
Statinis karstinių ežerų hidromikrobiontų struktūros ir funkcijų įvertinimas

**Audrius Žvikas,
Ričardas Paškauskas,
Alė Kučinskienė**

*Botanikos institutas,
Hidrobotanikos laboratorija,
Žaliųjų ežerų g. 49,
LT-2021 Vilnius*

Straipsnyje pateikiamas Šiaurės Lietuvos aktyvaus gipsinio karsto rajone telkšančių ežerų mikroorganizmų struktūros ir funkcionavimo įvairovės statinis įvertinimas vasaros pabaigos maksimalios stratifikacijos periodu. Specifinės tirtųjų vandenių limnologinės ypatybės – stagnuojantys hipolimnionai su H₂S, fotinės zonos nusitęsimas iki anaerobinių sluoksnių, didelės SO₄²⁻ ir biogenų koncentracijos – sudarė palankias sąlygas įvairaus tipo foto-, chemo- ir heterotrofinių hidromikrobiontų ekonišoms susiformuoti.

Būdingas karstinių ežerų bruožas yra tai, kad dauguma autochtoninių organinių medžiagų yra susintetinama mikroaerobiniame metalimnione ar anaerobiniame hipolimnione. Ežerams funkcionuojant išskirtinis vaidmuo tenka S metabolizuojantiems mikroorganizmams – fototrofinėms spalvotosioms sierabakterėms bei sulfatus redukuojančioms bakterijoms.

Raktažodžiai: karstiniai ežerai, mikrobiologiniai procesai, ekologinės sąlygos, fototrofinės bakterijos, sulfatų redukcija

IVADAS

Karstiniai ežerai – mūsų šalyje natūraliomis sąlygomis susiformavę jauniausi ir mažiausi vandens telkiniai – atstovauja atskiram ežerų genetiniam tipui. Įprasta, kad mokslininkai pirmiausia atkreipia dėmesį į didelius, ekonominės, rekreacinės ar kitokios vertės vandens telkinius, o „mažieji“ tarytum lieka nuošalyje. Nepaisant to, dėl probleminių ir komplikotų gamtinių ypatybių Šiaurės Lietuvos karstinio regiono paviršinė bei požeminė hidrosfera, tarp jų ir ežerai, pastaraisiais dešimtmečiais gana nuodugnai tyrinėti hidrogeologiniu, hidrologiniu, hidrocheminiu ir kitais geografiniais aspektais [9].

Tuo tarpu hidrobiologiniu požiūriu karsto ežerai dar nepakankamai ištirti. Iki pastarojo laiko tokio pobūdžio tyrimai buvo vykdomi menkai ir epizodiškai, todėl ir literatūros šaltinių apie šio regiono hidrobiontų įvairovę ir funkcionavimą taip pat negausu. Šiek tiek informacijos sukaupta individualiuose tyrinėtojų darbo užrašuose ir ataskaitose. S. Mažeikaitė 1979 m. tyrė protozooplanktono struktūrą Kirkilų grupės ežeruose. Z. Sinkevičienė nuo 1986 m. tiria Kirkilų ežeryno bei Tatulos, Smardonės, Lėvens upių makrofitus. Minėtų tyrimų duomenys nėra skelbti spaudoje. 1989 m. A. Grigelis paskelbė duomenis apie karstinių ežerų dugno (zoobentosos) biocenozes [21]. Pirmieji karstinių ežerų fito- ir zooplanktono rūšinės įvairovės bei struktūros tyrimų rezultatai

apibendrinti J. Kavaliauskienės [7], J. Kasperovičienės, S. Mažeikaitės ir T. Vitėnaitės [6] darbuose.

Dar mažiau žinoma apie hidromikrobiontų vykdomus biologinius procesus, jų pobūdį, intensyvumą bei specifiką Lietuvos karstiniuose ežeruose [8]. Sulfatų turtingose ekosistemose, o tai būdinga šalies karstiniam regionui, sieros (S) junginiai yra pagrindiniai elektronų nešėjai, naudojami mikrobiologinėse metabolinėse transformacijose. Todėl tai savo ruožtu įgalina tikėtis aktyviai vykstančių organinės medžiagos sintezės ir destrukcijos procesų, susijusių su S bei anglies (C) biogeocheminiais ciklais. Minėtos mikrobiologinės transformacijos gana išsamiai išanalizuotos jūrinėse ekosistemose, ypač jų sedimentuose, bet nepakankamai – gėlavandenių ežerų pelaginėse dalyse.

Mūsų pasirinktų tyrimų vietų objektai yra unikalūs vandens telkiniai, nes atstovauja atskiram Lietuvoje aptinkamų Europos Sąjungai svarbių buveinių tipui [4]. Todėl atliktų tyrimų faktinė medžiaga ne tik yra nauja šalies karstinės kilmės ežerų požiūriu, bet ir papildo įvairiapusių kompleksinius planktoninių hidrobiontų tyrimus, svarbius Biologinės įvairovės konvencijos, Lietuvoje aptinkamų Europos Sąjungai svarbių buveinių apsaugos ir kitų direktyvų kontekste. Antra vertus, statinis (o ateityje – ir dinaminis) karstinių ežerų mikrobiontų populiacijų ir bendrijų rūšinės įvairovės, gausumo dinamikos ir jų vykdomų biologinių procesų intensyvumo išaiškini-

mas leidžia ne tik pažinti unikalią ir savitą šių vandens telkinių gyvybinę terpę, bet ir įvertinti esamą susiformavusią bei kintančią vandens kokybę, skirtingų ekologinių zonų pokyčių tendencijas bei bendrąją ekologinę būklę.

Darbo tikslas buvo statiškai išanalizuoti ir įvertinti įprastų ir specifinių mikroorganizmų bei jų vykdomų mikrobiologinių procesų įvairovę ir pobūdį Šiaurės Lietuvos gipso karsto ežeruose.

