
Fitoplanktono susintetintos organinės anglies išskyrimo ir heterotrofinės utilizacijos sezoniniai ypatumai skirtingose mezotrofinio ežero (Gulbinas) zonose

**Alina Krevš,
Ričardas Paškauskas,
Rita Šulijienė**

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

Analizuojami sezoniniai planktono dumblių ir bakterijų mitybos ryšių ypatumai skirtingose mezotrofinio ežero (Gulbinas) ekologinėse zonose, įvertinant fitoplanktono pirminės organinės medžiagos išskyrimo ir heterotrofinės utilizacijos intensyvumą. Aktyvaus hidrobiontų vystymosi laikotarpiu (2001 m. balandžio–spalio mėn.) fitoplanktonas litoralėje į aplinką išskyrė nuo 12 iki 55%, pelagialėje – nuo 20 iki 30% naujai susintetintos organinės anglies. Heterotrofinės bakterijos litoralėje asimiliavo 30–72%, pelagialėje – 27–64% dumblių išskirtų junginių, kurių didesnę dalį panaudojo kaip energijos substratą. Fitoplanktono išskirtos ištirpusios organinės anglies bakterinės asimiliacijos tempai kito priklausomai nuo dumblių neląstelinės produkcijos. Įvairiais vegetacijos laikotarpiais tiek fitoplanktono naujai susintetintos organinės anglies išskyrimo, tiek jos bakterijų utilizavimo intensyvumo kitimo ribos didesnės buvo litoralės zonoje, nei pelagialėje ežero dalyje.

Raktažodžiai: fitoplanktonas, bakterijos, pirminė produkcija, organinės anglies išskyrimas, heterotrofinė utilizacija, gėlavandenė ekosistema

ĮVADAS

Daugelio gėlavandenių vandens telkinių produktyvumą ir mitybos tinklo struktūrą lemia fitoplanktono pirminė produkcija. Pažymima, jog priklausomai nuo planktono dumblių struktūros ir fiziologinės būklės nemažai naujai susintetintos organinės medžiagos tiesiogiai patenka į aplinką įvairių lengvai pasisavinamų junginių pavidalo (Overbeck, Chróst, 1993; Сиренко, Козицкая, 1988). Tolesnė pirminės produkcijos transformacija ir pernešimas į aukštesnius trofinius lygmenis vyksta tiek klasikinės trofinės grandinės keliu – tiesiogiai dumblių biomasę pasisavinant zooplanktonui, tiek kitu keliu – fotosintezės produktams patenkant į aukštesnio lygmens trofinius tinklus per keletą mikrobinių grandžių („mikrobinė kilpa“) (Azam et al., 1983). Fitoplanktono suformuotos organinės medžiagos įtraukimo pastaruoju keliu į trofinius tinklus efektyvumas labai priklauso nuo dumblių metabolitų struktūros bei nuo vieno pagrindinių mikrobinės kilpos komponento – heterotrofinių bakterijų aktyvumo (Sell, Overbeck, 1992). Per pastaruosius dešimtmečius vienaląsčių planktono organizmų, tarp jų dumblių ir bakterijų funkciniai ryšiai reikiamai įvertinami, tačiau iki šiol dau-

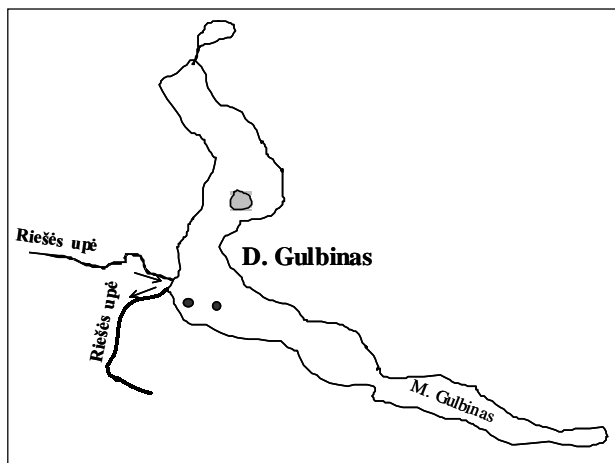
gelis jų biotinių sąveikų klausimų ir metodologiniai tyrimų aspektai yra diskusijų objektas (Azam et al., 1983; Calbet et al., 2001; Hart, Stone, 2000; Overbeck, Chróst, 1993; Vadstein et al., 1989; Witek et al., 1997).

