

Iwona Jasser

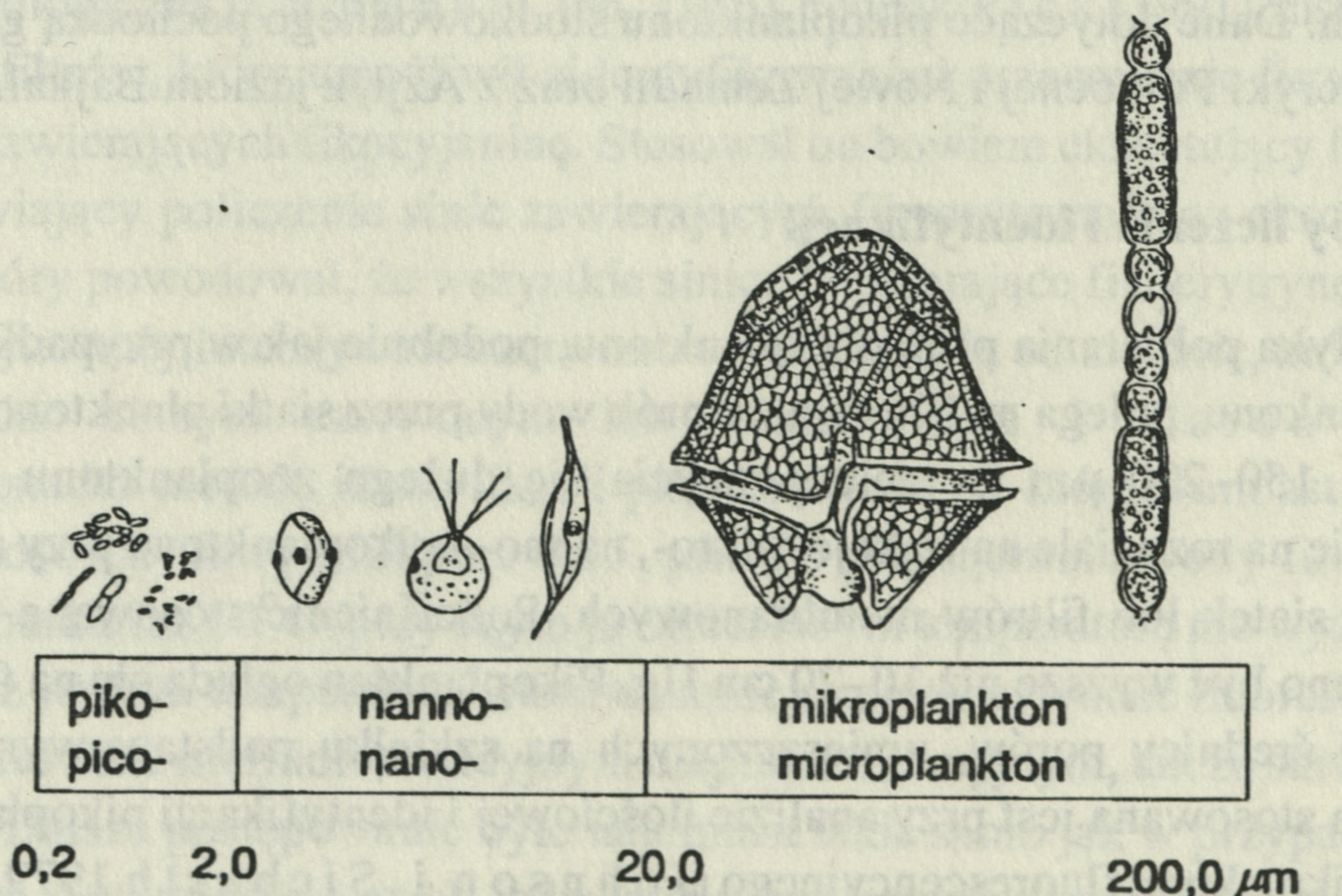
Zakład Hydrobiologii
Instytutu Ekologii PAN
Dziedkanów Leśny
05-092 Łomianki