MEDŽIAGA IR METODAI

Tyrimų vieta. Tyrimams pasirinkome 4 tipingiausias Kirkilų grupės ežerus (1 pav.), esančius aktyvaus karsto rajone, Kirkilų kaimo apylinkėse (Biržų rajonas). Šioje teritorijoje smegduobių tankumas – 200 vnt./km², ežeringumas – 75% [22]. Tirtieji ežerai išsidėstę Tatulos–Apaščios upių vandenskyroje, pasižymi sudėtingais hidrografiniais ryšiais. Tai mažo ploto ir tūrio, įvairaus maitinimo tipo (dažnai požeminiu vandeniu), su beveik ištisai medžių juostomis apaugusiais gana stačiais krantais vandens telkiniai [23]. Ežerų dubenys siekia karbonatingo gipso pamatą, todėl jų vandenyje vyrauja ištirpę SO₄²⁻ (iki 1175 mg/l) ir Ca²⁺ (iki 540 mg/l) jonai, o [HCO₃⁻] < [Ca²⁺+Mg²⁺]. Priedugninių vandens sluoksnių druskingumas dažnai dides-

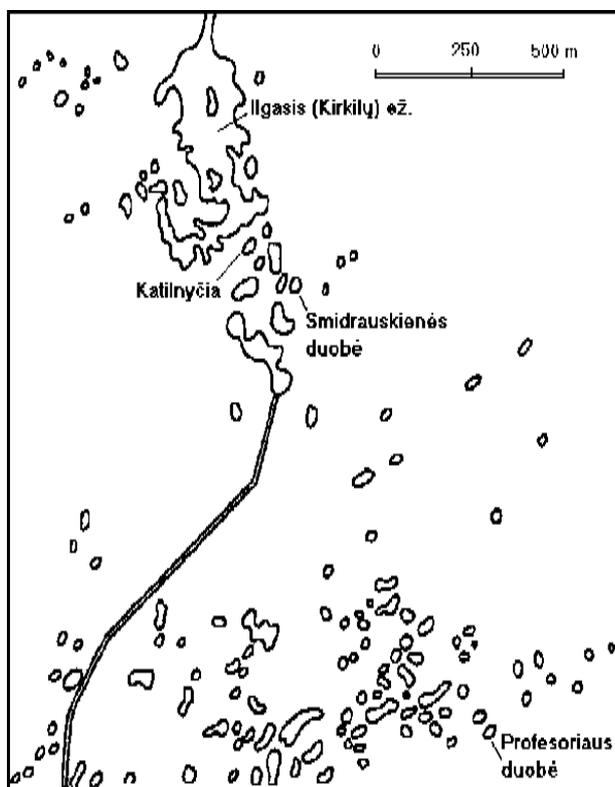
nis už 1 g/l. Maksimali vandens lygio svyravimo amplitudė – 2,4 m [16, 17].

Didžiausias ir žinomiausias tirtųjų ežerų – Ilgasis (sin. Kirkilų, Didysis, Upėgalio). Jo vandens paviršiaus plotas – 3,71 ha, vidutinis gylis – 1,07 m, maksimalus – 6,3 m [15]. Ežeras sudėtingos konfigūracijos, susidaręs susijungus apie 30 skirtingo amžiaus ir išsivystymo smegduobių. Kiti tirti ežerėliai išsidėstę į PR nuo Ilgojo ežero. Jie ovalios formos, užima mažesnę nei 0,1 ha plotą.

Mėginių ėmimas. Tyrimai atlikti 2000 m. rugpjūčio mėn. pabaigoje Ilgajame, Katilnyčios, Smidrauskienės duobės ir Profesoriaus duobės ežeruose, esant maksimaliai termininei ir kitų parametrų vandens stromės stratifikacijai. Vandens mėginiai imti apie vidurdienį 0,5–1,0 m intervalais 2 l talpos vandens semtuvu virš giliausios vietos (Ilgajame ežere – pietinėje dalyje virš 5,5 m gylio duburio). Mikrobiologinių procesų mėginiai buvo eksponuojami *in situ* atitinkamame gylyje, pritvirtinus juos prie virvės.

Fizikiniai ir cheminiai parametrai. Santykinis vandens skaidrumas matuotas Sekio disku, vandens spalva – panaudojus Forelio–Ūlės spalvų skalės etalonus. Atitinkami fizikiniai ir cheminiai parametrai (temperatūra, pH, konduktyvumas, druskingumas) išmatuoti *in situ* universalus portatyvinio matuoklio WTW MultiLine F/Set-3 selektyviais elektrodais. Ištirpusio deguonies koncentracija nustatyta jodometrinio metodu, divandenilio sulfido (H₂S) kiekiai – Merc Microquant vizualiniu komparatoriumi, ištirpęs metanas (CH₄) – dujinės chromatografijos metodu [25]. Ištirpusi organinė medžiaga (IOM) nustatyta bichromatinės oksidacijos metodu, atitinkamo mėginio vandenį prieš tai perfiltravus per 0,2 μm porų skersmens filtrus. Hidrokarbonatai (HCO₃⁻) nustatyti titrimetriniu metodu. Cheminė vandens analizė atlikta pritaikius standartinius analitinius metodus [1].

Mikroorganizmų identifikavimas, skaičiavimas ir kultivavimas. Mikroorganizmų grupės ir rūšys buvo nustatytos pagal morfologinius požymius, mėginus mikroskopuojant šviesiniu mikroskopu. Dumблиų rūšinė struktūra tirta iš 40% formaldehidu fiksuotų mėginių, gausumas nustatytas Fuks–Rozentalio kamera. Protozooplanktono tyrimai atlikti mikroskopuojant gyvą medžiagą, metazooplanktono – iš formalinu fiksuotų mėginių. Jų gausumas įvertintas Bogorovo kamera. Saprotrofinių bakterijų kolonijų skaičius nustatytas kultivuojant jas ant MPA (1:10) terpės. Bendras bakterijų skaičius nustatytas liuminescentiniu mikroskopu Liomam P8, mėginus nufiltravus ant 0,2 μm poringumo filtrų ir dažant DAPI fluorochromu [10]. Fototrofinių bakterijų skaičius gautas mikroskopuojant fiksuotą formalinu medžiagą. Bakterijų produkcija bei jų išėdimas zooplanktonu įvertintas taikant filtravimo ir tiesioginio skaičiavimo fluorescentine mikroskopija technikas [18].



1 pav. Tirtųjų Kirkilų ežerų vandens telkinių situacinė schema

Fig. 1. The situation scheme of investigated water bodies of the Kirkilai Lakes group

Fotosintetiniai pigmentai ir C asimiliacija. Kokybinė fotosintetinių pigmentų charakteristika gauta tiriant pigmentų ekstraktus 90% acetone Perkin Elmer-55 spektrofotometru. Buvo nuskenuotas išstisus 350–900 nm ilgio bangų spektras. ^{14}C fotoasimiliacija ir tamsinė $^{14}\text{CO}_2$ asimiliacija nustatyta ^{14}C izotopiniu metodu [12]. Paraleliai bandymų schemeje buvo tiriami mėginiai su natrio azido (NaN_3) priedu (galutinė koncentracija 7,5 mg/l), inhibuojančiu chemoautotrofinius procesus [12].

