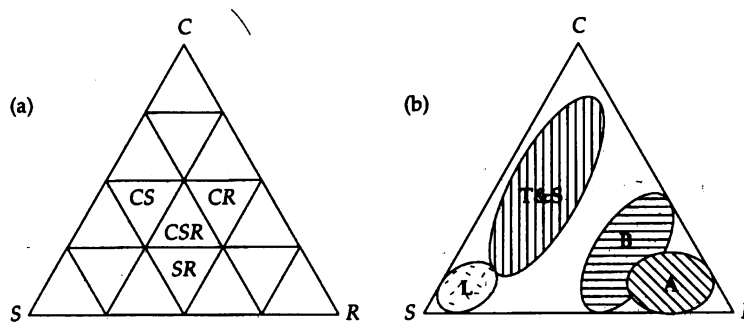
Půdní mikrobiální populace je rozdělena na autochtonní biomasu, která rozkládá humifikovaný organický materiál a na zymogenní biomasu, která rozkládá především čerstvé a rozpustné organické látky (GORDIENKO 1990). Proto odpovídají zymogenní mikroorganismy kopiotrofům a potažmo r-stratégům (KOCH *et al.* 2001). Zymogenní organismy vymírají hned po vyčerpání jednoduchého substrátu, protože nejsou schopny utlilizovat těžko degradovatelné huminové látky (SHEN a BARTHA 1996). Stejně jako u kopiotrofů a oligotrofů je ale striktní rozdělení organismů na zymogenní a autochtonní často porušováno. Autochtonními organismy pak často míníme i takové, které v neomezené dostupnosti zdrojů nevymírají. Termín zymogenní je synonymem k termínu r-stratég a termín autochtonní termínu K-stratég (DWORKIN 2006).

#### 2.4.3. Grimeovo CSR rozdělení

Grimeovo dělení se týká především životních strategií rostlin a hub. Sleduje rozdíly v přizpůsobování se narušení způsobeném býložravci, patogeny, pošlapáním, katastrofami a nedostatkem světla, vody a minerálů v prostředí. Grime říká, že je-li disturbance malá a zdroje hojné, je vhodná konkurenční (competition - C) strategie. Při zdrojích omezených, špatných podmínkách a občasných disturbancích je výhodná stres tolerantní strategie (stress tolerator - S). Silným disturbancím při hojných zdrojích vyhovuje strategie ruderalní (ruderal - R) (HARPER 1986).

- **C- strategové** jsou zpravidla byliny až stromy dosahující nosné kapacity prostředí charakterizované velkou růstovou rychlostí, pozdní reprodukcí, relativně malou investicí do semen, vysokou konkurenční schopností, velkým asimilačním aparátem, dlouhověkostí a značnou investicí do biomasy.
- **S-strategové** zahrnují rostliny různých životních forem s nízkou růstovou rychlostí. Mají pozdní a nepravidelnou reprodukci, ale jsou málo konkurenceschopné. Jsou dlouhověké, ale málo investují do biomasy.
- **R-strategie** jsou myšleny byliny s vysokou růstovou rychlostí. Reprodukují se časně s vysokým reprodukčním potenciálem. Mají velice klíčivá semena a krátký životní cyklus. Do biomasy investují jen málo (GRIME 1990).

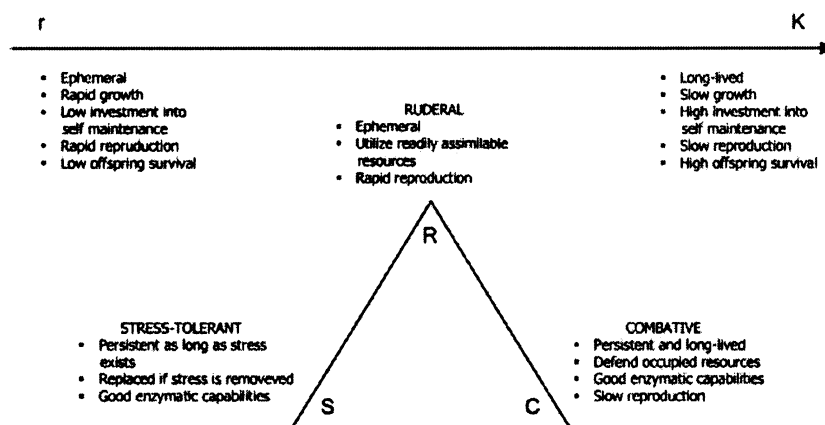
Tyto tři vyhraněné možnosti strategií popsal Grime jako tři vrcholy trojúhelníku, ve kterém se v různých vzdálenostech od vrcholů nachází všechny rostlinné druhy.



**Obr. 5** Grimeův model životních historií. C označuje kompetici, R disturbance, S toleranci ke stresu. (a) Kombinace (např. CSR) představují přechodné formy životních strategií podle Grimeovy definice. (b) Přehled životních strategií pro většinu stromů a keřů (T&S), lišejníků (L), dvouletých rostlin (B) a jednoletých rostlin (A). (Převzato z GRIME *et al.* 1990)

Strategii C a R přibližně odpovídá r-strategie. Patří k ní vysoké růstové rychlosti a rychlá kolonizace substrátu o vysoké koncentraci (pro bakterie je příkladem rod *Pseudomonas* v rhizoplánu). S skupina v některých ohledech odpovídá autochtonním organismům s nízkými růstovými rychlostmi a schopnými zajištění přežití i v nutričně chudém prostředí (pro bakterie např. cellulolytické bakterie). Omezené stupně volnosti při zařazování C-S-R strategií do r/K kontinua nám ale takové převádění neumožňují (PROSSER *et al.* 2007). Dighton (2003) zase pojímá druhy časných stádií sukcese jako ruderalní strategie a pozdní stádia jako C a S strategie, nebo K-strategie.

U houbových organismů je dokonce pro složité vztahy koncept r/K opomíjen a k jejich popisu používáme téměř výhradně Grimeovo rozdělení (CANNON a SUTTON 2004).



Obr. 6 Schéma znázorňující rozdílné pojetí mezi r/K (Pianka) a R-C-S (Grime) strategií. (Upraveno podle DIGHTON *et al.* 2003)

### 3. APLIKACE KONCEPTU R/K NA BAKTERIE

#### 3.1. ROZDÍLNÁ POVAHA PROKARYOT A EUKARYOT

##### 3.1.1. Definice druhu, kultivovatelnost

U eukaryot je v současné době nejrozšířenější definice druhu následovná (MAYR 1942):

Je to soubor populací s jedinečným původem a historií, které mohou být z hlediska ekologického považovány za identické. Jedinci stejného druhu se mezi sebou mohou pářit za vzniku plodných potomků a jsou reprodukčně izolováni od ostatních druhů.

Hlavní definice druhu u bakterií jsou dvě:

- bakteriálním druhem se rozumí skupina kmenů, jejichž DNA hybridizují z více než 70%
- Bakteriálním druhem se rozumí množina kmenů, které jsou podobné typové druhové kultuře více, než ostatním kmenům

Definice druhu je u prokaryot problematičtější, než u eukaryot. Mezi komplikace patří především značná proměnlivost bakterií (výměny genetické informace mezi druhy i rody) a nekultivovatelnost většiny druhů. Relevantní zařazení do fylogenetického systému by bylo možné pouze na základě osekvenování 16S rRNA dané bakterie.



### 3.1.2. Ekotyp

Abychom mohli mluvit o bakteriálních populacích z hlediska jejich strategií, je nutné zavést jednotku stojící mezi jednotlivou bakterií a jejím rodem – ekotyp. Ekotyp představuje geneticky jedinečnou populaci, která je ovlivňována prostředím tak, že dochází k trvale odlišnému fenotypovému projevu. U bakterií se ekotypem rozumí populace, která je geneticky podobná danému kmeni, ale život v odlišném prostředí vyvolal vznik adaptivních mutací v genetické informaci, které se projevují i v původním prostředí (obr. 7). Dochází ke genetické speciaci pod vlivem prostředí (COHAN 2002). Ekotypy u bakterií nejsme díky morfologické podobnosti a malé velikosti bakterií schopni poznat *in situ*. Pro odlišení ekotypů od projevů fenotypové plasticity se proto standardně jedinci přesazují do přirozeného a obvyklého prostředí (ANDREWS 1991).

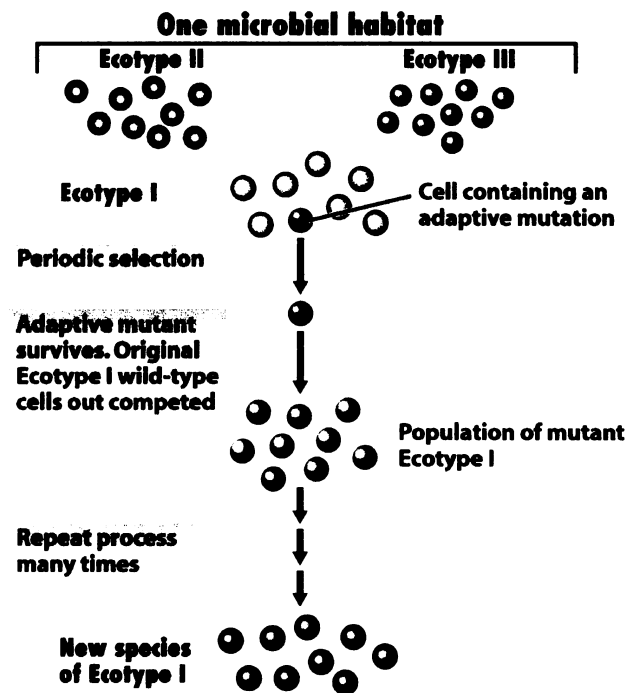


Figure 11-26 Brock Biology of Microorganisms 11/e  
© 2006 Pearson Prentice Hall, Inc.

Obr. 7

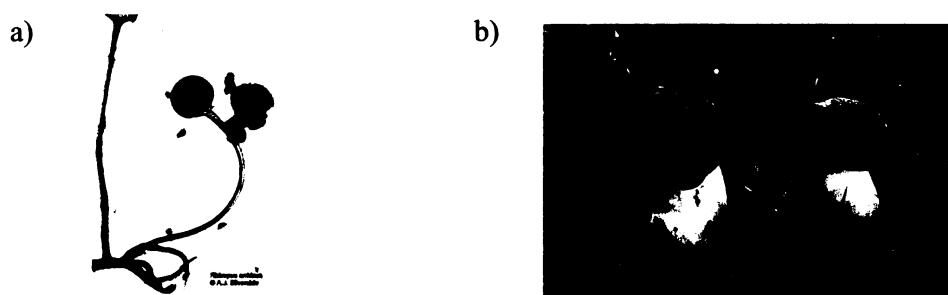
**Model speciace u bakterií.** Některé ekotypy mohou koexistovat v jednom habitatu, přičemž každý okupuje svou niku. Pokud se v jedné populaci objeví výhodná mutace, vznikne z této bakterie kolonie, která nahradí populaci původní. Dojde-li k takové mutaci vícekrát, může vzniknout i nový druh. Protože původní ekotypy nesoutěží s novým druhem o substrát, zůstávají v prostředí.