Savo ruožtu, vandens ekosistemoje vyraujančių bendrijų struktūra, organizmų funkcinių ryšių pobūdis ir intensyvumas priklauso tiek nuo bendrų (abiotinių ir biotinių), tiek nuo specifinių aplinkos sąlygų, susiklosčiusių atskirose ekologinėse zonose. Litoralinė zona, palyginti su pelagiale, pasižymi didesniu ekologinių sąlygų nepastovumu ir didesne biotopų, kuriuose fitoplanktono produkcijos galimybės yra nevienodos ir ženkliau kinta vegetacinio sezono eigoje, įvairove. Šalia to, šioje zonoje vienaląsčių organizmų mitybos tinklo formavimuisi didesnę įtaką nei pelagialėje turi alochtoninės, taip pat resuspenduotos dugno nuosėdų organinės medžiagos.

Šio darbo tikslas buvo nustatyti ir palyginti fitoplanktono organinės anglies produkcijos intensyvumo ir jos pasisavinimo efektyvumo sezoninius ypatumus pradinėje planktono mitybos tinklo grandyje *dumbliai–bakterijos* skirtingose produktyvaus mezotrofinio ežero zonose.

METODIKA

Tyrimai buvo atliekami 2001 m. Gulbine (Žaliųjų ežerų grupė). Medžiaga tyrimams paimta keturis kartus (balandžio 30, gegužės 28, liepos 31 ir spalio 2 d.) dvejose skirtingose ekologinėse zonose – pelaginės dalies viršutiniame vandens sluoksnyje (0,5–1,0 m gylyje), kuris dažniausiai pasižymi dideliu produktinių procesų intensyvumu, ir pietrytinės ežero dalies litoralėje, nimfeidų juostoje, esančioje greta atvirojos ežero dalies (1 pav.).



1 pav. Gulbino ežero situacinė schema ir mėginių ėmimo vietos

Fig. 1. The situation scheme of Lake Gulbinas and sampling stations

Siekiant apibūdinti ekologinių sąlygų specifiškumą, tyrimų vietose buvo vertinami šie parametrai: sąlyginis vandens skaidrumas – Secchi disku, vandens temperatūra – gyvsidabrio termometru, pH – potenciometriškai ir ištirpusio deguonies koncentracija – Winkler'io metodu. Biogeninių ir organinių medžiagų kiekis nustatytas standartizuotais ir literatūroje išsamiai aprašytais metodais (Merkelienė, Čerponytė, 1994; Муравьев, 1999).

Vanduo iš ežero tolesniems kompleksiniams tyrimams ir eksperimentams buvo pasemiamas Rutnerio batometru. Fitoplanktono struktūra ir gausumas buvo įvertinami algologiniams tyrimams rekomenduojamais metodais (Olrik et al., 1998). Bendras bakterijų skaičius nustatytas epifluorescencinės mikroskopijos metodu (Fry, 1988), panaudojant „Liuman P3“ mikroskopą. Bakterijų preparatams paruošti buvo panaudoti juodi 0,2 μm polikarbonatiniai membriniai filtrai (MILLIPORE) bei 0,5 mmol koncentracijos akridino dažai (Bergström et al., 1986).

Anglies srauto trofinėje grandyje *dumbliai–bakterijos* tyrimai buvo atlikti derinant radioizotopinį (Steeman-Nielsen, 1952) ir diferencijuoto filtravimo metodus (Harris et al., 1989; Садчиков, Куликов, 1990). Iš įvairių ežero ekozonų paimti mėginiai buvo išpilstomi į 250 ml šviesius ir tamsius butelius. Į kiekvieną pavyzdį suleidžiama po 1 ml 2×10^5 Bq/ml aktyvumo $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ tirpalo. Mėginiai eksponuojami 4 valandas *in situ*. Atskiros frakcijos (dumbliai, bakterijos ir dumblių išskirta organinė anglis (IO^{14}C)) diferencijuojamos atliekant kaskadinį filtravimą per 1,5 ir 0,17 μm membraninius filtrus („Pragapor“). Siekiant įvertinti bakterijų mineralizacinį aktyvumą, kiekvienu atveju į filtratą (50 ml), kuriame liko dumblių išskirta ištirpusi organinė medžiaga, buvo įpilama po 5 ml ežero vandens, perfiltruoto 1,5 μm filtru (filtrate tik bakterijos). Po ekspozicijos tamsoje (18 val.) mėginiai buvo perfiltruoti 0,17 μm membraniniais filtrais. Visų trijų frakcijų – dumblių, bakterijų ir filtrato su IO^{14}C – radioaktyvumas buvo išmatuotas scintiliaciniu skaitikliu (Beckman Instruments Inc.), scintiliacinis kokteilis – Opti-Phase Hi-Safe 3 („Wallac Oy“).