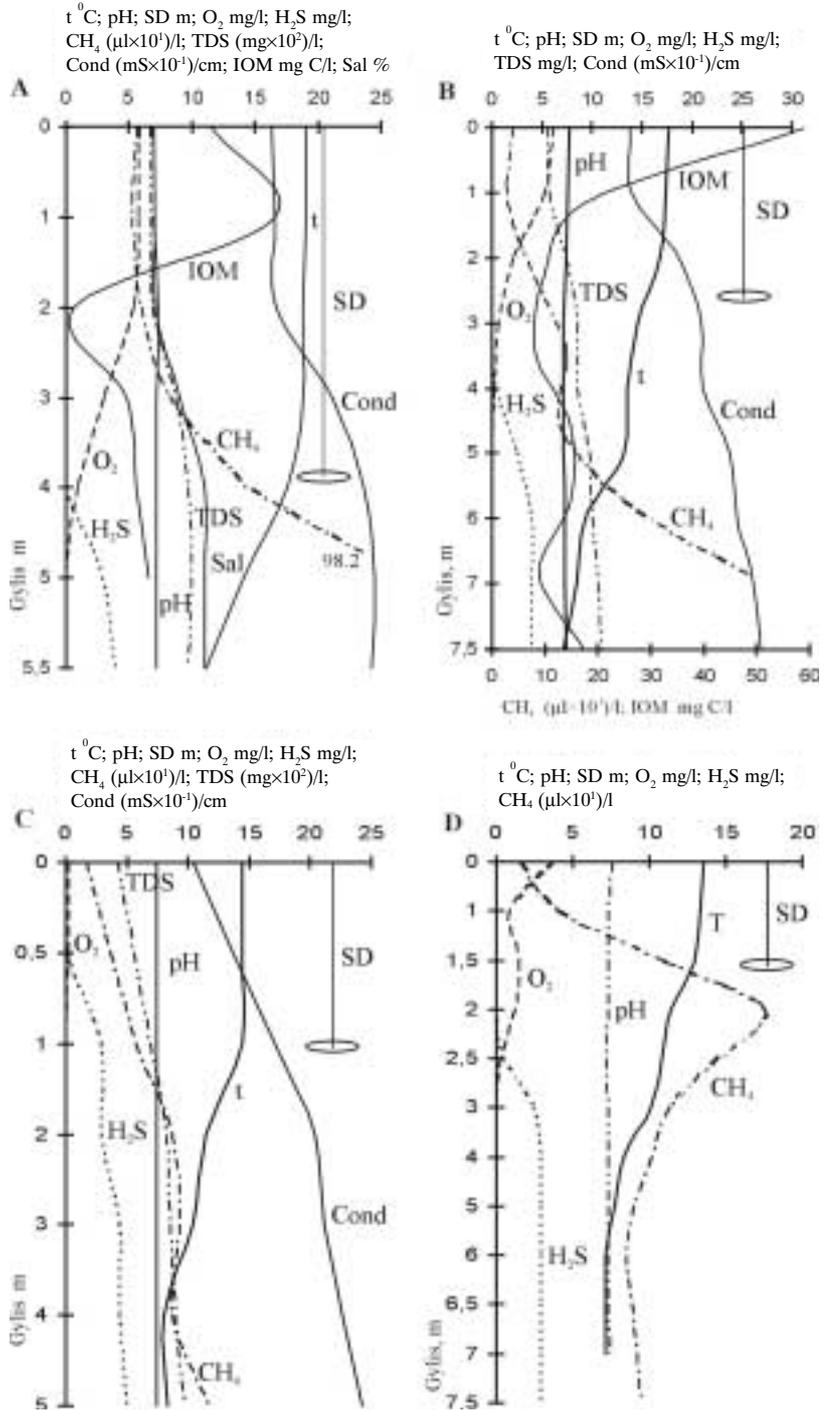
Sulfatų redukcija ir nitrogenazinis aktyvumas. Bakterinės sulfatų redukcijos proceso intensyvumas įvertintas radioizotopiniu metodu, panaudojant ^{35}S žymę ir Beckman scintiliacinį skaitiklį [12]. Mikroorganizmų nitrogenazinis aktyvumas nustatytas pritaikius etino redukcijos (aceteninį) metodą [25].

REZULTATAI IR JŲ APTARIMAS

Abiotinių sąlygų charakteristika. Tyrimų metu, t. y. maksimalios ežerų stagnacijos periodu, visi tirtieji vandens telkiniai pasižymėjo terminė, kitų fizikinių ir cheminių parametru stratifikacija (2 pav.). Ilgojo ežero 0–3 m sluoksnis buvo beveik izoterminis, kartu ir šilčiausias, palyginti su kitais ežerais. Tik nuo 4 m gylio pastebėtas ryškus temperatūros sumažėjimas. Kitų ežerų priedugnio temperatūra buvo artima požeminio vandens temperatūrai (7–8°C), o vandens paviršiuje ji buvo apie 5°C vėsesnė (Smidrauskienės, Profesoriaus duobėse), palyginti su Ilgojo ežero. Giliose smegduobėse esančių ežerų statūs krantai tankiai apaugę medžiais, todėl beveik visas ežerų paviršinio vandens sluoksnis esti šešėlyje, tiesioginiai Saulės spinduliai priteka sunkiai, todėl vandens paviršiaus temperatūra žemesnė [24].

Savo ruožtu tokio pobūdžio izoliuotumas turi įtaką ir fotosintetinantiesiems mikroorganizmams, visų pirma fitoplanktonui, kuris yra pagrindinis O_2 producentas tokio tipo ežeruose. Pavyzdžiui, Smidrauskienės duobėje, jau pačiame paviršiniame vandens sluoksnyje (0–0,5 m), ištir-

pusio O_2 rasti tik pėdsakai, o likusi vandens stromė pasižymėjo anaerobinėmis sąlygomis. Mikroaero-



2 pav. Ištirpusių deguonies (O_2), divandenilio sulfido (H_2S), metano (CH_4), organinės medžiagos (IOM) ir kietųjų medžiagų (TDS) koncentracijų, temperatūros (t), pH, konduktyvumo (Cond), druskingumo (Sal) gradientai ir santykinis vandens skaidrumas (SD) Ilgojo (A), Katilnyčios (B), Smidrauskienės duobės (C) ir Profesoriaus duobės (D) ežerų vertikaliniame profilyje 2000 m. rugpjūčio mėn.

Fig. 2. Vertical profiles of dissolved oxygen (O_2), dihydrogen sulphide (H_2S), methane (CH_4), organic matter (IOM), salinity (Sal), TDS and Secchi depths in Lakes Ilgasis (A), Katilnyčia (B), Smidrauskienės duobė (C) and Profesoriaus duobė (D) in August 2000

biniu epilimnionu pasižymėjo ir Profesoriaus duobė, kitų ežerų vandens paviršiaus išotininimas O_2 buvo apie 60%.