(Převzato z MADIGAN a MARTINKO 2006)

### 3.1.3. Bakterie a prostředí

Mikrobi jsou ovládáni difúzí, povrchovým napětím, viskozitou prostředí a v neposlední řadě Brownovým pohybem molekul. Spíše než v „prostředí“ žijí bakterie v „mikroprostředí“. Dělení na vodní, terestrické apod. je v pohledu na bakterie zavádějící, protože v rámci každého takového prostředí existují habitáty s naprosto odlišnými podmínkami. V tomto mikroprostředí jsou rozmístěny ostrůvky zdrojů, ke kterým se bakterie potřebuje přiblížit, aby je mohla využívat a růst (DWORKIN 2006).

Pro bakterie jsou velmi důležité gradienty látek, které se ustavují například v sedimentu. V gradientu mohou být kromě živin (zdroje uhlíku a dusíku) odstupňovány i teplota, redox potenciál (klesající koncentrace kyslíku proti rostoucí koncentraci  $H_2S$  směrem ke dnu), nebo záření. Pro růst a rozložení bakterií v prostoru jsou velmi důležité zejména koncentrační gradienty organických kyselin,  $H_2S$ ,  $CO_2$  a  $O_2$  (DWORKIN 2006). Gradienty, i když díky její heterogenitě méně rozsáhlé, vznikají také v půdě.



Obr. 8 **Narozdíl od makroorganismů, mikroorganismy se při vytváření plodnice nemusejí vyrovnávat s tíhou vlastního těla.** A) *Rhizopus arrhizus* (a) J. SILVERSIDE, Portal de información Médica y Científica de Panamá: [http://www.telmeds.org/AVIM/Amico/hongos\\_contaminantes/images/rhizopus/Rhizopus\\_arrhizus\\_2.jpg](http://www.telmeds.org/AVIM/Amico/hongos_contaminantes/images/rhizopus/Rhizopus_arrhizus_2.jpg) , b) *Boletus pruinatus*, MIROSLAV JUNEK, Biological Library: [www.biolib.cz/cz/taxonimage/id8178/](http://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id8178/))

### 3.1.4. Výživa a turnover biomasy v přirozeném prostředí

Vzhledem k tomu, že bakterie je závislá na přijímání živin z nejbližšího okolí a jejich transportu skrz vnější membránu, záleží jí na specifickém poměru povrchu k objemu. V soutěži s ostatními organismy v prostředí o substráty o nízké koncentraci se uplatňuje velikost buňky (se zvětšováním buňky klesá specifický poměr povrchu k objemu a buňka je v méně aktivním kontaktu s okolím), počet, rozmanitost a afinita transportérů živin v membránách (KONOPKA 2007).

V přirozeném prostředí tzn. v prostředí s limitovanými zdroji je pro bakteriální buňku důležitý zejména tok živin přes membránu a udržovací (maintenance) energie. Růstová rychlost je nižší, než růstová rychlost při nelimitovaném růstu, pokud dostupnost živin a jejich následný transport do buňky nemohou pokrýt energetické požadavky buňky při  $\mu_{max}$ . Specifická rychlost růstu bakterie v přírodě je tedy pouze zlomkem její maximální růstové rychlosti v laboratoři. Typicky tvoří méně, než 0,05% její maximální hodnoty (KONOPKA 2000).

Substrátová afinita a počet permeáz jsou hlavními determinantami úspěchu bakteriálního kmene v kompetici o živiny s ostatními kmeny. Substrátová afinita je charakterizována parametry  $K_s$  (konstanta, kdy je růstová rychlost poloviční) a maximální růstovou rychlostí  $\mu_{max}$ .

G<sup>-</sup> bakterie mohou pro zvýšení propustnosti do vnější membrány syntetizovat a umístit větší množství porinů. Například *E. coli* zvyšuje expresi OmpF až 20x v prostředí, kde je limitujícím zdrojem glukóza (LIU a FERENCI 1998). Průchod živiny přes cytoplazmatickou membránu vyžaduje proteinem zprostředkovaný aktivní transport. Spíše než o množství permeáz jde o to vytvořit co nejpestřejší paletu jejich druhů (KONOPKA 2000).

Živinami limitované buňky přizpůsobují své růstové rychlosti i množství proteinů a RNA. Množství ribozomů je v *E. coli* je přímo úměrné koncentraci nukleotidtrifosfátů (přenašečů energie) – tato energie podporuje transkripci ribozomální RNA. Fyziologický stav bakterie v živinami limitovaném prostředí je tedy důsledkem vyvážení transportu limitující živiny do buňky a vnitrobuněčnou kapacitou buňky proměnit tyto živiny v autokatalytické makromolekuly. Narang a Konopka provedli pokus (1997), ve kterém jednorázová kultivace bakterií proběhla na dvou velmi chudých ale odlišných médiích a potom na směsi obou médií. Bakterie rostly rychleji na směsi, z čehož vyplývá, že umí zvýšit transport limitující živiny do cytoplazmy, pokud to umožňují typy jejich membránových přenašečů – potom každý ze substrátů přispívá k růstové rychlosti jinak. V pokusu také zjistili, že bakterie více snížila koncentraci obou zdrojů uhlíku, pokud byly ve směsi, než pokud jí byly předloženy odděleně. Přítomnost jednoho substrátu tedy podporovala schopnost bakterie využívat nižší koncentrace substrátu druhého a naopak.

Při nízké růstové rychlosti je produkce biomasy velice energeticky náročná, protože většina energie je spotřebována na zajištění vlastního přežití buňky. Nízká růstová rychlost se projevuje zvýšeným obsahem proteinů v sušině buňky vzhledem k ostatním stavebním molekulám - nukleovým kyselinám, lipidům a cukrům. Bremer ukázal (1987), že v sušině bakteriální buňky stoupl obsah proteinů z 53% na 67% po snížení růstové rychlosti na 1/4.

Kromě schopností přijímat z prostředí živiny a vytvářet z nich biomasu mají na růstovou rychlost bakterie vliv i další environmentální faktory – snížená teplota způsobí snížení fluidity membrány a tak částečně sníží aktivitu transportních systémů (NEDWELL 1999). Příjem živin se tak sníží, což je dalším stresujícím faktorem pro buňku. Při opětovném zvýšení teploty se okamžitě zvýší růstová rychlost, protože buňka si z prostředí může účinněji brát živiny.

## 3.2. ROZDÍLNÉ VLASTNOSTI R- A K- STRATÉGŮ

### 3.2.1. Rozdílnosti prostředí pro život bakterií

Určité podmínky některých mikroprostředí podporují určité druhy bakterií a typy strategií. Zatímco například v mililitru vody ze slaneého jezera bylo nalezeno pouze 9 rozličných genomů, v centimentru krychlovém půdy z pastviny bylo nalezeno 8 800 odlišných genomů, ve starém mořském sedimentu dokonce 11 400 různých genomů (TORSVIK 2002).

#### 3.2.1.1. Půda jako prostředí

Volná půda je prostředím na živiny velice chudým. Díky své heterogenitě je ale také velmi složitá, k čemuž přispívá i značná rozptýlenost zdrojů ve velkém množství mikroprostředí.

Prostředí v půdě se mění vertikálně. Asi nejdůležitějšími faktory působícími na zde žijící organismy jsou chemické složení půdy (minerální a organické složky – obzvlášť přítomnost složitě rozkladatelných huminových kyselin a fulvokyselin), textura půdy (písek/štěrka/jíl), plynová fáze (dostupnost kyslíku a anoxická mikroprostředí) a voda (schopnost dešťové vody proniknout do půdního horizontu, podmáčení a rozpouštění solí ve vztahu k zachycování iontů půdou). Navíc půda prochází v průběhu roku a let značnými změnami v teplotě, vlhkosti, osmolaritě a dostupnosti kyslíku. Půda je tedy považována spíše za prostředí preferující K-strategii. Obecně nejrozšířenějšími půdními druhy jsou *Arthrobacter* a *Bacillus* (SCHINK 1998). Fierer a Jackson (2005) zjistili, že značný vliv na diverzitu bakteriálního společenstva má pH půdy a že ve většině případů rozložení a diverzita bakteriálních společenstev neodpovídá diverzitě a rozložení druhů vyšších organismů na stejném místě. Z výzkumu těchto autorů vyplývá, že pro celkové pochopení půdy bude třeba rozčlenit ji do mnoha a mnoha různých druhů habitatů. Například specifickými habitaty jsou půdní partikule, kdy v každé vrstvě partikule panují zcela odlišné podmínky, nebo habitaty vzniklé klíčením semen rostlin, či pravidelným zaplavováním dešťovou vodou způsobeným nerovnostmi v terénu. Díky dostupnosti rozmanitých typů živin (kořenové exudáty) v rhizosféře bychom zde očekávali vyšší diverzitu než ve volné půdě. Vysoké růstové rychlosti a možnost přerůstání všech ostatních

druhů jediným ale podporují výsledky Morgana a kol. (2005), podle kterých se nachází více druhů bakterií ve volné půdě než v rhizosféře.

#### 3.2.1.2. Prostředí sedimentu

Sediment se skládá z usazených a dopadajících organických i anorganických partikulí. Organické partikule jsou aktivně rozkládány a tráveny bakteriemi. Sedimenty jsou ale naprosto rozdílné například v eutrofním rybníku a v oceánu, nebo oligotrofním jezeře. Zatímco eutrofní jezero poskytuje sediment bohatý na organické látky, sediment oligotrofního jezera je postižen stálým nedostatkem živin. Na sediment působí především vodní sloupec – je to cesta, kterou se do sedimentu dostávají nejrůznější látky z povrchu. Horní vrstvy sedimentu jsou považovány za preferenční pro druhy s r-strategií (BOWMAN *et al.* 2003), protože je to vrstva s nejsnáze dostupnými různými živinami a bývá poměrně dobře provzdušněna. Vzhledem k tomu, že respirace aerobních a fakultativně anaerobních druhů je vysoce účinná, je pravděpodobné, že při dostatečné dostupnosti zdrojů uhlíku mají právě tyto bakterie nejvyšší růstový potenciál.