**Pikoplankton,
najdrobniejszy składnik fitoplanktonu:
występowanie, struktura, funkcja**

**Picoplankton,
the smallest component of phytoplankton:
occurrence, structure, function**

1. Wstęp

Pikoplankton to termin użyty po raz pierwszy przez Sieburtha i in. (1978) do określenia najdrobniejszej frakcji planktonu, tzn. o wielkości od 0,2 do 2,0 μm . Chociaż bakteriologowie postulowali, aby termin ten był stosowany wyłącznie do bakterioplanktonu, przyjęło się już zastosowanie go tylko do fotoautotroficznych organizmów (Johnson i Sieburth 1982), przy czym część autorów stosuje jednak jeszcze określenie „autotroficzny” pikoplankton (rys. 1). Od ponad 10 lat badania nad pikoplanktonem rozwijają się bardzo dynamicznie na całym świecie, a pomimo to problematyka ta jest prawie nie znana w Polsce. Celem niniejszego artykułu jest więc przybliżenie tych badań polskiemu czytelnikowi, poprzez dokonanie syntetycznego ich przeglądu. Warto dodać, że badania te przyczyniły się nie tylko do rozwoju wiedzy o samym pikoplanktonie, ale także o tzw. pętli mikrobiologicznej (microbial loop) sieci troficznej, której jest on ważnym komponentem.



Rys. 1. Podział fitoplanktonu na frakcje wielkościowe (kompilacja z różnych źródeł)
Division of phytoplankton according to size (based on various sources)

2. Historia odkryć i występowanie

Zarówno obecność pikoplanktonu jak i jego udział w biomacie i produkcji organizmów w wodach był przez długi czas pomijany w badaniach nad strukturą i funkcjonowaniem ekosystemów wodnych. Wynikało to z niezwykle małych rozmiarów przedstawicieli tej grupy planktonu, powodujących niedostrzeżenie komórek w planktonie przy zastosowaniu ówczesnych metod badawczych. Pierwsze doniesienia dotyczące pikoplanktonu pochodzą z początków lat 60., kiedy *Drews i in.* (1961) opisali masowe pojawy chrookokkoidowych sinic o wielkości 1–3 μm w eutroficznym stawie w okolicach Lipska. *Bailey-Watts i in.* (1968) również stwierdzili obecność drobnych glonów o wielkości bakterii odpowiedzialnych za produkcję pierwotną w Loch Leven. Jak podają *Stockner i Antia* (1986) w połowie lat 60. i na początku 70. w Oceanie Indyjskim i Morzu Barentsa stwierdzono występowanie mniejszych od 3 μm przedstawicieli fotosyntetyzującego fitoplanktonu. Były to jednak incydentalne dane notujące obecność tych organizmów, a nie dokładne badania im poświęcone. Dopiero w końcu lat 70. równocześnie *Waterbury i in.* (1979) w Morzu Arabskim i Pacyfiku oraz *Johnson i Sieburth* (1979) w Oceanie Atlantyckim zidentyfikowali i scharakteryzowali przy użyciu mikroskopu elektronowego bogate w fikoerytrynę sinice¹ chrookokkoidowe o wielkości 0,9–1,3 x 1,8–2,2 μm . Począwszy od lat 80. liczba doniesień o obecności i identyfikacji pikoplanktonu w morzach i wodach słodkich gwałtownie wzrosła. Występowanie pikoplanktonowych glonów stwierdzono prawie we wszystkich większych morzach i oceanach. Dane dotyczące pikoplanktonu słodkowodnego pochodzą głównie z Europy, Ameryki Północnej i Nowej Zelandii oraz z Azji, z jeziora Bajkał.

3. Sposoby liczenia i identyfikacji

Metodyka pobierania próbek pikoplanktonu, podobnie jak w przypadku pozostałego fitoplanktonu, polega na filtrowaniu próbek wody przez siatki planktonowe o średnicy oczek 150–200 μm (w celu pozbycia się dużego zooplanktonu i detrytus), a następnie na rozdzieleniu na frakcje mikro-, nanno- i pikoplanktonu przy użyciu odpowiednich siatek lub filtrów membranowych. Podciśnienie stosowane przy filtracji nie powinno być wyższe niż 10–20 cm Hg. Pikoplankton ogląda się na filtrach o najmniejszej średnicy porów, umieszczonych na szkiełku podstawowym. Powyższa procedura stosowana jest przy analizie ilościowej i identyfikacji pikoplanktonu przy użyciu mikroskopu fluorescencyjnego (*Johnson i Sieburth* 1979, *Krempin i Sullivan* 1981, *Caron i in.* 1985a). W celu badania udziału pikoplanktonu w

¹Sinice przez wiele lat były opisywane w literaturze jako grupa glonów *Cyanophyceae*, obecnie najczęściej klasyfikowane są jako *Cyanobacteriae*.