Bendra ir specifinė visų tirtųjų ežerų limnologi-
nė ypatybė – jau vasaros viduryje susiformuojantys anaerobiniai hipolimnionai su ištirpusiu H_2S . Jo koncentracija priedugniniuose sluoksniuose buvo 3–5 mg/l. Vandens pH tirtuose telkiniuose būdingas silpnai šarminis, išskyrus Ilgojo ežero paviršių, kur jis užregistruotas silpnai rūgštinis. Ten pat nustatytos didžiausios IOM koncentracijos, greičiausiai alochtoninės huminės (vanduo gelsvai rudas (XIX–XX)) kilmės. Įdomu tai, kad didžiausi CH_4 – terminalinio organinės medžiagos destrukcijos produkto – kiekiai Profesoriaus duobėje užregistruoti ties 2 m riba, tuo tarpu įprastai jo daugiausia susikau-
pia priedugnyje.

Ežerų priedugninių sluoksnių druskų koncentracija – daugiau kaip 1 g/l, taigi įgalinanti juos priskirti druskėtųjų ežerų klasei. Konduktyvumas (specifinis vandens laidumas) tirtųjų ežerų vertikalyje didėjo nuo 0,1 iki 2,69 mS/cm. Nors didžiausios jo reikšmės buvo netoli verčių, būdingų eutrofiniams vandens telkiniams (3–4 mS/cm), tačiau visų pirma jas sąlygojo didelės gipso tirpimo produktų (ypač SO_4^{2-}) koncentracijos (1 lentelė). Tirtuose ežeruose N_{min} buvo atstovaujamas visų trijų formų. N_b koncentracijos buvo būdingos antropogeninį teršimą patiriantiems ežerams, išskyrus Ilgojo ir Katilnyčios ežerų vandens paviršių, kurio reikšmės įsitemo į intervalą, būdingą daugumai vidutinio klimato juostos ežerų. Tą patį tendencija išlaikoma ir P_b atveju – išskyrus Ilgojo ežero eutrofinį epilimnioną, likusių ežerų

P_b reikšmės būdingos hipereutrofiniams ežerams (1 lentelė). Tokias dideles pagrindinių biogenų koncentracijas tirtuose ežeruose būtų galima paaiškinti tuo, kad karstinius ežerus maitina agrariniai baseinai, iš kurių su paviršine nuoplova ir patenka minėti elementai [15].

Tokiu būdu, 2000 m. rugpjūčio mėn. pabaigoje karstiniai ežerai pasižymėjo specifine abiotinių sąlygų gausa (aerobiniu ar mikroaerobiniu epilimnionu, anaerobiniu hipolimnionu su H_2S , kontaktiniu O_2 ir H_2S sluoksniu eufotinėje zonoje, didelėmis SO_4^{2-} koncentracijomis), kuri įgalino tikėtis skirtingo tipo fototrofinių (eukariotinių dumblių, anoksigeninių fotosintetinančių bakterijų), chemotrofinių ir heterotrofinių (protistų, sulfatų reduktorių ir kitų) mikroorganizmų gildijų struktūros ir funkcionavimo įvairovės.

Pigmentų ir fototrofinių mikroorganizmų struktūra.

Skenuojamuoju spektrofotometru nustatyta gana didelė fotosintetinių pigmentų įvairovė karstiniuose ežeruose. Stratifikacijos metu visuose ežeruose *in vivo* absorbcijos spektrai buvo maksimalūs esant 430 ir 660 nm bangų ilgiams. Tai rodo, kad vandenyje buvo Chl *a* turinčių eukariotinių dumblių ir melsvabakterių. Pagal šviesinės mikroskopijos tyrimus, tirtieji karstiniai ežerai pasižymėjo gana skirtinga dumblių struktūra. Ilgojo ežero 0–4 m sluoksnyje vyravo kriptofitiniai dumbliai *Rhodomonas* sp., *Cryptomonas* sp. Katilnyčios ežerėlio deguoniniame epilimnionė fitoplanktono struktūrą sudarė melsvabakterių *Phormidium* sp., žaliadumblių *Chlorella* sp. ir auksadumblių *Syncrypta* sp. (tik 2 m gilyje) vyraujančių rūšių kompleksas. Smidrauskienės duobės 1 Sekio disko

Lentelė. **Hydrocheminiai karstinių ežerų parametrai 2000 m. rugpjūčio mėn.**
Table. **Hydrochemical parameters of karst lakes in August 2000**

Ežeras	H, m	Analitės mg/l								N_b/P_b
		SO_4^{2-}	NH_4^+	NO_2^-	NO_3^-	N_{min}	N_b	PO_4^{3-}	P_b	
Ilgasis	1	290,9	0,76	0,001	0,05	0,81	1,1	0,002	0,07	16
	3	719,1	0,87	0	0,05	0,92	1,8	0,002	0,09	20
	4	865,9	0,97	0,001	0,05	1,02	2,0	0,006	0,11	18
	5	931,0	1,45	0,002	0,05	1,50	2,1	0,05	0,12	18
Katilnyčia	1	491,7	0,55	0,004	0,05	0,6	1,2	0,003	0,18	7
	3	872,5	0,99	0,005	0,05	1,04	1,8	0,01	0,20	9
	4	951,7	3,55	0,001	0,05	3,61	4,0	0,003	0,26	15
	6	902,2	3,85	0,004	0,07	3,92	4,4	4,119	0,32	14
Smidrauskienės duobė	0	315,8	2,68	0,007	0,05	2,74	3,8	0,202	0,34	11
	1	381,8	2,06	0,01	0,04	2,11	3,2	0,286	0,38	8
	2	806,5	2,47	0,004	0,05	2,52	3,6	0,343	0,43	8
Profesoriaus duobė	4	815,4	3,55	0,006	0,05	3,61	4,2	0,203	0,28	15
	0–1	60,9	1,18	0,01	0,1	1,29	1,6	0,004	0,12	13
	2–3	285,1	0,97	0,009	0,05	1,13	2,2	0,037	0,21	10
	5	738,9	0,76	0,01	0,05	0,82	1,2	0,038	0,22	5

gylyje vyravo kriptofitainiai (*Cryptomonas* sp.). Pastarieji kartu su žaliadumbliais vyravo ir Profesoriaus duobės paviršiniuose vandens sluoksniuose.