P. Lam (2003) poukázal na skutečnost, že amoniak oxidující bakterie (*Nitrosomonas*) se shlukují na partikulích sedimentu, čímž umožňují jiným nitrifikačním bakteriím žít ve volné vodě vedle sebe bez kompetice (anebo viděno jinak vytlačují ostatní nitrifikační bakterie do volného prostoru) – to přináší velké možnosti pro nitrifikaci například v proudech podmořských pramenů (LAM *et al.* 2003).

#### 3.2.1.3. Vodní prostředí

Narozdíl od terestrických prostředí je vodní prostředí pro mikroorganismy jednodušší, protože organismus je chráněn jak proti vyschnutí, tak proti prudkým změnám např. v teplotě. Voda je dobrým rozpouštědlem pro mnohé soli a plyny, takže vodní prostředí je celkově daleko méně heterogenní, než např. prostředí půdní. Vodní sloupec je podle teploty stratifikován na epilimnion, metalimnion a hypolimnion, což jsou vrstvy o různých teplotách, tedy i hustotách a s různě velkou koncentrací kyslíku a intenzitou slunečního záření. Co do bohatosti živin je značný rozdíl mezi oceánem (který představuje z hlediska dostupnosti živin rozlehlou vodní poušť) a eutrofním jezerem. Oceán tedy považujeme za prostředí preferující K-selekcí, zatímco silně eutrofní jezera za prostředí preferující r-selekcí (např. sinice). Stejně jako v předešlých habitatech ale i zde existují výjimky a specifická mikroprostředí (mořský sníh) (SCHINK 1998).

### 3.2.2. Růstové rychlosti

Výše jsem se už zmínila o tom, že je to v první řadě růstová rychlost, co utváří náš náhled na životní strategii bakterie. Pomalý růst vždy odpovídá K-stratégovi a rychlejší růst r-stratégovi. Této vlastnosti značně využíváme při určování strategie kmene v laboratoři (viz dále). Růstová rychlost byla při různých studiích změřena jako srovnávací charakteristika již mnohokrát, i když šlo o studie zaměřené jiným směrem.

Bollmann (2002) pěstovala amoniak oxidující bakterie *Nitrosomonas europaea* a *G5-7*, blízkého příbuzného *Nitrosomonas oligotropha*, při nízkých koncentracích amoniaku. Z předešlých výzkumů bylo známo, že *Nitrosomonas europaea* je nepřilíš úspěšným kompetitorem o amoniak, ale po jeho přidání do média dokáže velice rychle růst (je tedy r-stratég). Tato vědecká skupina naměřila v rámci experimentu růstové rychlosti po přidání živiny po dvou týdnech hladovění pro *N. europaea* průměrně  $0,133 \text{ h}^{-1}$  a pro *G5-7* při naprosto stejných podmínkách  $0,08 \text{ h}^{-1}$ . I v přítomnosti dostatku živin tedy *G5-7* rostl pouze asi poloviční rychlostí, než *Nitrosomonas*.

Weinbauer (1998) srovnával životní strategie *Comamonas acidovorans* a *Aeromonas hydrophila*. Skutečnost, že *Aeromonas* je metabolicky velmi přizpůsobivý a *Comamonas* odolný vůči žíru prvoků napovídá, že *Aeromonas* bude r-stratég, zatímco *Comamonas* bude K-stratég. Weinbauer zjistil, že ve vodě s koncentrací živin takovou, jako byla v rybníce při zahájení pokusu by samotný *Comamonas* rostl rychlostí  $0,11-0,13 \text{ h}^{-1}$ , *Aeromonas* rychlostí  $0,26-0,31 \text{ h}^{-1}$  a celé nenarušené společenství i s ostatními druhy ve vodě žijícími a ovlivňované kompeticí roste rychlostí  $0,04-0,08 \text{ h}^{-1}$ . Vzhledem k ostatním vlastnostem obou populací (viz dále) znovu odpovídají růstové rychlosti *Comamonas* a *Aeromonas* konceptu r/K.

Metodologií určení životní strategie se zabýval také I. Salvesen (1999). Vyséval různé směsi bakterií izolované z půdy na misky a zjišťoval, jak podle známého r/K konceptu jejich růstové rychlosti odpovídají. Zjistil, že 71% z celkového počtu bakterií ve vzorku vyrostlo po jednom dni kultivace a jejich růstová rychlost byla minimálně  $0,32 \text{ h}^{-1}$ . Časový úsek 24h a minimální růstovou rychlost  $0,32 \text{ h}^{-1}$  potom zavedl jako kritéria pro určení r-stratégů. Tento výzkum výrazně usměrnil použití tzv.  $T_v$  metody v mikrobiologii (viz dále).

### 3.2.3. Přizpůsobivost

#### 3.2.3.1. Jak se bakterie přizpůsobují

Mikrobi obecně jsou v ekologii považováni za velmi přizpůsobivé organismy. Například *Escherichia coli* disponuje nesmírně širokou biosyntetickou přizpůsobivostí. Je schopna

syntetizovat všech 20 esenciálních aminokyselin a v nepřítomnosti cukru může jakoukoli aminokyselinu použít jako náhradní zdroj uhlíku. *E. coli* obsahuje více než 75 metabolických drah, skládajících se z minimálně 300 enzymatických reakcí (ANDREWS 1991).

Maharjan a kol. (2006) vystavili předem charakterizovanou rychle se vyvíjející populaci *Escherichia coli* s vysokou mutační rychlostí limitaci glukózou a sledovali, jaké různé adaptace se za daného stavu vyvinou. Po 26 dnech v kultuře koexistovalo devět různých kmenů. Lišily se jak růstovou rychlostí, tak růstovým výtěžkem, využíváním transportérů glukózy a utilizací kyslíku. Kmeny využívaly různou měrou transportéry Mgl a Pts (oba se liší ve spotřebě energie na transportovanou molekulu glukózy), což ovlivnilo i rovnováhu ATP v buňce. Kmeny s nízkým růstovým výtěžkem měly zvýšenou metabolickou rychlost, čímž ještě rychleji rozkládali glukózu na CO<sub>2</sub>. Rychlejší energetický metabolismus byl tedy na úkor růstového výtěžku (snížení o 25%) – podle Maharjana došlo k pokusu o r-strategii, který ovšem nebyl efektivní, protože od r-stratégů očekáváme vyšší růstové výtěžky zároveň s rychlým energetickým metabolismem. Kmen, který využíval zdroje efektivněji, vykazoval nižší míru respirace – došlo k mutaci v respiračním řetězci, dal se tedy na cestu K-stratéga! Z devíti adaptovaných druhů se v pokusu naprosto překvapivě vyvinulo vedle sebe šest druhů rozdílných metabolických a výtěžkových úspěšných strategií pod limitací jediným zdrojem. To znamená, že k diferenciaci ekotypu není nutně třeba rozdílných nik.

Weinbauer zjistil, že K-stratég *Comamonas* produkuje podstatně méně exoenzymů a vykazuje růst na daleko menším množství typů uhlíkatých sloučenin, než r-stratég *Aeromonas*. To odpovídá metabolické přizpůsobivosti bakteriálních r-stratégů. Zároveň ale byl *Comamonas* schopen využívat daleko více druhů aminokyselin nabídnutých z média, což svědčí o jeho schopnostech přednostně zpracovávat složitější látky (WEINBAUER a HÖFLE 1998).

#### 3.2.3.2. transkripční faktor RpoS

Jinou studii na *E. coli* provedla skupina Kingové (2004). Sledovala vliv rozdílných koncentrací transkripčního faktoru RpoS, který je schopen přepínat metabolické schopnosti bakterie při vnějším stresu, v bakteriálních buňkách.

Hladina transkripčního faktoru RpoS (též  $\sigma^S$ ) je hlavní determinantou fitness bakterií v prostředí s nízkou dostupností živin. Rozdílné hladiny RpoS mají vliv jak na soutěživost kmene o živiny, tak na množství typů využitelných substrátů. Díky těmto vlastnostem má RpoS značný vliv na divergenci ve vývoji různých kmenů, na jejich fenotypové projevy a hledání kompromisu mezi fertilitou a odolností (HENGGE-ARONIS 1993).

Kmeny s vyšší koncentrací tohoto transkripčního faktoru jsou více rezistentní k okolnímu stresu, ale jsou schopny využít malé množství druhů substrátů. Naopak kmeny s nižší hladinou RpoS mají široké nutriční možnosti a účinné vysokoafinitní transportní systémy, ale externímu stresu se příliš bránit neumí. RpoS tedy naprosto fatálně ovlivňuje funkce jak r- tak i K-strategů.

Zvláštní a překvapivý inverzní vztah mezi stresovou odolností a schopnostmi využívat substráty byl vypořádán zejména na *E. coli* Kingovou a kol. (2004). Zkoumali šest různých kmenů *rpoS*<sup>+</sup> („divoký kmen“, *wt*) a zjistili, že různé mutace v genu *rpoS* mají za následek rozdílnou schopnost odolávat stresu. Mutace v RpoS způsobila ztrátu odolnosti k hladovění, k osmotickým šokům a rovněž k nízkému pH. Kingová pěstovala všechny kmeny na médiu s acetátem. Ty, které měly vysokou hladinu RpoS, na něm rostly podstatně hůře. Ovšem po pěti dnech růstu na acetátu se u kmenů s vysokou hladinou RpoS objevilo několik rychleji rostoucích kolonií s nízkou hladinou RpoS - pravděpodobně došlo k částečné adaptaci formou mutace v *rpoS* genu. Odlišné chování bakterií s vysokou a nízkou hladinou tohoto sigma faktoru ale zcela neodpovídá strategiím popsaným konceptem r/K. Kingová a kol. navrhli pro schopnosti populace volit si životní strategii hladinou RpoS používání termínu SPANC rovnováha („self-preservation and nutritional competence“), který se do určité míry s konceptem r/K překrývá. SPANC rovnováha označuje volbu kompromisu mezi odolností a nutričními možnostmi – s růstovou rychlostí přímo nesouvisí. Představu Kingové podporuje i zjištění, že adaptace SPANC popsatelné různými hladinami RpoS v bakteriálních buňkách jsou v přírodě velice časté.