REZULTATAI IR DISKUSIJA

Pagrindinės hidrocheminių parametru reikšmės, nustatytos vegetacijos sezono eigoje, būdingos mezotrofinio tipo, tačiau turintiems ženklų eutrofizacijos požymių vandens telkiniams (lentelė).

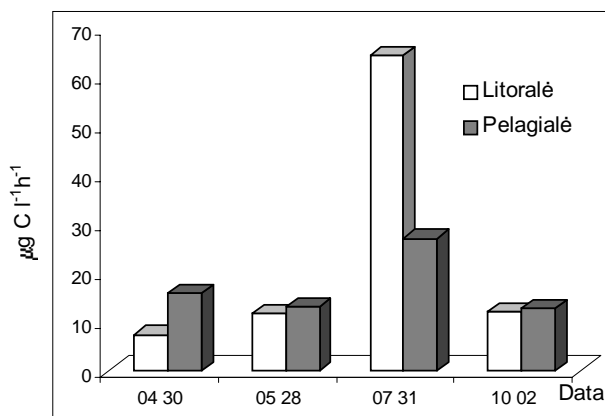
Lentelė. Gulbino ežero skirtingų zonų fizikinės-cheminės sąlygos 2001 m. balandžio–spalio mėn. Table. Physical-chemical conditions in different zones of Lake Gulbinas, April-October 2001										
Data	Ežero zona	S m	t °C	O ₂ mg/l	N _b mg/l	N _{min.} mg/l	P _b mg/l	PO ₄ ⁻³ mgP/l	C _{org.} mg/l	BDS ₇ mg O ₂ /l
04 23	litoralė		9,2	11,14	3,507	1,200	0,189	0,028	9,88	5,60
	pelagialė	1,8	9,7	10,82	2,985	1,157	0,467	0,025	10,59	6,00
05 28	litoralė		14,6	10,44	2,313	1,484	0,100	0,000	8,40	3,20
	pelagialė	1,8	14,5	10,64	2,687	1,244	0,206	0,000	6,72	4,10
07 31	litoralė		24,2	11,22	1,643	1,022	0,133	0,022	18,33	4,80
	pelagialė	0,9	23,8	11,65	1,750	1,628	0,094	0,019	16,70	4,48
10 02	litoralė		11,4	7,60	0,986	0,927	0,044	0,008	9,49	2,24
	pelagialė	1,5	11,5	8,15	1,319	1,266	0,089	0,011	14,26	9,12

Tyrimų metu vandens temperatūros kitimo diapazonas litoralėje (9,2–24,2°C) ir pelagialėje (9,7–23,8°C) buvo panašus. Abiejose tyrimų vietose didžiausios O₂ koncentracijos (11,2 ir 11,6 mg/l) buvo nustatytos liepos pabaigoje, o mažiausios (7,6 ir 8,15 mg/l) – spalio mėn. Didesnės bendrojo azoto (N_b) bei bendrojo (P_b) ir mineralinio fosforo (PO₄⁻³) koncentracijos buvo aktyvios vegetacijos pradžioje. Didesnis mineralinio azoto (N_{min}) kiekis (1,200–1,484 mg/l) litoralėje nustatytas pirmoje aktyvios vegetacijos pusėje, o pelagialėje – liepos ir spalio mėn. ir sudarė atitinkamai 1,628 ir 1,266 mg/l. Daugiausia labilios organinės medžiagos, vertinant pagal BDS₇ reikšmes (9,12 mg O₂/l), nustatyta pelagialėje baigiantis vasaros vegetaciniam sezonui, tuo tarpu litoralėje – tik 2,24 mg O₂/l. Kitais tyrimo laikotarpiais BDS₇ reikšmės litoralėje kito nuo 3,2 iki 5,6, pelagialėje – nuo 4,6 iki 6,0 mg O₂/l. Taigi, nors tyrimams pasirinktos litoralės ir pelagialės abiotinių sąlygų įvertinimo parametrų skirtumai per sezoną įvairavo, tačiau vidutiniškai per tyrimo laikotarpį jų reikšmės abiejose zonose buvo artimos.