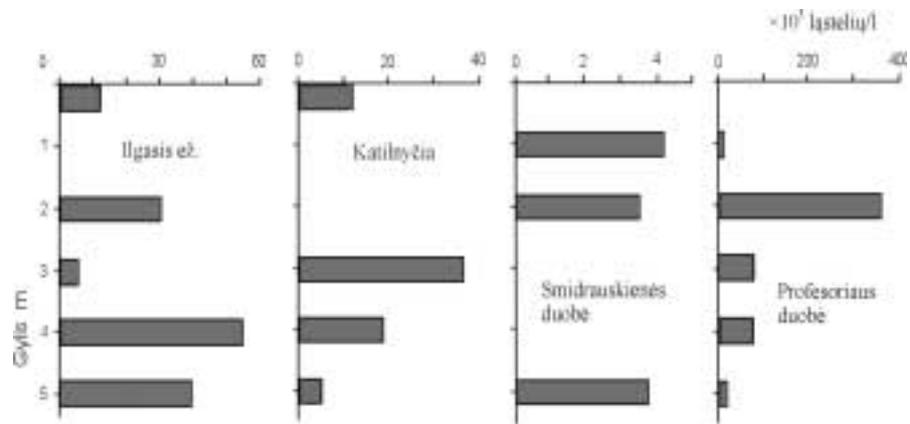
Bendra tirtųjų ežerų, išskyrus Profesoriaus duobę, dumblių struktūros ypatybė – melsvabakterių vyravimas anaerobiniuose hipolimnionuose su H₂S. Tai patvirtina ir 550 nm bangos ilgio sugėrimo maksimumas, identifikuojantis fikobiliproteino – fotopigmento, būdingo melsvabakterėms, buvimą. Šiai prokariotų grupei priklausė *Synechocystis* sp., *Synechococcus* sp., *Pseudanabaena* sp. rūšių atstovai. Ilgojo ežero priedugnyje melsvabakterių buvo ypač gausu – daugiau nei 22 mln. ląst./l, tuo tarpu kituose tirtųjų ežerų vandens horizontuose dumblių gausumas įvairavo nuo 0,003 iki 7,2 mln. ląst./l. Netikėtas ir sunkiai paaiškinamas žaliadumblių *Monoraphidium* sp., *Didymocystis* sp. gausumas Profesoriaus duobės 2–5 m vertikalioje struktūroje mikroaerobinėmis ir griežtai anaerobinėmis sąlygomis.

Kontakinėje O₂ ir H₂S zonoje, esant pakankamam apšvietimui (santykinis vandens skaidrumas pagal Sekio diską siekė 3,9 m Ilgajame ežere), susidarė palankios sąlygos anoksigeninę fotosintezę vykdančių spalvotųjų sierabakterių ekologinėms nišoms susiformuoti. Daugumoje anaerobinių vandens horizontų didelė absorbcija vyko esant 605–608, 653, 750 nm bangų ilgiui, o tai rodė bakteriochlorofilų (Bchl) *b*, *c* ir *d* buvimą. Šiuos pigmentus turi žaliosios sierabakterės, tačiau šviesiniu mikroskopu jų identifiкуoti nepavyko. Tuo tarpu pagal morfologinius požymius identifikavome pagrindinę fototrofinės anoksigeninės mikroorganizmų gildijos rūšį – *Chromatium okenii* Ehrenberg purpurines sierabakteres, nors jų būdingo pigmento – Bchl *a* koncentracijos matyt buvo per mažos, kad galėtų būti aptiktos spektrofotometriškai. Ilgojo ežero priedugniniame vandens sluoksnyje identifikavome ir kitas, tačiau neįsiaiškinti aptinkamas *Thiodictyon elegans* Winogradsky bei *Thiosarcina* sp. sierabakterės. Gausiausiai *Ch. okenii* buvo aptinkamos Profesoriaus duobės mikroaerobiniame metalimniono paviršiuje (3 pav.) – iki 363 tūkst. ląst./l. Visgi jų vertikalus išsidėstymas ir gausumo dėsningumai nėra iki galo aiškūs. Literatūroje nurodoma [2, 5, 14], kad purpurinės sierabakterės, susidarius palankioms specifinėms sąlygoms, ežerų pelaginėje zonoje dažnai sudaro mikrosluoksnius (matus), t. y. tankias ir gausias populiacijas. Tačiau dėl metodinių galimybių ribotumo mūsų tirtuose ežeruose tokių mikro-

sluoksnių aptikti nepavyko. Nepaisant to, Ilgojo ežero šiaurinėje sekloje (litoralinėje) dalyje (gylis 0,5–1,0 m), užžėlusioje maurabraginiais dumbliais *Chara* cf. *vulgaris*, su ištirpusio O₂ koncentracija paviršiuje 18,8, o prie dugno – 1,64 mg/l, *Ch. okenii* purpurinės bakterijos vystėsi gausiai, priedugnyje suformuodamos įvairios tūrinės geometrijos tankias populiacijas ar dugną dengė ištisiniais matais, tokiu būdu vandeniui suteikdamos ryškų rausvą atspalvį – neįprastą Lietuvos ežerams „vandens žydėjimo“ metu. Tirdami minėtų ežerų spalvotųjų mikroorganizmų pigmentų struktūrą, nustatėme Ilgojo ežero litoralės *Ch. okenii* matų pigmento – Bchl *a* absorbcijos maksimumus esant 365, 572–580 bei 770 nm bangų ilgiui, o tai ateities tyrimuose, panaudojus šį specifinį žymeklį, leis tiksliai identifiкуoti purpurinių bakterijų populiacijų egzistavimą.

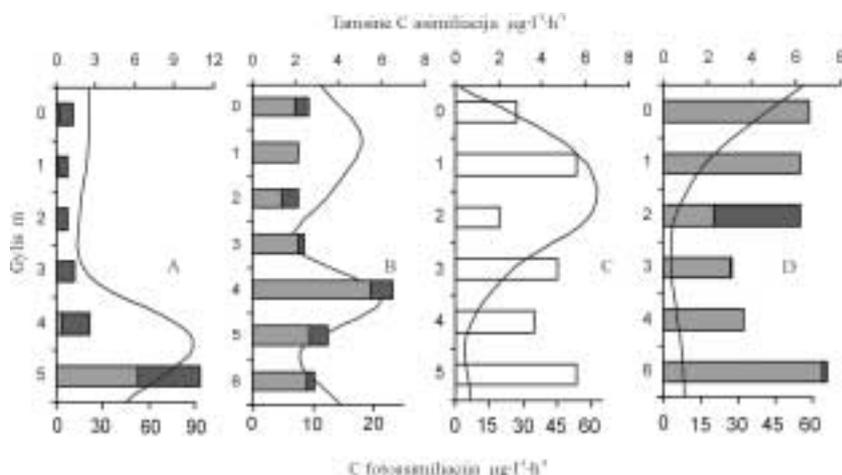
Taigi, vasaros stratifikacijos periodu karstinių ežerų skirtingų ekologinių zonų fototrofinėms bendrijoms atstovavo 3 mikroorganizmų grupės: aerobiniuose ir mikroaerobiniuose epilimnionuose oksigeninę fotosintezę vykdančios dumbliai ir melsvabakterės, mikroaerobiniuose metalimnionuose su H₂S anoksigeninę fotosintezę vykdančios spalvotosios sierabakterės bei anaerobiniuose hipolimnionuose melsvabakterės, kurios, kaip teigiama literatūroje [13], tamsoje anoksinėmis sąlygomis gali vykdyti fermentaciją bei panaudoti elementinę S kaip elektronų akceptorius.