Notley-McRobb se svou skupinou sledovala změny v *rpoS* u bakterií *E. coli* a *Salmonella enterica* při limitaci glukózou a dusíkem. Zjistila, že při pěstování *wt* kmene (*rpoS*<sup>+</sup>) může dojít buď k *rpoS*<sup>-</sup> mutaci, nebo pouze k poškození genu. Četnost a míru mutací ovlivňovala míra vnějšího stresu. Například současná limitace kmene glukózou a působení kyseliny způsobily utlumení mutací v *rpoS*. Protože se v buňce vyskytují i jiné transkripční faktory (např.  $\sigma^{70}$  a  $\sigma^{32}$ ), které soutěží o RNA-polymerázu, a protože anti- $\sigma^{70}$  je pod kontrolou RpoS, jsou při uplatnění různých faktorů a jejich antagonistů zajištěny různé kombinace exprese některých genů (např. *lamB* a *mglBAD* – vysokoafinitní transportní systémy). V mutantách *rpoS* je například při omezené dostupnosti glukózy silně zvýšena exprese *lamB* a *mglBAD*, což je pro bakterii značnou selekční výhodou. Jednodenní růst při limitaci glukózou způsobil čtyř- až pětinasobné zvýšení exprese *mglBAD* a *lamB*. Existuje tedy inverzní vztah mezi expresí RpoS na jedné straně a *mglBAD* a *lamB* proteinů na straně druhé. Vyšší hladina RpoS v buňce znamená utlumení funkčnosti vysokoafinitních transportérů živin.



Kromě změn v expresi výše zmíněných přenašečových systémů, snižuje RpoS také propustnost vnější membrány bakterií - široký pór OmpF je pod negativní kontrolou RpoS. Mutace v *rpoS* mají tedy na bakterii široký dopad (PRATT *et al.* 1996). Pod kontrolou RpoS je také syntéza glykogenu (HENGGE-ARONIS a FISCHER 1992) – sledováním hladiny a struktury glykogenu můžeme snadno pozorovat přizpůsobení se kmenů různým podmínkám. Stejně výsledky jako pro glukózu byly získány i pro limitaci dusíkem (NOTLEY 2001).

#### 3.2.4. Kompetice o živiny

Základními srovnávacími charakteristikami v ohledu kompetice o živiny jsou  $K_s$  (saturační konstanta, která označuje takovou koncentraci substrátu, při které je růstová rychlost poloviční oproti maximální růstové rychlosti) a  $v_s^0$  (SCHINK 1998) (afinitní konstanta nezávislá na růstu, která vychází z toho, jakou měrou by organismus přijímal substrát při jeho koncentraci blízké se nule). V heterogenní mikrobiální komunitě vedou nízké koncentrace dostupných živin a naplněná nosná kapacita prostředí k selekci mikroorganismů s vysokými růstovými výtěžky (ANDREWS 1986).

Höfle při studiu bakterioplanktonu narazil na úkaz, který vypovídá o schopnosti bakteriálních r-strategů vítězit nad ostatními v době blahobytu. Zkoumal zastoupení 5S rRNA ve vzorku rybníční vody po přidání média bohatého na různé druhy aminokyselin, sacharidů a proteinů. Zjistil, že během prvních šesti dní zůstala celková izolovaná 5S rRNA stále 118 nukleotidů dlouhá a beze změn, což odpovídá dominanci jediného bakteriálního druhu. To je vzhledem k pestrosti nabízených živin poněkud překvapivé, ale Höfle jako vysvětlení navrhuje skutečnost, že dominující bakterie měla vysoce účinné vychytávací systémy pro aminokyseliny a byla schopna velmi rychle produkovat peptidázy pro jejich utilizaci – přerostla tedy všechny ostatní. Tato bakterie byla ve vodě přítomna v malém množství ještě před přidáním „luxusního“ média a po jeho vyčerpání téměř vymizela (HÖFLE 1992).

#### 3.2.5. Kompetice toxiny

Přidáme-li do prostředí s limitovanými živinami (ekosystém s více bakteriálními druhy nebo i chemostat s jedním bakteriálním kmenem) toxickou látku v koncentraci, která inhibuje růst bakterií rostoucích nelimitovaným růstem, sníží se spotřeba živin a to zvýší dostupnost zdrojů. Snazší dostupnost zdrojů zase podpoří růst přítomných bakterií, a to i takových, které přímo trpí přítomností toxického inhibitoru růstu. V prostředí s limitovanými zdroji tedy toxická látka, která by v prostředí s nadbytkem limitovala růst zde žijících bakterií, ani citlivým bakteriím

výrazně neubliží. Tento fenomén ale platí pouze pro ekosystémy vyskytující se na hranici nosné kapacity prostředí (KOCH 1981).

Luckinbill (1978) zjišťoval vliv sekundárních metabolitů K-strategů na růst r-strategů. Srovnával chování kmenů *E. coli* vypěstovaných v obou typech (r a K) selekčních podmínek – přizpůsobení detekoval reverzibilními mutacemi v *his* genu. Očekával, že kmeny adaptované na K-podmínky budou následně ve směsi s druhým kmenem kompetičně úspěšnější v K-selekčním prostředí a naopak. Realita byla ale jiná – v obou prostředích po přidání směsi adaptovaných kmenů převážil K-adaptovaný kmen. Luckinbill tedy prověřoval, zda jeho výhody spočívají v růstové rychlosti, nebo v sekreci látek, které by inhibovaly růst druhého kmene. Přidal ke kultuře r-selektovaných kmenů filtrát z kultury K-selektovaných kmenů odebraný při nízké a vysoké populační denzitě. Skutečnost, že po přidání filtrátu z K-selektované kultury o vysoké populační denzitě k r-selektované kultuře se růst r-strategů výrazně zpomalil, dokazuje, že při vysoké populační denzitě vylučovaly K-adaptované kmeny metabolit, který omezoval v růstu ostatní (LUCKINBILL 1978).

### 3.2.6. Odpověď hladovějících bakterií na přidání substrátu

Eilersová zkoumala hladovění u bakterií pelagiálu Severního moře. Pracovala s kmeny *Alteromonas* a *Colwellia*, s rodem *Vibrio* a *Oceanospirillum*. Zabývala se jejich aktivací po různě dlouhém období hladovění. Kmeny příbuzné rodům *Vibrio*, *Alteromonas* a *Colwellia* si během hladovění zachovaly vysoký podíl ribozomů v nerostoucích buňkách. Autorka z toho usoudila a následně potvrdila, že tyto kmeny jsou schopné po přidání živin rychle reagovat na změnu růstových podmínek a začít růst. Naproti tomu rod *Oceanospirillum* v období hladovění z kultury vymizel. *Alteromonas*, *Vibrio* a *Colwellia* tedy považujeme za r-strategie (rostou jako první). *Alteromonas* a *Colwellia* ovšem dobře rostou i v chudé mořské vodě s nízkým obsahem uhlovodíků, což potvrzuje tvrzení Kocha, že saturační konstanta r-strategů pro určitý substrát může být velmi nízká (EILERS *et al.* 2000).

*Nitrosomonas europaea* je rodem, který rovněž velice rychle reaguje na přidání živin do prostředí, je to r-strateg. Bollmannová (2002) zkoumala *N. europaea* a bakterii G5-7 oxidující amoniak. V koncentracích amoniaku kolem 200  $\mu\text{M}$  převažoval v kultuře *N. europaea*, při poklesu koncentrace amoniaku na 10  $\mu\text{M}$  ho přerostl G5-7. To ale samo o sobě k potvrzení strategie nestačí: Bollmannová naočkovala čisté kultury G5-7 a *N. europaea* do minimálního média s 5 mM amoniaku. Jakmile bakterie amoniak vyčerpaly, začala sledovat jejich hladovění. Nezávisle na délce období hladu byl *N. europaea* schopen znovu začít růst (produkoval nitrity) 1-2h po přidání amoniaku. Po 1-4 týdnech hladovění spotřeboval přidaný amoniak za 2 dny,

po 10 týdnech za 4 dny. *G5-7* naproti tomu začal oxidovat amoniak okamžitě po jeho přidání. Na druhou stranu ty buňky *G5-7*, které hladověly déle než dva týdny, se po přidání amoniaku výrazně hůře vzpamatovávaly. Po čtyřech týdnech hladovění trvala doba lagu *G5-7* po přidání amoniaku několik hodin a po 10 týdnech trvalo 5 dní, než začal *G5-7* amoniak oxidovat a dalších 5 dní, než amoniak zcela spotřeboval. Přestože při kratších obdobích hladu trvala doba lagu *N. europaea* po přidání amoniaku 1-2 h, experiment prokázal jeho selekční výhodu v prostředí s kolísajícími koncentracemi amoniaku (nestabilní prostředí) a tedy r-strategii. S prodlužujícím se obdobím hladu klesala růstová rychlost obou kmenů, ale *N. europaea* rostl za všech okolností rychleji než *G5-7*.

### 3.2.7. Vydělování nik jako následek volby mezi r a K strategií

Přestože se zpočátku předpokládalo, že rozdílné podmínky mohou jeden bakteriální druh ovlivnit natolik, že se jim zcela přizpůsobí a dojde k divergenci ve vývoji předka, zjistil Kassen (2004), že rozrůznění nik není podmínkou divergentního vývoje populace. Maharjan (2006) to následně otestoval a doložil na diverzifikaci jediného kmene *E. coli* (tento příklad byl již uveden v kapitole Přizpůsobivost).

Vertikální členění nik lze demonstrovat následujícím příkladem sedimentu antarktického kontinentálního šelfu. Zatímco v provzdušněných svrchních 40 mm sedimentu žije poměrně malé množství druhů bakterií, v hloubkách mezi 1,5 – 2,5 cm byla nalezena větší bohatost druhů; převažovaly zde  $\gamma$ - a  $\delta$ - proteobakterie. V hloubkách okolo 20 cm začaly proteobakterie ustupovat jiným skupinám, diverzita druhů se snížila, nicméně zastoupení různých systematických skupin bylo větší. Bakteriální biomasa ve vzorku z 20 cm hloubky byla pouze pětina proti vzorku z hloubky 2 cm. Důvodem menší biomasy může být nižší dostupnost zdrojů a tedy větší závislost bakterií na vysokém růstovém výtěžku. Diverzita povrchových vrstev sedimentu je však malá, přestože nedostatkem zdrojů zde organismy netrpí. Rozdílné důvody pro menší biomasu v hloubce a sníženou diverzitu na povrchu sedimentu mohou být vysvětleny následovně: Svrchní oxickou vrstvu obývají oportunní druhy bakterií schopné rychlého růstu, metabolicky přizpůsobivé, většinou aerobní nebo fakultativně anaerobní, tedy r-strategové. Tito rychle narůstají do vysokých denzit a přerůstají tak ostatní druhy. Vrstva ve 20 cm hloubce je osídlena pozvolna rostoucími K-strategy schopnými přežít v trvale nepříznivých podmínkách, jejich populace narůstají nízkých denzit a tvorba biomasy je pomalá a náročná (BOWMAN 2003).