Vertinant fitoplanktono produkcinį procesus apskritai tikėtasi, jog litoralės zonoje planktoninių dumblių fotosintetinių aktyvumą slopins konkurencija su makrofitais dėl biogeninių medžiagų. Kita vertus, tyrimų vietoje išsivysčiusi *Nupharetum luteae* (W. Koch 1926) Hueck 1931 bendrija, kurios edifikatorinių rūšių projekcinis padengimas siekė beveik 60%, gali slopinti šviesos prasiskverbimą į gilesnius sluoksnius. Nurodoma, kad helofitų sąžalynuose, kurie maksimalaus jų išsivystymo laikotarpiu realiai riboja saulės šviesos prasiskverbimą, fitoplanktono fotosintezės procesų intensyvumas pastebimai sumažėja, palyginus su jo intensyvumu apšviestose, susisiekiąčiose su atvirais vandens plotais, zonose (Комаркова и др., 1983).

Mūsų pasirinktame litoralės stebėjimų taške vandens masių sąsajos su atvirąja ežero dalimi buvo pakankamai geros, tačiau pavasario ir rudens laikotarpiais fitoplanktono pirminė (ląstelinė) produkcija čia buvo nežymiai mažesnė nei pelagialėje (2 pav.). O maksimalaus vasarinio fitoplanktono išsivystymo laikotarpiu, liepos mėn. pabaigoje, jo produkcinio procesų intensyvumas litoralėje buvo net 2,4 karto didesnis nei pelagialėje. Pažymėtina, kad tuo pačiu laikotarpiu ir dumblių išskirtų į aplinką organinių junginių (IO¹⁴C) kiekis buvo didžiausias litoralinėje dalyje (16 μg C l⁻¹ h⁻¹).

Tuo tarpu ežero pelagialėje skirtingais vegetacijos laikotarpiais fitoplanktono išskiriamų į aplinką organinių junginių kiekiai kito nedaug – nuo 4,2 iki 6,8 μg C l⁻¹ h⁻¹ (3 pav.). Šiek tiek daugiau jų konstatuota aktyvios vegetacijos pradžioje (balandžio mėn.), kai fitoplanktono biomasę formavo *Cyanophyceae*, *Chrysophyceae* ir *Cryptophyceae* klasių dumb-

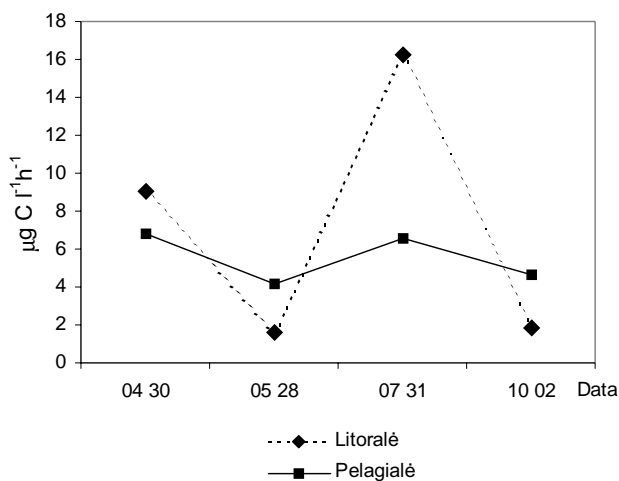


2 pav. Fitoplanktono pirminė (ląstelinė) produkcija Gulbino ežero skirtingose zonos 2001 m. balandžio–spalio mėn.

Fig. 2. Primary (cellular) production of phytoplankton in different zones of Lake Gulbinas, April–October 2001

lių rūšys – *Planktothrix agardhii*, *Dinobryon divergens*, *Uroglenopsis apiculata*, *Cryptomonas* sp., ir vasaros viduryje, kai vyraujančių rūšių kompleksą sudarė *Chlorophyceae* (cf. *Chlorella* sp.) ir *Cryptophyceae* (*Cryptomonas* sp.) klasių dumbliai.

Nors apskritai fitoplanktono struktūra ir pirminė (ląstelinė) produkcija abiejose zonose mažai skyrėsi, tačiau dumblių susintetintos organinės anglies išskyrimas litoralėje buvo kiek kitoks nei pelagialėje. Pirmiausia litoralėje skirtingais aktyvios vegetacijos laikotarpiais neląstelinė produkcija kito labiau – nuo 1,6 iki 16,3 μg C l⁻¹ h⁻¹ (3 pav.). Be to, buvo ryškesni išskirtų junginių koncentracijų maksimumai, kurie, kaip ir pelagialėje, stebėti pavasario ir vasaros viduryje. Kaip minėta, didžiausios IO¹⁴C koncentracijų reikšmės litoralės fitoplanktono terpėje (2–10 kartų didesnės negu kitais tyrimo laikotarpiais ir 2,5