C asimiliacija. Karstinių ežerų mikroorganizmų šviesinės ir tamsinės ¹⁴C asimiliacijos intensyvumo rezultatai pateikti 4 pav. Būdingas fotoasimiliacijos broožas yra tai, kad stratifikacijos periodu vandens vertikalėje ¹⁴C asimiliacijos maksimumas yra anaerobinėje fotinėje zonoje, išskyrus Profesoriaus duobę, o neretai jis didesnis už epilimnioninės ¹⁴C asimiliacijos greitį (Ilgajame ežere net 4 kartus, iki 88,9 μg C/l per h). Panaši tendencija buvo nustatyta ir 1997 m. [8]. Akivaiz-



3 pav. *Chromatium okenii* sierabakterių vertikalus pasiskirstymas karstiniuose ežeruose 2000 m. rugpjūčio mėn.

Fig. 3. The vertical distribution of *Chromatium okenii* sulphur bacteria in karst lakes in August 2000



4 pav. Šviesinės (linija) ir tamsinės (heterotrofinė – šviesūs stulpeliai, chemoautotrofinė – tamsūs stulpeliai) $^{14}\text{C}\text{-CO}_2$ asimiliacijos intensyvumas Ilgajame (A), Katilnyčios (B), Smidrauskienės duobės (C) ir Profesoriaus duobės (D) ežeruose 2000 m. rugpjūčio mėn.

Fig. 4. Light (line) and dark (heterotrophic – light column, chemoautotrophic – dark column) $^{14}\text{C}\text{-CO}_2$ assimilation in Lakes Ilgasis (A), Katilnyčia (B), Smidrauskienės duobė (C) and Profesoriaus duobė (D) in August 2000

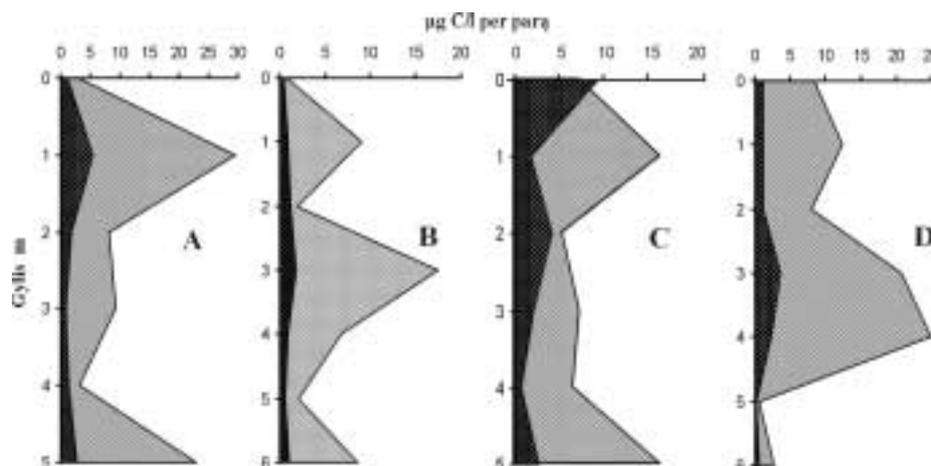
du, kad karstinių ežerų pirminės organinės medžiagos sintezės procesuose svarbus vaidmuo tenka fototrofiniams anoksigeninę fotosintezę vykdančioms mikroorganizmams, visų pirma – spalvotosioms sierabakterėms. Nepaisant to, kad karstiniuose ežeruose gana intensyviai vyksta suminė organinių medžiagų destrukcija [8], sulfatų redukcija ir kiti anaerobinio skaidymo terminalinius produktus generuojantys procesai, sudarantys palankias sąlygas chemotrofinių mikroorganizmų funkcionavimui, chemosintetiku tamsinės $^{14}\text{CO}_2$ asimiliacijos intensyvumas daugeliu atvejų buvo mažesnis, nei heterotrofinių bakterijų. Tik Ilgajame ežere 0–4 m bei Profesoriaus duobės 2 m vandens sluoksniuose chemotrofinė $^{14}\text{CO}_2$ asimiliacija buvo didesnė už heterotrofinę. Taigi, toks karstinių ežerų heterotrofinės mikroflos aktyvumo vyravimas, palyginti su chemotrofinė $^{14}\text{CO}_2$ asimiliacija, netiesiogiai byloja apie padidėjusį organinių medžiagų kiekių buvimą ežeruose.

Bakterijų produkcija ir išėdimas zooplanktonu.

Bendras bakterijų skaičius daugelyje karstinių ežerų vandens horizontų buvo *ca* 1–3 mln. ląst./ml. Tokios bakterioplanktono gausumo reikšmės yra būdingos mezotrofiniams vandens telkiniams. Tačiau tirtųjų

ežerų bakterioplanktono erdvinės kiekybinės charakteristikos pasižymėjo gana skirtingomis ypatybėmis. Ilgajame ežere bakterijos gausiai vystėsi paviršiniame sluoksnyje (1 m), gilėjant jų skaičius sumažėjo, o priedugnyje buvo daugiausia – 6,06 mln. ląst./l. 1 m vandens horizonte gautas didžiausias ir saprotrofinių bakterijų, išaugintų ant MPA (1:10) terpės, skaičius – 420 ląst. (kolonijų)/ml. Ten pat buvo nustatyta ir didžiausia IOM koncentracija (2 pav.). Tuo tarpu Katilnyčios ežero bakterioplanktono gausumas vandens storumėje didėjo nuosekliai. Smidrauskienės duobėje daugiausia bakterijų buvo paviršiniame vandens sluoksnyje (5,63 mln. ląst./l), o Profesoriaus duobėje – ties metalimniono viršutine riba (1,87 mln. ląst./l), kur taip pat gausiai rasta *Ch. okenii* purpurinių sierabakterių (363 tūkst. ląst./l).

Bakterijų produkcijos ir jų išėdimo zooplanktonu procesai svarbūs vandens telkinių mitybinių tinklų formavimuisi. Paros bakterijų produkcijos ir jų išėdimo zooplanktonu duomenys pateikti 5 pav. Greičiausiai bakterijos biomasę formavo Ilgojo ir Smidrauskienės duobės ežerų epilimnione ir hipolimnione, o Katilnyčioje bei Profesoriaus duobėje produkcijos maksimumas nustatytas 3–4 m sluoksniuose. Atitinkamai pasiskirstė ir bakterijų išėdimo zooplanktonu tendencija, tik pastarasis procesas vyko mažesniu intensyvumu – 0,2–9,4 $\mu\text{g C/l}$ per parą, o Smidrauskienės duobės



5 pav. Paros bakterijų produkcija (šviesus plotas) ir jų išėdimas zooplanktonu (tamsus plotas) Ilgajame (A), Katilnyčios (B), Smidrauskienės duobės (C) ir Profesoriaus duobės (D) ežeruose 2000 m. rugpjūčio mėn.