łącznej produkcji pierwotnej próby inkubuje się w obecności C^{14} , następnie filtruje przez serię filtrów i przy użyciu liczników scyntylicyjnych oznacza ilość wbudowanego przez każdą frakcję węgla. Filtrami polecanymi do oddzielenia i badania frakcji pikoplanktonu (zarówno w celu analizy jakościowej, jak i przy oznaczaniu produkcji) są filtry Nuclepore o średnicy porów 3,0 lub 2,0 i 0,2 μm (B e r m a n 1975, D o u g l a s 1984).

Pod względem taksonomicznym pikoplankton można podzielić na dwie grupy: prokariotyczny (sinicowy) i eukariotyczny. Do identyfikacji pikofitoplanktonu używa się mikroskopu fluorescencyjnego. W przeciwieństwie do bakterii heterotroficznych i pierwotniaków glony mają zdolność do autofluorescencji, a długość fal emisji i ekscytacji jest charakterystyczna dla określonych barwników fotosyntetycznych. Stąd też do ich identyfikacji nie są konieczne barwniki fluorescencyjne, a tylko 0,2 μm filtr nukleporowy eksponowany w czerni Irgalan w celu wyeliminowania autofluorescencji właściwej samemu filtrowi.

Prokariotyczny pikoplankton reprezentowany jest przez sinice bogate w fikoerytrynę oraz sinice bogate w fikocyjaninę. Podczas gdy sinice bogate w fikoerytrynę są dobrze odróżnialne od zielenic, gdyż po zastosowaniu niebieskiego filtra ekscytującego (450–490 nm) i filtra blokującego (510 nm) fluoryzują na żółto-pomarańczowo, sinice zawierające fikocyjaninę są nieodróżnialne. Długość fal emisji i ekscytacji tych sinic jest taka, że widzialne spektrum nie różni się od fluoryzujących na czerwono zielenic i innych glonów zawierających głównie chlorofil. Najdokładniejszą metodą umożliwiającą odróżnienie tych sinic jest pośrednia, bardzo skomplikowana metoda immunologiczna (C a m p b e l l i in. 1983). Jednak P i c k (1991) zastosował zestaw dwóch filtrów, który umożliwił zidentyfikowanie i oszacowanie liczebności również sinic zawierających fikocyjaninę. Stosował on bowiem ekscytujący filtr niebieski umożliwiający policzenie sinic zawierających fikoerytrynę oraz ekscytujący filtr zielony, który powodował, że wszystkie sinice (zawierające fikoerytrynę i fikocyjaninę) fluoryzowały intensywnie czerwono w odróżnieniu od zielenic, które fluoryzowały bardzo słabym czerwonym lub wcale. P i c k i C a r o n (1987) przedstawili ponadto metodę identyfikacji pikoplanktonu, w której zamiast filtrów Nuclepore zastosowali filtry Millipore 0,45 μm . Po przesączeniu wody filtry były suszone w temperaturze 60°C (przy czym ja zalecałabym temperaturę nie wyższą niż 30°C, ponieważ wyższa temperatura istotnie zmniejsza intensywność fluorescencji), a następnie traktowane niefluorescencyjnym olejkim imersyjnym, tak że stawały się przezroczyste. Dalsze postępowanie było natomiast takie samo jak w przypadku filtrów Nuclepore. Autorzy sugerowali jednak, aby konfrontować tę metodę z metodą opartą na filtrach nukleporowych.

Heterotroficzne bakterie i pierwotniaki, jak już wspomniano, nie mają zdolności do fluorescencji, wymagają więc barwienia, a najczęściej stosowanym barwnikiem

jest DAPI 4',6'-diamidino-2-fenyloindol (Porter i Feig 1980). Pick i Caron (1987) sugerują, że do liczenia i identyfikacji organizmów heterotroficznych powinno stosować się filtry Millipore a nie Nuclepore, gdyż uzyskuje się na nich lepszą widzialność tych organizmów.

Z powodu bardzo małych rozmiarów dokładna analiza taksonomiczna pikoplanktonu wymaga zbadania ultrastruktury komórek, a więc użycia mikroskopu elektronowego (Fahnenstiel i in. 1986, Leppard i in. 1987). Liczba opisanych taksonów glonów pikoplanktonowych jest stale niewielka. Według danych Stocknera (1988) uzupełnionych o prace Bailey-Wattsa i Komarka (1991), Boraasa i in. (1991) oraz Søndergaard (1991) ich wykaz przedstawia się następująco:

PROCARYOTA

Chroococcales morskie: *Synechococcus* spp.², *Synechocystis* spp.