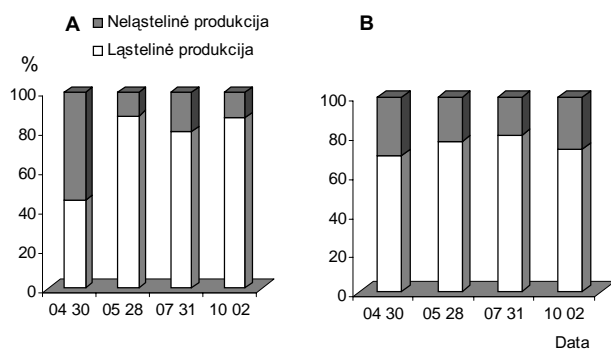


3 pav. Fitoplanktono neląstelinė produkcija Gulbino ežero skirtingose zonos 2001 m. balandžio–spalio mėn.

Fig. 3. Extracellular production of phytoplankton in different zones of Lake Gulbinas, April–October 2001

karto didesnės nei tuo pačiu metu pelagialėje) užregistruotos liepos mėn., t. y. pirminės produkcijos piko metu. Šiuo laikotarpiu litoralėje, kaip ir pelagialėje, pagal biomą vyravo *Chlorophyceae* ir *Cryptophyceae* klasių dumbliai.

Atkreiptinas dėmesys į tai, jog didžiausias santykinis organinės anglies išskyrimas į aplinką nustatytas aktyvios hidrobiontų vegetacijos pradžioje (balandžio mėn.). Tuo laikotarpiu dumbliai pelagialėje į aplinką išskyrė 30%, litoralėje – 55% susintetintos organinės anglies. Visais kitais tyrimų laikotarpiais nepriklausomai nuo fitoplanktono pirminės produkcijos lygių išskiriamų į aplinką junginių santykiniai dydžiai buvo ne didesni kaip 27% (4 pav.).



4 pav. Fitoplanktono neląstelinės ir ląstelinės produkcijos santykis (%) Gulbino ežero litoralėje (A) ir pelagialėje (B) 2001 m. balandžio–spalio mėn.

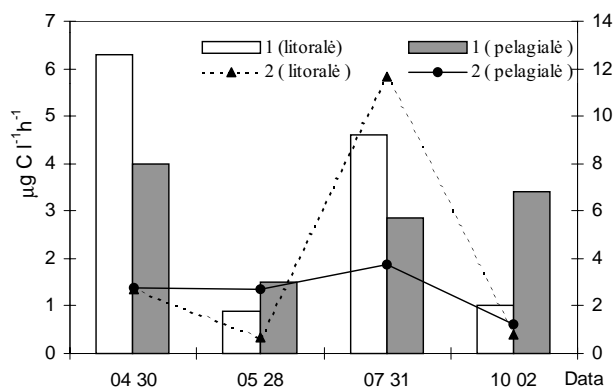
Fig. 4. The percentage ratio of extracellular and cellular production of phytoplankton in the littoral (A) and pelagial (B) zones of Lake Gulbinas, April–October 2001

Literatūros šaltiniuose nurodomi skirtingi veiksniai, skatinantys dumblių ekskrecinių procesų spartą: maisto medžiagų stygius terpėje, intensyvus apšvietimas, ląsteles pažeidžiantys virusai; ekskrecijos intensyvumas priklauso nuo dumblių įvairovės ir rūšinės sudėties (Hellebust, 1974; Karl et al., 1998; Obernoster, Herndl, 1995). Spartesnę fitoplanktono fotosintezės produktų išskyrimą į terpę balandžio pabaigoje Gulbino ežere, mūsų manymu, galėjo nulėmti dumblių bendrijos struktūra, būtent *Chrysophyceae* ir *Cryptophyceae* vyravimas fitoplanktone. Gausesnį santykinį organinės anglies išskyrimą, fitoplanktone įsivyravus įvairiems šių dumblių klasių atstovams, pažymi ir kiti autoriai (Vadstein et al., 1989).

Be to, tam tikra dalis fotosintezės produktų galėjo atsidurti aplinkoje ne vien dumblių gyvybinės veiklos eigoje. Kaip antai, dauguma *Chrysophyceae* ir *Cryptophyceae* klasių dumblių tiek dėl ląstelių sandaros, tiek dėl maistingumo yra vienas „mėgstamiausių“ zooplanktono grobių (Bern, 1990), o atliekant tyrimus buvo konstatuota, jog kaip tik vegetacinio laikotarpio pradžioje protozooplanktono bendrijoje

vyravo dumbliais ir bakterijomis mintančios *Spirotrichea* klasės infuzorijos (Mažeikaitė, 2001). Tai įgalina daryti prielaidą, kad kai kurie dumblių sukaupti organiniai junginiai galėjo atsidurti aplinkoje dėl jų ląstelių pažeidimo infuzorijų mitybos metu.