Fig. 5. Bacterial production (light area) and grazing by zooplankton (dark area) rates per day in Lakes Ilgasis (A), Katilnyčia (B), Smidrauskienės duobė (C) and Profesoriaus duobė (D) in August 2000

paviršiniame vandens sluoksnyje buvo daugiau net už bakterijų produkciją. Kaip tik čia, „suspaustame“ deguoniniame epilimnionė, gausiai (iki 1540 ind./l) buvo aptinkamos *Anuraeopsis fisa* Gosse verpetės. Kituose ežeruose iš protozooplanktono vyravo *Coleps hirtus* Nitzsch, *Prorodon viridis* (Ehrenberg) Kahl, *Spirostomum* sp. infuzorijos (Profesorius ežere net iki 30800 ind./l), Katilnyčios 0–2 m sluoksnyje metazooplanktonui gausiai (2800–4400 ind./l) atstovavo *Polyarthra* sp., *Rotatoria* sp., *Anuraeopsis fisa* verpetės, Ilgajame ežere gana gausūs buvo *Mesocyclops oithonoides* Sars, *Ceriodaphnia quadrangula* O. F. Müller šakotaūšiai vėžiagyviai. Tirtiesiems karstiniams ežerams būdinga tai, kad didžiausios *Protozoa* ir *Metazoa* atstovų sankaupos nustatytos mikroaerobinėmis sąlygomis, dažnai epilimniono apatinės – metalimniono viršutinės dalių ribose.

Mikroorganizmų sulfatų redukcinis ir nitrogenazinis aktyvumas. Didelės sulfatų koncentracijos karstiniuose ežeruose skatino bakterinę sulfatų redukciją – vieną svarbiausių terminalinių organinės medžiagos anaerobinio skaidymo procesų – tiek vandenyje, tiek dugno nuosėdose. Anaerobiniuose priedugniniuose vandenyse sulfatų redukcijos procesas įvairavo nuo 0,015 mg S²⁻/l per parą Profesorius duobėje iki 0,054 mg S²⁻/l per parą Smidrauskienės duobėje. Daugumai karstinių vandens telkinių būdingas sulfatų redukcijos procesų intensyvumo pasiskirstymas vandens vertikaliame profilyje buvo nustatytas įvairiuose Katilnyčios ežero gyliuose – nedeguoninėje 3–5 m gylio zonoje bakterijos sulfatus redukavo 0,012–0,015 mg S²⁻/l per parą greičiu, o priedugnyje (7,5 m) 3 kartus greičiau. Ilgojo ežero sulfatų redukcijos paros greitis dugno nuosėdose (1,02 mg S²⁻/dm³) buvo 5 kartus didesnis už proceso intensyvumą vandenyje. Panašus, kiek mažesnis proceso vyksmas užregistruotas ir 1997 m. [8]. Tuo tarpu ežero šiaurinėje litoralinėje dalyje, vietomis ištaisai okupuotoje purpurinių sierabakterių, dugno nuosėdų sulfatų reduktoriai procesą vykdė 11,36 mg S²⁻/dm³ per parą greičiu, taip užtikrindami atitinkamai didelius H₂S kiekius, kurie tuoj pat buvo sunaudojami minėtų fototrofinių ir chemotrofinių sierą oksiduojančių mikroorganizmų.

Laisvąjį azotą karstinių ežerų hidromikrobiontai fiksavo silpnai. Kiek didesnis planktoninių mikroorganizmų nitrogenazinis aktyvumas nustatytas Katilnyčios ežere: proceso greitis paviršiniame vandens sluoksnyje prilygo 8,5, o ties metalimniono apatine riba – 11,6 μg N/l per parą. Panašus proceso intensyvumas nustatytas ir visame Smidrauskienės duobės profilyje. Tirtuose ežeruose nustatyti santykinai dideli N_{min.} kiekiai (1 lentelė), tikėtina, represavo proceso intensyvumą [11].

Taigi 2000 m. rugpjūtį statinis karstinių ežerų hidromikrobiontų struktūros ir funkcionavimo įvertinimas parodė, kad specifinės abiotinės sąlygos ir jų

erdvinė struktūra (anaerobiniai hipolimnionai su H₂S, didelės SO₄²⁻ koncentracijos, fotinės zonos nusitęsimas iki anaerobinių vandens sluoksnių, gausūs biogenai ir kt.) sudarė palankias sąlygas specifinių, visų pirma S biogeocheminiame cikle dalyvaujančių mikroorganizmų ekologinėms nišoms susiformuoti. Tai, kad fototrofinėms sierabakterėms augti ir vystytis reikalingas kompleksas ypatingų sąlygų, be kurių susidarymo pastarosios negali egzistuoti ir tiesiog neaptinkamos, nurodo ir kiti autoriai, tyrinėję Rusijos, Ispanijos analogiškos kilmės ežerus [3, 5, 20].

Antra ypatybė tai, kad daug pirminės organinės medžiagos yra susintetinama mikroaerobiniuose ar anaerobiniuose hipolimnionuose (t. y. anoksigeninės bakterijų fotosintezės metu), o tai visiškai nebūdinga pirminės produkcijos aspektu tyrinėtiems Lietuvos ežerams [19, 26]. Juose vertikalinio fotosintezės intensyvumo pasiskirstymo maksimumai visada yra paviršiniuose fotiniuose vandens telkinių sluoksniuose (epilimnionuose). Tokiu būdu, pirminės organinės medžiagos sintezė, vykdoma anoksigeninių fotosintetančių bakterijų ir tiekiančių organinę medžiagą sulfatų reduktoriams, bei intensyviai vykstanti bakterinė sulfatų redukcija, tiekianti biogeninės kilmės H₂S spalvotosioms sierabakterėms, užtikrina abipusiai priklausomų S oksiduojančių (fototrofinių) ir sulfatų reduktorių mikroorganizmų gildijų funkcionavimą gipso karsto ežerų hidroekosistemose.

Karstiniams ežerams būdinga ir tai, jog minėtomis specifinėmis ekstremaliomis sąlygomis aptinkami ir kiti, įprasti hidromikrobiontai – melsvabakterės griežtai anaerobiniuose hipolimnionuose su H₂S, *Protozoa* ir *Metazoa* mikroaerobinėmis sąlygomis ir kt. Šių hidromikrobiontų ekonišos susiformuoja palyginti siauroje funkcinėje erdvėje, dažnai glaudžiai tarpusavyje persipindamos konkurencijoje dėl energetinio ar medžiaginio substrato. Todėl mažų, bet savitų karstinių ežerų specifinės gyvybinės terpės, pasižyminčios biologinių procesų įvairove, ekologinė pusiausvyra yra ypač jautri ir lengvai sutrikdoma neatšargios ūkinės veiklos (antropogeninio teršimo, biogeninių ir organinių medžiagų prietakos) karstiniame regione.