Chroococcales słodkowodne: *Aphanothece clathrata*, *Cyanodictyon reticulatum*, *Cyanonephron styloides*, *Synechococcus*, *Synechococcus limnetica*, *Synechococcus capitatus*

EUCARYOTA

Chlorophyceae morskie: *Chlorella*-podobne, *Chlorella nana*, *Nannochloris* spp.

Chlorophyceae słodkowodne: *Chlorella minutissima*, *Stichococcus* spp.

Prasinophyceae morskie: *Micromonas pusilla*, *Pyramimonas* spp., *Dolichomastix lepidota*

Eustigmatophyceae morskie: *Nannochloropsis* spp.

Bacillariophyceae morskie: nie oznaczone

Cryptophyceae morskie: *Hillea marina*

Cryptophyceae słodkowodne: *Rhodomonas pygmaea*

Inne: nie oznaczone *Chrysophyteae*, nie oznaczone *Haptophyteae*.

4. Barwniki fotosyntetyzujące, fotosynteza i stosunek do związków biofilnych

Jedynym typem chlorofilu stwierdzonym w komórkach sinic pikoplanktonowych jest chlorofil *a* (Straneky i Hager 1970), a jako barwniki akcesoryczne występują fikocyjanina i fikoerytryna. Natomiast zeaksantyna jest dominującym karotenoidem stanowiącym od 40 do 80% wszystkich karotenoidów. Obecność zeaksantyny w komórkach sinic miała nawet być według Guillarda i in. (1985) traktowana jako cecha identyfikacyjna dla pikoplanktonowych sinic, szczególnie w środowisku morskim. Obok zeaksantyny wśród karotenoidów występują ponadto B-karoten, kaloksanina, myksoksanina i oscyllaksantyna.

²W starszej literaturze sinice z rodzaju *Synechococcus* występują jako *Anacistis nidulans*, *Anacistis marina* i *Agmenellum quadruplicatum*.

Fikobiliproteiny sinic zgrupowane są w komórkach w charakterystycznych agregatach zwanych fikobilisomami (Evans i Allen 1973, Cohen-Bazire i Bryant 1982). Fikobiliproteiny funkcjonują jako anteny zbierające promieniowanie zielone i niebiesko-zielone (o długości fal 500–650 nm), wykraczające poza spektrum absorpcji chlorofilu *a*. Wyróżniane są trzy typy fikobilisomów zawierające: 1) fikoerytrynę (PE), 2) fikocyjaninę (PC) i 3) allofikocyjaninę (APC), absorbujące kolejno zielone, żółto-pomarańczowe i czerwone światło (Hauschild i in. 1991). Chromatofory PC i APC występują u sinic umownie nazywanych PC sinicami, a chromatofory PE u sinic określanych jako sinice PE. W licznych morskich klonach *Synechococcus* zlokalizowano ponadto fikourobilinę rozszerzającą spektrum absorpcji sinic PE o promieniowanie niebieskie. Dzięki swej budowie fikobilisomy umożliwiają sinicom występowanie na głębokościach wody, gdzie promieniowanie słoneczne jest bardzo osłabione (Wood 1985). Bogaty w PE *Synechococcus* osiąga np. swój szczyt liczebności blisko podstawy strefy eufotycznej, gdzie zielone światło nie przekracza 1% promieniowania padającego na powierzchnię wody (Glover i in. 1986). Ci sami autorzy stwierdzili, że sinice pikoplanktonowe wymagają mniejszej intensywności światła do osiągnięcia maksymalnego tempa fotosyntezy niż większe glony. Wynika to z lepszej zdolności małych komórek do absorpcji fotonów oraz lepszego wykorzystania fotonów w fotosyntezie (Platt i Li 1986). Badania wykazały również, że zmniejszenie intensywności światła nie powoduje zmian we wbudowywaniu węgla do produktów fotosyntezy, jak to jest w przypadku większych glonów (3 μm), co świadczyłoby o przystosowaniu pikoplanktonu do występowania w warunkach słabego światła (Glover i in. 1986). Należy dodać, że ostatnio Ernst (1991) wyizolował z Jeziora Bodeńskiego *Synechocystis* spp. (klon BO 8402) o innym typie pigmentacji niż opisane do tej pory. Klon ten zawierał fikobiliproteiny podobne do fikocyjaniny, charakteryzujące się bardzo silną czerwoną fluorescencją występującą po pobudzeniu komórek falami o długości 600 nm, ale również falami o długości 436 i 546 nm.