Kitas aktualus aspektas, nagrinėjant dumblių ir bakterijų sąveiką, yra išskirtos organinės anglies reikšmė planktono bakterijų metabolizmui. Tyrimų rezultatai parodė, kad skirtingais vegetacinio sezono laikotarpiais pelagialėje ežero dalyje bakterijos pasisavino nuo 27 iki 64%, o litoralėje nuo 30 iki 72% neląstelinės dumblių produkcijos (5 pav.). Ir šiuo atveju utilizavimo intensyvumo kitimo diapazonas didesnis buvo litoralėje. Tai būtų galima paaiškinti siejant su labiau pasireiškiančiu abiotinių ir biotinių sąlygų nestabilumu šioje ežero ekologinėje zonoje per vegetacijos sezoną.

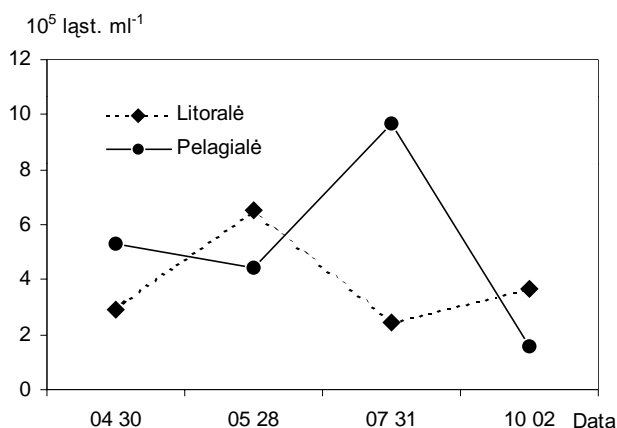


5 pav. Organinės anglies, likusios filtrate (1) ir įtrauktos į bakterijų biomasę (2), kiekiai bandymuose su Gulbino ežero litoralės ir pelagialės cenoze 2001 m. balandžio–spalio mėn.

Fig. 5. The amount of dissolved organic carbon left in the filtrate and incorporated in bacteria biomass in the experiment with cenoses from the littoral and pelagial zones of Lake Gulbinas, April–October 2001

Intensyviausios dumblių ir bakterijų mitybos sąsajos konstatuotos vasaros viduryje (liepos mėn.) litoralėje, t. y. tuo metu, kai aplinkoje buvo maksimali dumblių išskirtų organinių junginių koncentracija. Mažiausiu IO^{14}C pasisavinimo intensyvumu litoralės zonos bakterijos pasižymėjo pavasario pabaigoje (gegužės mėn.) ir rudenį (spalio mėn.) ($0,7\text{--}0,8 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$), o pelagialėje – rudenį ($1,25 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$). Kadangi tai sutapdavo su dumblių organinių junginių išskyrimo į aplinką sumažėjimu, galima manyti, jog egzistuoja tam tikras organinės anglies išskyrimo ir jos bakterijų utilizavimo intensyvumo ryšys. Nurodoma (Overbeck, Chróst, 1993), kad bakterijos tiesiogiai ir sparčiai pasisavina tik mažo molekulinio svorio junginius, ir tuo būdu dumblių išskirta labili organinė medžiaga sudaro tiesiogines autotrofinių bei heterotrofinių procesų ežeruose grandis. Mūsų atliktų tyrimų rezultatai

rodo, kad pagrindinę asimiliuotos ^{14}C dalį bakterijos panaudojo savo energiniams poreikiams patenkinti, todėl per sezoną buvo mineralizuota vidutiniškai 85% pasisavintos organinės anglies. Konstruktyvioje apytakoje abiejose ekologinėse zonose bakterijos panaudojo 8–20% dumblių metabolitų; daugiausia aktyviausiu vystymosi metu – pavasario pabaigoje ir vasaros viduryje. Pažymėtina, kad daugeliu atvejų (išskyrus liepos mėn.) litoralėje bakterijos į savo biomasę dumblių metabolitus įtraukdavo 1,5 karto mažiau, negu pelagialėje ir tai galėjo sąlygoti didesnį substratų, tarp jų ir alochtoninės kilmės, įvairovę litoralinėje ežero dalyje.