Padėka. Autoriai nuoširdžiai dėkoja S. Mažeikaitei, apibūdinusiai karstinių ežerų zooplanktoną, D. Kalytytei už pagalbą identifikuojant planktoninių dumblių rūšis, taip pat R. Šulijenei, atlikusiai ¹⁴C asimiliacijos eksperimentus ir padėjusiai analizuojant rezultatus ypatumus.

Gauta
2001 12 03

Literatūra

1. Aplinkos apsaugos ministerija. *Unifikuoti nuotekų ir paviršinių vandenų kokybės tyrimo metodai. I dalis. Cheminiai analizės metodai*. Vilnius, 1994. 224 p.

2. Biebl H., Pfennig N. Anaerobic CO₂ uptake by phototrophic bacteria. A review. *Archive Hydrobiologie Beih.* 1979. T. 12. P. 48–58.
3. Camacho A., Vicente E., Miracle M. R. Spatio-temporal distribution and growth dynamics of phototrophic sulfur bacteria populations in the sulfide-rich Lake Arcas. *Aquatic Sciences.* 2000. T. 62. P. 334–349.
4. *Europinės svarbos buveinės Lietuvoje. Lietuvoje aptinkamų Europos Sąjungai svarbių buveinių tipų aiškinamasis vadovas.* Vilnius, 2001. 138 p.
5. Guerrero R., Montesinos E., Pedros-Alio C., Esteve I., Mas J. Phototrophic sulphur bacteria in two Spanish lakes: Vertical distribution and limiting factors. *Limnology and oceanography.* 1985. T. 30(5). P. 919–931.
6. Kasperovičienė J., Mažeikaitė S., Vitėnaitė T. Kai kurie planktoninių hidrobiontų biologinės įvairovės aspektai Šiaurės Lietuvos karstiniame regione. *Geografijos metraštis.* 1998. T. 31. P. 71–83.
7. Kavaliauskienė J. Kai kurių Lietuvos karstinių ežerų ir šaltinių fitoplanktono rūšinė įvairovė. *Geografijos metraštis.* 2000. T. 33. P. 126–141.
8. Paškauskas R., Antanyrienė A., Budrienė S., Krevš A., Kučinskienė A., Šlapkauskaitė G., Šuljienė R. Biologinių procesų įvairovė ir specifiškumas karstiniame Kirkilų ežere. *Geografijos metraštis.* 1998. T. 31. P. 62–70.
9. Petrulytė R. Vandens tyrimai Šiaurės Lietuvos karstiniame regione. *Geografijos metraštis.* 1997. T. 30. P. 92–98.
10. Porter K. G., Feig Y. S. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnology and oceanography.* 1980. T. 25(5). P. 943–948.
11. Postgate J. *Nitrogen Fixation.* Cambridge University Press, 1998. 112 p.
12. Sorokin Y. I. *Radioisotopic Methods in Hydrobiology.* Springer, 1999. 321 p.
13. Stal L. J., Moezelaar R. Fermentation in cyanobacteria. *FEMS Microbiology Reviews.* 1997. T. 21. P. 179–211.
14. Steenbergen C. L. M., Korthals H. J. Distribution of phototrophic microorganisms in the anaerobic and microaerophilic strata of lake Vechten (The Netherlands). Pigment analysis and role in primary production. *Limnology and oceanography.* 1982. T. 27(5). P. 883–895.
15. *Šiaurės Lietuvos karstinis regionas. Geografiniai gamtinaudos aspektai* (monografija). Vilnius, 2000. 284 p.
16. Taminskas J., Galinytė V. Karstinio regiono hidrocheminiai ypatumai. *Tarptautinė konferencija „Vandens telkinių būklė ir gerinimo būdai“.* 1997 10 9–10. Kaunas. P. 35–40.
17. Taminskas J. Vandenskyrinio karsto hidrologiniai ypatumai. *Geografijos metraštis.* 1997. T. 30. P. 100–107.
18. Гак Д. З. Бактериопланктон и его роль в биологической продуктивности водохранилищ. Москва, 1975. 255 с.
19. Гидробиологические исследования озер Дуся, Галстас, Шлавантас, Обялия. Вильнюс, 1977. 267 с.
20. Горленко В. М. Развитие фототрофных серобактерий в провальных озерах карстовой области Марийской АССР. *Геохимическая деятельность микроорганизмов в водоемах и месторождениях полезных ископаемых.* Москва, 1973. С. 177–203.
21. Григялис А. И. Структура и фауна донных биоценозов в водоемах Литвы (2. Биоценозы сублиторальных и профундальных зон и карстовых озер Северной Литвы). *LTSR MA darbai. C serija.* 1989. T. 4(108). P. 61–68.
22. Килкус К. Карст Северной Литвы (1. Поверхностные и подземные карстовые формы). *LTSR MA darbai. B serija.* 1977. T. 5(102). P. 139–145.
23. Килкус К. Карст Северной Литвы (2. Карстовые озера). *LTSR MA darbai. B serija.* 1977. T. 6(103). P. 125–133.
24. Килкус К. Некоторые вопросы морфометрии, термики и гидрологии карстовых озер Литвы. *Geographia Lituanica.* 1976. P. 143–151.
25. Кузнецов С. И., Дубинина Г. А. *Методы изучения водных микроорганизмов.* Москва, 1989. 285 с.
26. *Состояние гидробиоценозов водохранилища-охладителя Игналинской АЭС в предпусковой период.* Вильнюс, 1987. 175 с.

Audrius Žvikas, Ričardas Paškauskas, Alė Kučinskienė

STATIC EVALUATION OF THE STRUCTURE AND FUNCTIONING OF HYDROMICROBES IN KARST LAKES

S u m m a r y

A unique ecological structure with a variety of certain hydromicrobe niches is formed by specific conditions in sulphate-rich lakes located in the active gypsum karst area of Northern Lithuania. All the lakes studied got stratified with the total depletion of oxygen even in the lower metalimnion and with the presence of H₂S in hypolimnion. The lakes featured a photic zone within the anaerobic layers, quite a high contents of SO₄²⁻ and nutrients.

In situ ¹⁴CO₂-photoassimilation results indicated that the maximal rates of anoxygenic carbon fixation at the metalimnion or hypolimnion (89 µg C/l h⁻¹) four times exceeded the rates of oxygenic epilimnetic assimilation. The intensity of sulphate reduction (11.36 mg S²⁻/dm³ in littoral sediments) and dense mats of purple sulphur bacteria occupying the littoral zone of Lake Ilgasis, emphasize the role of these hydromicrobes in the functioning of such type of lakes. Also, non-specific species such as certain cyanobacteria species were found under specific extreme conditions – anaerobic hypolimnions with H₂S.

Key words: karst lakes, microbiological processes, ecological parameters, phototrophic bacteria, sulphate reduction