Podobnou situaci pozoroval i Weinbauer u *Aeromonas* a *Commamonas* (1998), kde zatímco r- strateg *Aeromonas hydrophila* okupoval hlavně anoxický metalimnion, ke je vysoká

mikrobiální aktivita, K-stratég *Comamonas acidovorans* preferoval oxický epilimnion. *Comamonas* je díky malému nárůstu biomasy a schopnosti vytvářet až trojnásobně velké buňky vysoce odolný proti žíru prvoků a *Aeromonas* značně metabolicky přizpůsobivý, což koreluje s jejich rozdělením v prostoru. V epilimnionu byla pozorována vysoká úroveň predace, což pravděpodobně způsobuje vylučování *Aeromonas* z této vrstvy, přestože má při srovnatelných podmínkách vyšší růstovou rychlost, než *Comamonas*. Nízká aktivita predátorů v metalimnionu vysvětluje vysoké počty *A. hydrophila* v této vrstvě. *Comamonas* navíc umí využít pouze 8% typů jednoduchých uhlovodíků využívaných *Aeromonas*, přičemž velké množství dostupných uhlovodíků bylo nalezeno právě v metalimnionu (WEINBAUER 1998).

Zvýšenou diverzitu v podmínkách s menší dostupností zdrojů pozoroval i Dilly při výzkumu zemědělských půd v Německu (2003). Jak s rozkladem humusu klesala aktivita biomasy, prudce stoupala genotypová diverzita (což odpovídá rozvoji druhů adaptovaných na chudá prostředí). Situace jde opět vysvětlit přítomností r-strategů v čerstvém humusu a K-strategů ve volné půdě.

### 3.2.8. Odpověď r a K strategů na žír prvoků a predaci fágy

Hlavním zdrojem živin pro prvoky, vířníky a některé korýše skupiny *Copepoda* ve vodě je bakteriální biomasa. Ve vodním sloupci je žírem a infekcí bakteriofágy udržována průměrná hustota  $10^4$ - $10^6$  bakteriálních buněk na mililitr.

Žírem se snižuje početnost bakteriální populace, ale současně se jí snižuje kompetice o živiny a jejich spotřeba, což zvyšuje růstovou rychlost. Zvýšení růstové rychlosti udržuje početnost bakteriální populace, která je pak stále zhruba stejně aktivní (v úvahu ale musíme brát denní a i roční cykly).

V 1 mililitru vody ze sladkovodního rybníka najdeme cca  $10^7$ - $10^8$  virových partikulí a více než 2% zde žijících bakterií jsou infikována. Nicméně účinná regulace početnosti populace je limitována na situace, kdy se ve vodě vyskytují vysoké hustoty geneticky velice podobných nebo stejných jedinců (např. masový výskyt sinic, *flos aquae*). Bakteriální populace ve vodním sloupci jsou totiž většinou málo početné a geneticky velmi heterogenní (SCHINK 1998).

Lebaron a kol. vyjádřili předpoklad, že dostupnost substrátu a žír jsou hlavními faktory řídícími sukcesi bakteriálních společenstev a následně změny v bakteriální produkci. Žír je na hustotě závislý a ovlivňuje především druhy s vysokou růstovou rychlostí, které tak jsou schopné narůst do vysoké hustoty. Přispívá tedy k omezování druhů rozvíjejících r-strategii. Ve vodním sloupci jsou nejčastěji zastoupené rody *Ruegeria*, *Cytophaga*, *Sulfitobacter* a *Flavobacterium*, jsou

všudypřítomné a díky schopnosti regulovat velikost buňky v závislosti na predačním tlaku jsou schopny žíru odolávat (LEBARON 2001).

### 3.3. ZÁSTUPCI STRATÉGŮ r A K

#### 3.3.1. Tabulka vybraných zástupců

V tab. 2 jsou uvedeny příklady zástupců bakteriálních r- a K-strategů.

<i>Sulfitobacter pontiacus</i>	LEBARON 2000	<i>Ruegeria gelatinovorans</i>	LEBARON 2000
<i>Aeromonas hydrophila</i>	WEINBAUER 1998	<i>Arthrobacter sp.</i>	WINOGRADSKY 1924
<i>Nitrosomonas urea</i>	CEBRON 2003	<i>Nitrosomonas oligotropha</i>	CEBRON 2003
<i>Nitrobacter sp.</i>	SCHRAMM 1999	<i>Comamonas acidovorans</i>	WEINBAUER 1998
<i>Nitrosomonas europaea</i>	BOLLMANN 2002	<i>Nitrospira sp.</i>	BOLLMANN 2002
<i>Escherichia coli</i>	MAHARJAN 2006	<i>Escherichia coli</i>	MAHARJAN 2006
<i>Pseudomonas sp.</i>	WINOGRADSKY 1924	<i>Oceanospirillum sp.</i>	EILERS 2000
<i>Alteromonas sp.</i>	EILERS 2000	<i>Flavobacterium</i>	ABELL 2005
<i>Colwellia sp.</i>	EILERS 2000	<i>Nitrospira moscoviensis</i>	EILERS 2000
<i>Vibrio sp.</i>	EILERS 2000	<i>Micrococcus apod.</i>	SMIT 2001
<i>Bacillus cereus</i>	LUO 2007	<i>Bosea</i>	DANDIE 2007
<i>Aureobacterium sp.</i>	SMIT 2001	<i>Bradyrhizobium</i>	DANDIE 2007
<i>Acidobacterium</i>	LUO 2007	<i>Anaeromyxobacter</i>	
<i>Pseudomonas mandelii</i>	DANDIE 2007	<i>dehalogenans</i>	EILERS 2000

Tab. 2 Přehled vybraných zástupců r- a K- strategů.

#### 3.3.2. Životní strategie vybraných nitrifikačních bakterií

Oblíbenou skupinou bakterií jsou pro mikrobiální ekology bakterie nitrifikační, jejich životní strategie výborně prozkoumány.

Bollmannová podrobně studovala především řády *Nitrosomonas* a *Nitrospira*. V její práci najdeme jeden z nejucelenějších náhledů. Zjistila, že strategie nitrifikačních bakterií se v rámci jednotlivých druhů a kmenů významně liší, že r-stratég *Nitrosomonas europaea* má daleko vyšší  $K_s$  pro amoniak než blízký příbuzný *Nitrosomonas oligotropha* G5-7, a že rozdíl v jejich  $K_s$ , růstových rychlostech a přežívání období bez amoniaku naprosto odlišuje jejich životní strategie (viz. výše). Na K-strategii *Nitrosomonas spp.*, *Nitrosomonas clusteru 6a* (*N. oligotropha* a G5-7) a rodu *Nitrospira* se shodují skupiny Bollmannové, Schramma (1998, 1999) i Cébrona (2003). Stejná shoda panuje i v otázce r-strategie *Nitrosomonas clusteru 7* a *Nitrosomonas europaea*.

### 3.4. SUKCESE V PŮDĚ

#### 3.4.1. r/K koncept a půdní sukcese

Kontinuum r/K (2.1.1.2.) odpovídá sukcesi tak, že v jejích nejčasnějších stádiích po objevení nového habitatu převažují druhy s nejvyšší růstovou rychlostí (r-strategové) a jak ekosystém spěje do rovnováhy, zvyšuje se kompetice o živiny a převažují K-strategové. Vyšší nabídka živin může u r-strategů vést k vymizení genů potřebných ke zpracování složitých substrátů, které se nachází v K-selekčním prostředí. Takto adaptované populace jsou potom schopny odolávat např. predátorům v rhizoplánu populační explozí za příznivějších podmínek (ANDREWS 1986).

Pokud jde o půdu, vyskytují se zde různé poměry r- a K- strategů v závislosti na čase a hloubce. Během zrání kořene se společenstvo skládající se převážně z r-strategů spotřebováním živin mění na společenstvo s převahou K-strategů, které odpovídá volné půdě. Na počátku je kořen dočasným nepřeplněným prostředím, vylučuje velkou dávku exudátů – jednoduchých cukrů a aminokyselin, ale během jeho vývoje je činností mikroorganismů naplněna nosná kapacita prostředí a dostupné substráty jsou vyčerpány. Navíc se v prostředí starých kořenů vyskytují toxiny a antibiotické látky jako produkty metabolismu kompetujících organismů (DE LEIJ 1993).

Rhizosférový efekt způsobuje, že poměr bakteriální biomasy v rhizosféře a volné půdě se pohybuje mezi 2 a 20 (BRIMECOMBE 2001). Ve srovnání vzorků skleníkových a polních půd odebraných z kořenů rostlin v době květu bylo v polních půdách nalezeno pouze 20% r-strategů v populaci, zatímco ve skleníku 80%. Skleník je ovšem uměle udržovaným habitatem, je v něm podstatně více dostupných živin, a protože zde přítomnou půdu pravidelně narušujeme, vytváříme nestálé prostředí, na kterém se s každým kypřením, hnojením a zavlažením spouští nová sukcese (De LEIJ 1993).

Ve studii Artursona a Janssona (2003) bylo potvrzeno, že gramnegativní pseudomonády jsou aktivní především v rhizosféře. Naopak grampozitivní bakterie byly aktivní ve volné půdě s výskytem houbových vláken mykorhizních hub a malým množstvím živin.

S větším podílem K-strategů ve společenstvu půdy dochází ke snižování celkové mikrobiální aktivity a zvyšování diverzity. Zatímco při r-selekcí převažují v půdě  $\alpha$ - a  $\gamma$ -proteobakterie, K-selekcce podporuje např. rod *Acidobacterium* (FRANZ *et al.* 2008).

Protože při primární sukcesi rostlin je jejich hustota nízká, nemůže být počáteční osidlování půdy mikroorganismy podporováno jen kořenovými exudáty. Je podporováno například také

vzdušnou a fluvio-glaciální depozicí organického detritu (unášení částic vodou uvolňovanou z tajícího ledu) a zbytky těl živočichů. Primárním sukcesním stádiím rostlin – přesněji vývojem prvních kořenů v půdě - odpovídá r-selekční prostředí. Nízký poměr  $G^+$  ke  $G^-$  bakteriím zjištěný analýzou mastných kyselin v mladých ledovcových půdách v rhizosféře *Poa alpina* vypovídá o tom, že se zde skutečně vyskytují především r-strategové (TSCHERKO 2004).