6 pav. Bendras bakterijų gausumas Gulbino ežero skirtingose zonose 2001 m. balandžio–spalio mėn.

Fig. 6. Abundance of bacteria in different zones of Lake Gulbinas, April-October 2001

^{14}C utilizavimo intensyvumas nepriklausė nuo bakterijų gausumo, kuris vidutiniškai per tyrimo laikotarpį nežymiai (1,3 karto) didesnis buvo pelagialėje (6 pav.). Didžiausi bakterijų gausumo skirtumai tarp ežero zonų buvo liepos mėn., kai pelagialėje jų reikšmės 4 kartus buvo didesnės negu litoralėje. Sezoninė bakterijų dinamika abiejose tyrimų zonose taip pat buvo skirtinga. Pelagialėje nustatyta daugeliui ežerų būdinga bakterijų gausumo didėjimo tendencija iki rudens bei mažėjimas spalio mėn. Litoralėje daugiausia bakterijų buvo gegužės mėn. – 2–3 kartus daugiau negu kitais tyrimo laikotarpiais, mažiausiai – liepos mėn.

Aktyvios hidrobiontų vegetacijos pradžioje, vandenyje pakankamai esant lengvai oksiduojamų organinių medžiagų kiekiui (BDS_7 , 5,6–6,0 mg O_2/l), bakterijų vystymąsi, matyt, limitavo žemesnė nei 10°C temperatūra. Spalio mėn. vienas bakterijų gausumą limituojančių veiksnių taip pat buvo temperatūra, nors šiuo metu tam tikrą vaidmenį reguliuojant bakterijų gausumą galėjo atlikti ir zooplanktonas. Rudenį fitoplanktono bendrijoje vyravo stambūs, zooplanktonui neprieinami dumbliai, todėl padidėjo mik-

robinės kilpos vaidmuo mitybos tinkle, pagrindiniai organinės medžiagos tiekėjai aukštesniems trofiniams lygmenims tikriausiai buvo bakterijos ir iš dalies negyva organinė medžiaga (detritas).

Taigi organinės anglies pasiskirstymo pradinėje mitybos tinklo grandyje *dumbliai–bakterijos* Gulbino ežere tyrimų rezultatai parodė, kad skirtingais aktyvios vegetacijos laikotarpiais fitoplanktono naujai susintetintos organinės anglies išskyrimo į aplinką ir jos bakterijų utilizavimo intensyvumo kitimų amplitudės didesnės buvo litoralėje negu atviroje dalyje. Aktyviausiu vegetacijos laikotarpiu (liepos mėn.) litoralėje buvo stebimi ir intensyvesni, palyginti su pelagiale, fitoplanktono produkciniai ir mikroorganizmų heterotrofiniai procesai.

Padėka

Straipsnio autoriai dėkoja kolegai dr. Salehui Mohamed Ali už fitoplanktono struktūros tyrimo duomenis.

Šį darbą 2000–2001 metais rėmė Lietuvos valstybinis mokslo ir studijų fondas, registracijos Nr. 20231, sutarties Nr. 402.

Gauta
2002 09 04

Literatūra

1. Azam F., Fenchel T., Field J. G., Gray J., Meyer-Reil L., Thingstad F. The ecology role of water-column microbe in the sea. *Marine Ecology Progress Series*. 1983. P. 257–263.
2. Bergström I., Heinänen, A. Salonen K. Comparison of Acridine Orange, Acriflavin and Bisbenzimidazole stains for enumeration of bacteria in clear and humic waters. *Appl. Environ. Microbiol.* 1986. N 51. P. 664–667.
3. Bern L. Food choice in some freshwater, crustacean zooplankton. *Acta Univ. Upsal.* 1990. N 245. P. 15–25.
4. Calbet A., Landry M., Nunnery S. Bacteria-flagellate interactions in the microbial food web of the oligotrophic subtropical North Pacific. *Aquatic Microbial Ecology*. 2001. N 23. P. 283–292.
5. Fry J. C. Determination of biomass. *Methods in Microbiology*. 1988. N 22. P. 41–85.
6. Harris G. P., Griffiths F. B., Thomas D. P. Light and dark uptake and loss of ^{14}C : Methodological problems with productivity measurements in oceanic waters. *Hidrobiologia*. 1989. N 173. P. 95–105.
7. Hart D., Stone L. Seasonal dynamics of the lake Kinneret food web: The importance of the microbial loop. *Limnology and Oceanography*. 2000. N 45(2). P. 350–361.
8. Hellebust J. Extracellular products. In: Stewart W. (ed.). *Algal Physiology and Biochemistry*. Blackwell, Oxford, 1974. P. 838–863.
9. Karl D., Hebel D., Bjorkman R., Letelier R. The role of dissolved organic matter release in the pro-