Noll (2005) zkoumal zastoupení druhů v průběhu sukcese po zaplavení rýžovišť. V oxické zóně převládaly krátce po zaplavení  $\beta$ -proteobakterie (*Aquabacterium*, *Herbaspirillum*, *Janthinobacterium*, *Telluria*), v anoxické zóně 2 dny po zaplavení převládly celulolytické bakterie rodu *Clostridium*.  $\beta$ -proteobakterie a *Clostridium* patří mezi bakterie nejčasnějších stádií sukcese (pomalejší růst klostridií souvisí s jejich méně efektivním fermentativním metabolismem). Při ustavování rovnováhy začala převládat *Acidobacteria*, *Verrucomicrobia*, *Myxococcales* a rody *Nitrospira* a *Methylobacter*.

#### 3.4.2. Vliv znečištění rtutí na půdní sukcesí

Po znečištění prostředí rtutí dochází k podobnému jevu, jako při působení bakteriálních a houbových toxinů. Buňky citlivé na rtuť podléhají lyzi, čímž poskytují více živin ve formě organických látek z vlastního těla heterotrofům odolným vůči rtuti. Ve znečištěném prostředí začaly silně prosperovat bakterie rezistentní k rtuti a celkově se snížila diverzita, což v kombinaci se zvýšeným množstvím živin vedlo k preferenci rychle rostoucích druhů (r-selekční podmínky). Narozdíl od diverzity druhů se počet rozdílných metabolických drah rtutí stresovaného společenstva zvýšil, což dokazuje schopnost r-strategů využívat velké množství typů jednoduchých uhlíkatých látek a jejich přizpůsobivost k různým a stále se měnícím prostředí (viz. výše) (RASMUSSEN *et al.* 2001).

#### 3.4.3. Vliv invaze jiného druhu na vyvíjející se společenstvo

Několik vědeckých skupin zabývajících se mikrobiální ekologií a bakterií *Burkholderia cepacia* provedlo také studie vlivu její introdukce do přírodního ekosystému. *B. cepacia* je bakterie nesoucí tzv. Ti-plazmid, pomocí kterého vytváří nádory na kořenech rostlin, proniká do buněk rostliny a zde využívá rostlinou vyrobené látky jako živiny. *B. cepacia* může tedy mít vliv na společenstvo rhizoplánu. Při zanesení *B. cepacia* do rhizoplánu mladých rostlin *Zea mays* (do 4 týdnů) došlo k výrazné redukci r-strategů, kdežto její introdukce do rhizoplánu dospělých rostlin bakteriální společenstvo výrazně neovlivnila. To potvrzuje tvrzení, že r-strategové jsou vnímavější ke změnám v prostředí a jsou tedy charakterističtí pro nestálá prostředí (NACAMULI 1997, CICCILLO 2002).

### 3.5. METODOLOGIE ROZPOZNÁNÍ TYPU STRATEGIE ZVOLENÉHO BAKTERIÁLNÍ KOLONIÍ

Vzhledem k potížím s určováním životních strategií bakterií *in situ* je nejčastěji využívanou metodou pro odlišení r- a K- strategů jejich kultivace na agarových plotnách a počítání kolonií.

Růstová rychlost byla uznána jako jediná a postačující metodologická charakteristika pro rozlišení mezi strategiemi u bakterií. Výhoda metody počítání kolonií na agarových plotnách v čase spočívá v její rychlosti, což umožňuje testování desítek tisíc bakterií denně a poskytuje kvalitní statistiky. Nevýhodou zůstává nekultivovatelnost některých druhů bakterií, které se v součtu neobjeví. S tím souvisí i možnost získání rozdílných výsledků podle rozdílného složení agarů a ne podle skutečného rozmístění strategů v prostředí. Vliv nekultivovatelných bakterií na médiu lze do určité míry upřesnit použitím difúzní komory (BOLLMANN 2007). Skutečným omezením počítání kolonií na agarových plotnách je však skutečnost, že takto získaná data neříkají nic o funkci kmene v rámci společenstva.

Prakticky vypadá metoda počítání kolonií následovně: Petriho miska obsahující TSA (tryptic soy agar) reprezentuje nutričně bohaté, nepřeplněné a růst neutlumující prostředí. Při zaočkování takové misky méně než 200 CFU (colony forming units) je umožněn růst obou typů strategů. Kolonie se potom sčítají každý den do doby, než se přestanou objevovat další kolonie. Při příliš vysokých počtech kolonií na misce se použije předem připravené větší zředění. De Leij (1993) použil misky s TSA a při kultivaci ve 25°C na nich pěstoval bakterie z připravených vzorků. Kultivace trvala 10 dní a kolonie byly sčítány a označovány každý den po dobu prvních šesti dní a nakonec ještě den desátý. Za relevantní považoval De Leij součty z misek s 5 - 200 koloniemi. Jako r-strategie označil bakterie, které při 0,1% TSA a 25°C utvořily viditelné kolonie do 24h (anebo na mediu pro pseudomonády do 48h).

Norská skupina Salvesena se také zabývala určením strategie u bakteriálních kolonií výsevem na agar. Upozornila na dva vzájemně odlišné přístupy. Při pěstování kolonií na agaru totiž není jedinou zajímavou veličinou čas potřebný k vytvoření viditelných kolonií, ale i rozšiřování kolonií samo o sobě. Specifická růstová rychlost kolonie se liší v průběhu růstu. Na počátku roste kolonie maximální rychlostí, která je díky ztížené difúzi živin a zvyšující se koncentraci kmenem dále nevyužitelných metabolitů ve středu kolonie po čase omezena na periferní zónu. Na počátku, kdy je růst nelimitovaný, je maximální růstová rychlost ( $\mu_{max}$ ) definovatelná následovně (rov.6):



$$\mu_{\max} = \frac{\ln \frac{N}{N_0}}{t}$$

(rov. 6)

kde  $N_0$  a  $N$  označují počet buněk/biomasy v čase 0 a  $t$ . Zahrneme-li do úvahy doby lagu a fakt, že kolonie je formována z jediné buňky, můžeme rychlost růstu vyjádřit takto (rov. 7):

$$\mu_{\max} = \frac{\ln(N)}{(T_v - t_{lag})}$$

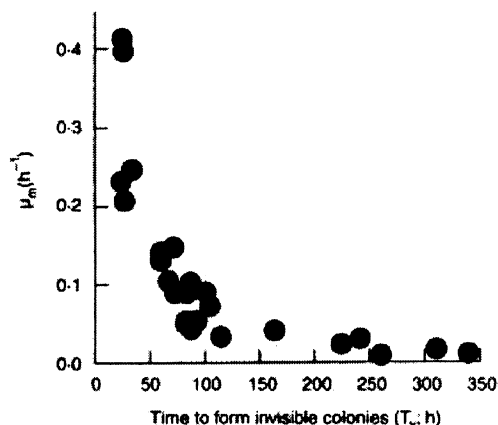
(rov. 7)

kde  $T_v$  je čas potřebný k vytvoření viditelné kolonie. Pokud navíc uvažujeme, že počet buněk vyžadovaný k tomu, aby kolonie byla viditelná, je konstantní ( $N_v$ ), potom  $1/T_v$  je úměrná  $\mu_{\max}$ , pokud je doba lagu zanedbatelná vzhledem k času potřebnému k vytvoření kolonie. Po vytvoření kolonie a dosažení 0,2 mm průměru se kolonie dále zvětšuje v průměru nárůstem biomasy v periferní zóně. Růstová rychlost kolonie je potom závislá na rychlosti rozšiřování, pokud je periferní zóna růstu stále stejně široká. Růstovou rychlost difúzí limitované kolonie lze potom vyjádřit takto (rov. 8):

$$\mu_{\max} = \frac{K_r}{w}$$

(rov. 8)

kde  $K_r$  je rychlost rozšiřování periferní zóny a  $w$  je její šířka. Jak kolonie stárne, lineární radiální růst kolonie se snižuje, dokud kolonie nepřestane růst úplně. První a druhá rovnice tedy odpovídají rychlosti růstu kolonie do průměru 0,2 mm.



Obr. 9 Vztah mezi maximální růstovou rychlostí bakterie odhadovanou v tekutém médiu a časem potřebným k vytvoření viditelné kolonie (průměr 0,2 mm) na agarových plotnách ( $T_v$ ). (Převzato ze SALVESEN 2000)

Salvesen měřil čas, za který byly kolonie na agaru detekovatelné a jejich růstovou rychlost. Zjistil, že fáze růstu, ve které se bakterie nachází v době odebrání vzorku, má vliv na dobu lagu bakterie, ale téměř vůbec neovlivňuje rychlost následného radiálního rozšiřování kolonie. Proto je  $K_r$  velmi vhodná pro rozlišení strategií jednotlivých kolonií ze vzorku. Z výzkumu mimo jiné vyplynulo, že růstová rychlost malých kolonií na agaru je snad díky lepšímu přístupu kyslíku vyšší, než při pěstování v tekutém médiu (SALVESEN *et al.* 2000).

Salvesen zavedl jako charakteristiky bakteriálních r-strategů růstovou rychlost minimálně  $0,32h^{-1}$  a dobu pro vytvoření kolonie do 24 h. Jeho K-strategové rostli s průměrnou rychlostí  $0,05-0,08 h^{-1}$ .

Salvesenův přístup ale přináší jistá omezení: a) některé bakterie vytváří kolonie tak nízké, že mohou být snadno přehlédnuty; b) se zvětšujícím se množstvím kolonií a s jejich zvětšujícím se průměrem na misce dochází k útlumu růstové rychlosti periferní zóny; c) ultramikrobakterie (cca  $0,3 \mu m$  velké sporám podobné buňky, které v období hladu vytváří např. rod *Vibrio*, metabolicky jsou téměř inaktivní) přítomné ve vzorku nenarůstají po přidání živin vždy okamžitě vysokou růstovou rychlostí, proto by mohly být rody, které je vytváří, považovány za pomalu rostoucí. Narozdíl od de Leije, uvažuje Salvesen jako relevantní součty z těch misek, kde se množství kolonií pohybuje mezi 50 a 100 na plotnu o průměru 9 cm.

Nicméně metoda počítání kolonií a měření jejich průměrů patří mezi velmi přesné a oblíbené metody, přestože měření  $K_r$  je časově náročnější (SALVESEN *et al.* 2000).

Dalšími metodami používanými k charakterizaci bakteriálních populací jsou např. barvení DAPI a počítání bakterií pod fluorescenčním mikroskopem, použití MABs a epifluorescenčního mikroskopu, určování metabolické přizpůsobivosti systémem BIOLOG (WEINBAUER 1998) apod.