- ductivity of the oligotrophic North Pacific Ocean. *Limnology and Oceanography*. 1998. N 6. P. 1270–1286.
10. Mažeikaitė S. Protozooplanktonas ir metazooplanktonas. *Planktono mikrobiontų biotinių sąveikų įvertinimas. Mokslinio tyrimojo darbo ataskaita Lietuvos valstybiniam mokslų ir studijų fondui*. Vilnius, 2001. P. 63–72.
 11. Merkeliene R., Čeponytė V. *Unifikuoti nuotekių ir paviršinių vandenių kokybės tyrimų metodai*. Vilnius, 1994. D. 1. P. 221.
 12. Obernoster I., Herndl G. Phytoplankton extracellular release and bacterial growth: dependence on the inorganic N:P ratio. *Marine Ecology Progress Series*. 1995. N 116. P. 247–257.
 13. Olrik K., Blomqvist P., Cronberg G., Eloranta P. *Methods for Quantitative Assessment of Phytoplankton in Freshwaters*. Stockholm, 1998. Part 1.
 14. Overbeck J., Chróst R. (eds.). *Microbial ecology of Lake Plüßsee. Ecological studies 105*. Springer-Verlag, New York, 1993.
 15. Sell A., Overbeck J. Exudates: phytoplanktonbacterioplankton interactions in Plüßsee. *Journal of Plankton research*. 1992. N 14. P. 1199–1215.
 16. Steeman-Nielsen E. The use radioactive carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 1952. N 18. P. 117–140.
 17. Vadstein O., Harkjerr B., Jensen A., Olsen G., Reinertsen H. Cycling of organic carbon in the photic zone of a eutrophic lake with special reference to the heterotrophic bacteria. *Limnology and Oceanography*. 1989. N 34. P. 840–855.
 18. Witek Z., Ochotski S., Maciejowska M., Pastuszek M., Nakonieczny J., Podgórska B., Kownacka J., Mackiewicz., Wrzesińska-Kwiecień M. Phytoplankton primary production and its utilization by the pelagic community in the coastal zone of the Gulf of Gdańsk (southern Baltic). *Marine Ecology Progress Series*. 1997. N 148. P. 169–186.
 19. Комаркова Я., Марван П., Рычкова М. Первичная продукция и роль водорослей в литоральной зоне водоемов различного типа. *Гидробиологические процессы в водоемах* (ред. И. Распов, С. Гейны). Ленинград, 1983. С. 91–106.
 20. Муравьев А. *Руководство по определению показателей качества воды новыми методами*. Санкт-Петербург, 1999.
 21. Садчиков А., Куликов А. Трансформация прижизненно выделенного фитопланктоном органического вещества бактериальным сообществом. *Гидробиологический журнал*. 1990. № 26. С. 13–16.
 22. Сиренко Л. А., Козицкая В. Н. *Биологически активные вещества водорослей и качество воды*. Киев, 1988. 255 с.

Alina Krevš, Ričardas Paškauskas, Rita Šulijienė

SEASONAL PECULIARITIES OF PHYTOPLANKTON ORGANIC CARBON RELEASE AND HETEROTROPHIC UTILIZATION IN DIFFERENT ZONES OF A MESOTROPHIC LAKE (GULBINAS, LITHUANIA)

S u m m a r y

Phytoplankton primary (cellular) production, extracellular release of organic compounds and their utilization by heterotrophic bacteria in the littoral (dominated by floating-leaved macrophytes) and pelagial zones were investigated during April–October 2001. Phytoplankton primary production amounted on average to 24 $\mu\text{g C}$ in the littoral zone and 17 $\mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$ in the open part of the lake and ca. 25% on fixed carbon were exuded. The maximum values of cellular and extracellular production were determined in the littoral zone in July, when *Chlorophyceae* and *Chryptophyceae* dominated in the phytoplankton community. Heterotrophic bacteria in the littoral zone assimilated 30–72%, in the pelagial zone 27–64% of phytoplankton exudates, the highest part of which was used as a source of energy. The intensity of organic carbon heterotrophic assimilation was in inverse ratio to extracellular algae production. The range of changes of organic carbon release by phytoplankton, as well as its utilization intensity by bacteria during the vegetation period were higher in the littoral than in the pelagial zone.

Key words: phytoplankton, bacteria, primary production, extracellular release, bacterial utilization, freshwater ecosystem