## 4. ZÁVĚR

Možnost definovaného třídění životních strategií bakterií a vytvoření souvisejících teorií podle r/K koncepce by byla velice přínosná pro rozvoj mikrobiální ekologie. V předcházejícím textu jsem se pokusila nastínit stav, ve kterém se popis r- a K- strategů v bakteriologii nachází. V současné době používáme k rozlišení r/K strategie u bakterií růstovou rychlost. Narozdíl od dělení organismů na zymogenní/autochtonní a kopiotrofní /oligotrofní má ale r/K koncept výhodu v tom, že zahrnuje i jiná kritéria. Bakteriální strategie dále od sebe dále odlišují zhruba následující charakteristiky:

- K-strategové žijí na hranici nosné kapacity prostředí a dorůstají menších optických denzit, než r-strategové, které nosná kapacita neomezuje.
- K-strategové se dobře vyrovnávají s trvale nepříznivými podmínkami, především s nutričním stresem, zatímco r-strategové jsou odolnější vůči náhlým změnám.
- r-strategové jsou metabolicky přizpůsobivější – jsou schopni využívat širokou paletu jednoduchých substrátů (závisí na míře specializace organismu), zatímco K-strategové dokáží zpracovat těžko degradovatelné látky.
- K-strategové odolávají predátorům a žiru prvoků lépe, než r-strategové.
- K-strategové využívají vysokoafinitní transportní systémy pro získání zdrojů z prostředí. Jejich  $K_s$  bývá často nižší než  $K_s$  systémů r-strategů.
- K-strategové mohou vylučováním toxinů a signálních molekul omezovat růst okolních kmenů.
- r-strategové se často nachází v prostředí během čekání na příznivé podmínky v inaktivním stavu.

r/K třídění zahrnuje u bakterií ještě ne zcela důkladně prozkoumaná a zhodnocená další kritéria, jejichž posouzení a následné zařazení bakterie do r/K konceptu nám umožní vidět ji jako organismus komplexněji. Pro popis bakterií je tento komplexní ekologický pohled velice důležitý a jistě by se měl objevit mezi základními charakteristikami kmene. Konkurenci r/K konceptu ovšem představuje Grimeovo C-S-R dělení, které vzhledem k citlivějšímu rozřazování organismů podle strategií našlo u některých skupin organismů (zejména rostlin a hub) značné uplatnění. I dělení C-S-R ale není striktní a tři póly, mezi kterými se strategie daného organismu

vyskytuje, by mohly pro bakteriologii být méně přehledné (a více matoucí), než je kontinuum r a K.

U r- a K- strategů zatím nebylo zkoumáno a srovnáváno mnoho dalších vlastností. Mezi nejzajímavější z nich patří například fenotypová plasticita bakterií, jejich převažující morfologické znaky (např. velikost buněk), míra přenosu genetické informace, tolerance jednotlivých kmenů k překrývání nik a tendence k migraci (LANGER *et al.* 2004). Většina vlastností, které jsou uvedeny výše, by si vzhledem k malému množství dat také zasloužila podrobnější výzkum.

Pokud více poznáme, otestujeme a popíšeme odlišné charakteristiky bakteriálních r- a K- strategů, výrazně se přiblížíme možnosti pochopit fungování bakteriálních společenstev a vztahy mezi jednotlivými kmeny v nich žijícími. Vytvoření komplexních r- a K- charakteristik daného kmene nám také umožní účinně manipulovat s bakteriemi v praxi (zcela zásadní vliv by mělo takové poznání například na bioremediace). Předpokládám, že vzhledem k budoucnosti planety Země a vlivu mikrobů na naše měnící se životní prostředí, má takové poznání smysl.

## 5. LITERATURA

**Abell, G.C.J., Bowman, J.P.** (2005): Colonization and community dynamics of class *Flavobacteria* on diatom detritus in experimental mesocosms based on Southern Ocean seawater. *FEMS Microbiol Ecol* 53, 379–391

**Andrews, J.H.** (1991): *Comparative Ecology of Microorganisms and Macroorganisms*. Springer-Verlag New York Inc.

**Andrews, J.H., Harris, R.F.** (1986). r- and K- selection and Microbial Ecology. *Adv. Microb. Ecol.* 9:99-147.

**Artursson, V., Jansson, J.K.** (2003): Use of Bromodeoxyuridine Immunocapture To Identify Active bacteria Associated with Arbuscular Mycorrhizal Hyphae. *Appl. Environ. Microbiol*, Oct. 2003, p. 6208–6215

**Bathe, S., Achouak, W., Hartmann, A., Heulin, T., Schloter, M., Lebuhn, M.** (2006): Genetic and phenotypic microdiversity of *Ochrobactrum spp.* *FEMS Microbiol Ecol* 56, 272–280

**Begon, M., Harper, J.L., Townsend, C.R.** (1986): *Ekologie: jedinci, populace a společenstva*, Kapitoly 1 a 14. Blackwell Scientific Publications

**Bodegom van, D., May, L., Meij, H.J., Westendorp, R.G.J.** (2007): Regulation of Human Life Histories, The Role of the Inflammatory Host Response. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1100: 84-97

**Bollmann, A., Bär-Gilissen, M.J., Laanbroek, H.J.** (2002): Growth at Low Ammonium Concentrations and Starvation Response as Potential Factors Involved in Niche Differentiation among Ammonia-Oxidizing Bacteria. *Appl. Environ. Microbiol*, Oct. 2002, p. 4751-4757

**Bollmann, A., Lewis, K., Epstein, S.S.** (2007): Incubation of Environmental Samples in a Diffusion Chamber Increases Diversity of Recovered Isolates. *Appl. Environ. Microbiol*, Oct. 2007, 6386-9390

- Bowman, J.P., McCuaig, R.D.** (2003): Biodiversity, Community Structural Shifts, and Biogeography of Prokaryotes within Antarctic Continental Shelf Sediment. *Appl. Environ. Microbiol.*, May 2003, p. 2463-2483
- Bremer, H., Dennis, P.P.** (1987): Modulation of chemical composition and other parameters of the cell by growth rate in *E. coli* and *S. typhimurium*. *Cellular and Molecular biology* vol. 2, American Society for Microbiology Press, 1527-1542
- Brimecombe, M.J., De Leij, F.A., Lynch, J.M.** (2001): The effect of root exudates on rhizosphere microbial populations. In: Pinto R, Varanini Z, Nannipieri P, eds. *The rhizosphere*. New York: Marcel Dekker, 95–141.
- Cannon, P.F., Sutton, B.C.** (2004): Microfungi on wood and plant debris in: *Biodiversity of Fungi*, Elsevier 2004
- Cébron, A., Berthe, T., Garnier, J.** (2003): Nitrification and Nitrifying Bacteria in the Lower Seine River and Estuary (France). *Appl. Environ. Microbiol.*, Dec. 2003, p. 7091–7100
- Ciccillo, F., Fiore, A., Bevivino, A., Dalmastri, C., Tabacchioni, S., Chiarini, L.** (2002): Effect of two different application methods of *Burkholderia ambifaria* MCI 7 on plant growth and rhizospheric bacterial diversity. *Environmental Ecology* (2002), 4(4), 238-245
- Cohan, F.M.** (2002): What are bacterial species?. *Annu. Rev. Microbiol.* 56, 457-487
- Dandie, C.E., Miller, M.N., Burton, D.L., Zebarth, B.J., Trevors, J.T., Goyer, C.** (2007): Nitric Oxide Reductase-Targeted Real-Time PCR Quantification of Denitrifier Populations in Soil. *Appl. Environ. Microbiol.*, July 2007, p. 4250–4258
- De Leij, F.A.A.M., Whipps, J.M., Lynch, J.M.** (1993): The Use of Colony Development for the Characterization of Bacterial Communities in Soil and on Roots. *Microbial Ecology* 1993, 27: 81-97
- Dighton, J.** (2003), *Fungi in Ecosystem processes*. Marcel Dekker, Inc.
- Dilly, O., Bloem, J., Vos, A., Munch, J.C.** (2003): Bacterial Diversity in Agricultural Soils during Litter Decomposition. *Applied and Environmental microbiology*, Jan. 2004, p. 468-474
- Dworkin, M., Falkow, S., Rosenberg, E., Schleifer, K.H., Stackebrandt, E.** (eds.) (2006): *The Prokaryotes: A Handbook on the biology of Bacteria*, vol. 1: Symbiotic Associations, Biotechnology, Applied Microbiology, vol. 2: Ecophysiology and Biochemistry, third edition, Springer
- Eilers, H., Pernthaler, J., Amann, R.** (2000): Succession of Pelagic Marine Bacteria during Enrichment: a Close Look at Cultivation-Induced Shifts. *Appl. Environ. Microbiol.*, Nov. 2000, p. 4634–4640
- Fierer, N., Jackson, R.B.** (2005): The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *PNAS*, Jan 2006, 103(3), 626-631
- Franz, E., Semenov, A.V., Termoshuizen, A.J., Vos de, O.J., Bokhorst, J.G., Bruggen van, A.H.C.** (2008): Manure-amended soil characteristics affecting the survival of *E. coli* O157:H7 in 36 Dutch soils. *Environmental Microbiology* (2008) 10(2), 313–327
- Girvan, M.S., Bullimore, J., Ball, A.S., Pretty, J.N., Osborn, A.M.** (2004): Responses of Active Bacterial and Fungal Communities in Soils under Winter Wheat to Different Fertilizer and Pesticide Regimens. *Appl. Environ. Microbiol.*, May 2004, p. 2692–2701
- Gordienko** (1990). Citováno podle Langer, U., Böhme, L., Böhme, F. (2004), Short Communication, Classification of soil microorganisms based on growth properties: a critical view of some commonly used terms. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 2004, 167: 267-269

- Grime, J.P.** (1990): Comparative Plant Ecology. Unwin-Hyman, London.
- Hengge-Aronis, R.** (1993): Survival of hunger and stress: The role of *rpoS* in early stationary phase gene regulation in *E. coli*. *Cell*, 72: 165-168
- Hengge-Aronis, R., Fischer, D.** (1992): Identification and molecular analysis of *glgS*, a novel growth-phase-regulated and *rpoS*-dependent gene involved in glycogen synthesis in *Escherichia coli*. *Mol. Microbiol.* 6: 1877-1886
- Höfle, M.G.** (1992): Bacterioplankton Community Structure and Dynamics after Large-Scale Release of Nonindigenous Bacteria as Revealed by Low-Molecular-Weight-RNA Analysis. *Appl. Environ. Microbiol.*, Oct. 1992, p. 3387-3394
- Holliday, R.** (1995). Citováno podle Bodegom van, D., May, L., Meij, H.J., Westendorp, R.G.J. (2007): Regulation of Human Life Histories, The Role of the Inflammatory Host Response. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1100: 84-97
- Hunik, J.H., Meijer, H.J.G., Tramper, J.** (1993): Kinetics of *Nitrosomonas europaea* at extreme substrate, product and salt concentrations. *Appl. Microbiol. Biotech.* 37: 802-807
- Cheville, A.M., Arnold, K.W., Buchrieser, C., Cheng, C.M., Kaspar, C.W.** (1996): RpoS regulation of cid, heat, and salt tolerance in *Escherichia coli* O157-H7. *Appl. Environ. Microbiol.* 62: 1822-1824
- Kandeler, E., Deiglmayr, K., Tschirko, D., Bru, D., Philippot, L.** (2006): Abundance of *narG*, *nirS*, *nirK*, and *nosZ* Genes of Denitrifying Bacteria during Primary Successions of a Glacier Foreland. *Appl. Environ. Microbiol.*, Sept. 2006, p. 5957-5962
- Kassen, R., Rainey, P.B.** (2004): The ecology and genetics of microbial diversity. *Annu. Rev. Microbiol.* 58: 207-231
- King, T., Ishihama, A., Kori, A., Ferenci, T.** (2004): A Regulatory Trade-Off as a Source of Strain Variation in the Species *Escherichia coli*. *Journal of Bacteriology*, Sept. 2004, p. 5614-5620
- Koch, A.L.** (1981): Evolution of Antibiotic Resistance Gene Function, p. 367-372. *Microbiological Reviews*, June 1981, p. 355-378
- Koch, A.L.** (2001): Oligotrophs versus copiotrophs. *BioEssays* 23:657-661
- Konopka, A.** (2007): Microbial Ecology: Searching for Principles. Nature publishing group, 2007, vol. 5, May 2007, p. 384-393
- Konopka, A.** (2000): Microbial physiological state at low growth rate in natural and engineered ecosystems. *Current Opinion in Microbiology* 2000, 3:244-247
- Lam, P., Cowen, J.C., Jones, R.D.** (2003): Autotrophic ammonia oxidation in a deep-sea hydrothermal plume. *FEMS Microbiology Ecology* 47 (2004), 191-206
- Langer, U., Böhme, L., Böhme, F.** (2004): Short Communication, Classification of soil microorganisms based on growth properties: a critical view of some commonly used terms. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 2004, 167: 267-269
- Lebaron, P., Servais, P., Troussellier, M., Courties, C., Muyzer, G., Bernard, L., Schäffer, H., Pukall, R., Stackebrandt, E., Guindulain, T., Vives-Rego, J.** (2000): Microbial community dynamics in Mediterranean nutrient-enriched seawater mesocosms: changes in abundances, activity and composition. *FEMS Microbiology Ecology* 34 (2001) 255-266
- Liu, X.Q., Ferenci, T.** (1998): Regulation of porin-mediated outer membrane permeability by nutrient limitation in *Escherichia coli*. *J. Bacteriol.* 180: 3917-3922

- Luckinbill, L.S.** (1978): r and K selection in experimental populations of *Escherichia coli*. *Science*, vol. 202, december 1978
- Luo, Y., Vilain, S., Voigt, B., Albrecht, D., Hecker, M., Brözel, V.S.** (2007): Proteomic analysis of *Bacillus cereus* growing in liquid soil organic matter. *FEMS Microbiol Lett* 271 (2007) 40–47
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O.** (1967): *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University press, Princeton, NJ.
- Madigan, M.T., Martinko, J.** (2006): *Brock biology of microorganisms*; 11. vydání. Pearson Prentice Hall, Inc.
- Maharjan, R.P., Seeto, S., Ferenci, T.** (2006): Divergence and Redundancy of Transport and Metabolic Rate-Yield Strategies in a Single *Escherichia coli* Population. *Journal of Bacteriology*, Mar. 2007, p. 2350-2358
- Marilley L, Aragno M.** (1999): Phylogenetic diversity of bacterial communities differing in degree of proximity of *Lolium perenne* and *Trifolium repens* roots. *Applied Soil Ecology* 13, 127–136.
- Mayr, E.W.** (1942). Citováno podle: Bocák, L. (1999): *Evoluční biologie pro učitelské obory*, nakladatelství Univerzity Palackého
- McNaughton, S.J.** (1975): r- and K-selection in *Typha*. *American Naturalist*, 111, 515-525
- Morgan, J.A.W., Bending, G.D., White, P.J.** (2005): Biological Costs and Benefits to Plant-Microbe Interaction in the Rhizosphere. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 56, No. 417, pp. 1729–1739, July 2005
- Nacamulli, C., Bevivino, A., Dalmastrri, C., Tabacchioni, S., Chiarini, L.** (1997): Perturbation of maize rhizosphere microflora following seed bacterization with *Burkholderia cepacia* MCI 7. *FEMS Microbiology Ecology* 23 (1997) 183-193
- Narang, A., Konopka, A., Ramikrishna, D.** (1997): The dynamics of microbial growth on mixtures of substrates in batch reactors.. *J. Theor. Biol.* 184: 301-317
- Nedwell, D.B.** (1999): Effect of low temperature on microbial growth: lowered affinity for substrates limits growth at low temperature. *FEMS Microbiol. Ecol* 1999, 30: 101-111
- Noll, M., Matthies, D., Frenzel, P., Derakshani, M., Liesack, W.** (2005): Succession of bacterial community structure and diversity in a paddy soil oxygen gradient. *Environmental Microbiology* (2005) 7(3), 382-395
- Notley-McRobb, L., King, T., Ferenci, T.** (2001): *rpoS* Mutations and Loss of General Stress Resistance in *Escherichia coli* Populations as a consequence of Conflict between Competing Stress Responses. *Journal of Bacteriology*, Feb 2002, p. 806-811
- Paul, E., Clark, F.** (1996): *Soil microbiology and biochemistry*. Academic Press, San Diego, p. 69-74
- Poindexter, J.S.** (1981). Citováno podle Koch, A.L. (2001): Oligotrophs versus copiotrophs. *BioEssays* 23:657-661
- Pratt, L.A., Hsing, W.H., Gibson, K.E., Silhavy, J.T.** (1996). Citováno podle: Notley-McRobb, L., King, T., Ferenci, T. (2001): *rpoS* Mutations and Loss of General Stress Resistance in *Escherichia coli* Populations as a consequence of Conflict between Competing Stress Responses. *Journal of Bacteriology*, Feb 2002, p. 806-811
- Prosser, J.I., Bohannon, J.M., Curtis, T.P., Ellis, R.J., Firestone, M.K., Freckleton, R.P., Green, J.L., Green, L.E., Killham, K., Lennon, J.J., Osborn, A.M., Solan, M., Gast van der, C., Young, J.P.W** (2007): The role of ecological theory in microbial ecology. *Nature Reviews Microbiology*, May 2007, Vol. 5., p. 384-392

- Rasmussen, L.D., Sorensen, S.J.** (2001): Effects of mercury contamination on the culturable heterotrophic, functional and genetic diversity of the bacterial community in soil. *FEMS Microbiology Ecology* 36 (2001) 1-9
- Salvesen, I., Vadstein, O.** (1999): Evaluation of plate count methods for determination of maximum specific growth rate in mixed microbial communities, and its possible application for diversity assessment. *Journal of Applied Microbiology* 2000, 88, 442-448
- Shen, J., Bartha, R.** (1996): Metabolic Efficiency and Turnover of Soil Microbial Communities in Biodegradation tests. *Appl. Environ. Microbiol.*, July 1996, p. 2411-2415
- Schink, B.** (1998): Prokaryotes in the Biosphere: In: Lengeler, J., Drews, G., Schlegel, H. (eds.) (1998), *Biology of the Prokaryotes*, Blackwell, Oxford
- Schinner, F., Sonnleitner, R.** (1996): *Bodenkologie: Mikrobiologie und Bodenenzymatik*, Band. I. Grundlagen, Klima, Vegetation und Bodentyp. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, p. 102-105
- Schramm, A., Beer de, B., Heuvel van den, J.C., Ottengraf, S., Amann, R.** (1999): Microscale Distribution of Populations and Activities of *Nitrosospira* and *Nitrospira spp.* along a Macroscale Gradient in a Nitrifying Bioreactor: Quantification by In Situ Hybridization and the Use of Microsensors. *Appl. Environ. Microbiol.*, Aug. 1999, p. 3690–3696
- Schramm, A., Beer de, B., Wagner, M., Amann, R.** (1998): Identification and Activities In Situ of *Nitrosospira* and *Nitrospira spp.* as Dominant Populations in a Nitrifying Fluidized Bed Reactor. *Appl. Environ. Microbiol.*, Sept. 1998, p. 3480–3485
- Smit, E., Leeflang, P., Gommans, S., Broek van der, J., van Mil, S., Wernars, K.** (2001): Diversity and Seasonal Fluctuations of the Dominant Members of the Bacterial Soil Community in a Wheat Field as Determined by Cultivation and Molecular Methods. *Appl. Environ. Microbiol.*, May 2001, p. 2284–2291
- Stres, B., Mahne, I., Avguštin, G., Tiedje, J.M.** (2003): Nitrous Oxide Reductase (*nosZ*) Gene Fragments Differ between Native and Cultivated Michigan Soils. *Appl. Environ. Microbiol.*, Jan. 2004, p. 301–309
- Thompson, I. P., Gast van der, C.J., Ciric, L., Singer, A.C.** (2004): Bioaugmentation for bioremediation: The challenge of strain selection. *Environmental Microbiology* (2005) 7(7), 909-915
- Torsvik, V., Ovreas, L., Thingstad, T.F.** (2002): Prokaryotic Diversity-Magnitude, Dynamics, and Controlling Factors. *Science*, vol. 296, 10 May 2002
- Tscherko, D., Hammesfahr, U., Marx M.C., Kandeler, E.** (2004): Shifts in rhizosphere microbial communities and enzyme activity of *Poa alpina* across an alpine chronosequence. *Soil Biol. Biochem.* 36:1685–1698..
- Watve, M.G., Yajnik, C.S.** (2006): Evolutionary origins of insulin resistance: a behavioral switch hypothesis. *BMC Evolutionary Biology* 2007, 7:61
- Weinbauer, M.G., Höfle, M.G.** (1998): Distribution and Life strategies of Two Bacterial Populations in a Eutrophic lake. *Appl. Environ. Microbiol.*, Oct. 1998, p. 3776-3783
- Wingfield, M.J., Seifert, K.A., Webber, J.F.** (1993): *Ceratocystis* and *Ophiostoma*: Taxonomy, Ecology and Pathogenicity.
- Winogradsky, S.N.** (1924). Citováno podle Koch, A.L. (2001): Oligotrophs versus copiotrophs. *BioEssays* 23:657-661