Skład chlorofilu charakterystyczny dla eukariotycznego pikoplanktonu (chlorofil *a* + *b* lub chl. *a* + *c*) umożliwia natomiast występowanie i dominację *Eucaryota* na głębokości, gdzie ilość docierającego światła nie przekracza 0,5% promieniowania padającego na powierzchnię wody, a więc poniżej szczytu liczebności *Synechococcus* (Glover i in. 1986). Taki skład barwników eukariotycznego pikoplanktonu umożliwia większy wzrost i wydajność fotosyntetyczną tych glonów w słabym niebiesko-fioletowym świetle, a więc u podstawy strefy eufotycznej.

Antia i Cheng (1970) oraz Antia (1976) stwierdzili ponadto w warunkach eksperymentalnych, że główni przedstawiciele pikoplanktonu wykazują zdolność do przeżycia i ponownego wzrostu po okresie pobytu w kompletnej ciemności. Autorzy sugerują, że takie zdolności umożliwiają glonom przetrwanie sezonowych zmian

warunków środowiskowych oraz opadania do strefy afotycznej.

Potencjalne zdolności pikoplanktonu do asymilowania związków biofilnych wynikają z obecności cieńszej warstwy „nieruchomej” wody wokół komórki oraz z większej powierzchni plasmolemy w stosunku do objętości komórki. Z tego powodu tempo pobierania substancji biogennych przez pikoplankton jest większe niż glonów większych od 3 μm (Frieble i in. 1978, Lehman i Sandgren 1982, Suttle i Harrison 1986). Ci ostatni stwierdzili również na przykładzie *Synechococcus* niewielką redukcję lub brak redukcji tempa pobierania fosforu z wody, gdy koncentracja P w komórkach rosła w czasie nawet do 30 minut. Autorzy konkludują, że gdyby taka właściwość była powszechna dla *Synechococcus*, decydowałaby o konkurencyjnej przewadze tego gatunku glonów nad większymi przedstawicielami fitoplanktonu, szczególnie w środowisku o pulsacyjnym dopływie pierwiastków biofilnych. Wehr (1989) na podstawie eksperymentów stwierdził natomiast, że w przeciwieństwie do dużych glonów planktonowych, pikoplankton nie jest limitowany przez fosfor, a przez azot. Kolejne badania (Wehr 1990) wykazały, że w trakcie limitacji pokarmowej (szczególnie limitacji fosforowej) w lecie w eutroficznym jeziorze Calder powstają warunki faworyzujące rozwój pikoplanktonu.

Dalsze badania wykazały, że jednym z podstawowych czynników limitujących występowanie i obfitość pikoplanktonu, szczególnie w jeziorach oligotroficznym, jest właśnie azot a nie fosfor. Søndergaard (1991) i Voros i in. (1991) stwierdzili nagłe zmniejszanie liczebności autotroficznego pikoplanktonu w przypadku niedoboru azotu i natychmiastowy zakwit większych glonów asymilujących N_2 , takich jak *Anabaena* i *Aphanisomenon*. Eksperymenty z użyźnianiem wody wykazały również, że w przypadku wzrostu stosunku N/P, *Synechococcus* zastępował *Anabaena* (Stockner i Shortreed 1988).

Morski pikoplankton może wykorzystywać do wzrostu azotany, jony amonowe lub mocznik jako źródło N. Jednak jak stwierdzili Probyn i Painting (1985) pikoplankton w południowo-wschodnim Atlantyku i wodach antarktycznych preferuje zredukowane formy azotu: jony amonowe i mocznik. Autorzy ci stwierdzili również, że pikoplankton asymilował 80% azotu pobieranego przez fitoplankton w otwartej wodzie oceanu i 50% u wybrzeży. Cochlan i Harrison (1991) badając pobieranie różnych związków azotu przez pikoplanktonowy *Micromonas pusilla* zanotowali ponadto, że glony te po okresie głodu azotowego pobierają amoniak w tempie dużo większym niż maksymalne tempo wzrostu, natomiast azotany pobierane są znacznie wolniej. Szybsze tempo pobierania zredukowanych form azotu wynika prawdopodobnie z tego, że związki te mają krótki czas recyrkulacji (np. w wyniku ekskrecji przez zwierzęta), podczas gdy azotany mają długi czas obrotu oraz są uwalniane z głębokich, bogatych w azotany, warstw do strefy eufotycznej sporadycznie. Długie odstępy w dopływie azotanów uniemożliwiają przystosowanie się i odpo-

wiednie wykorzystanie tych form azotu przez pikoplankton charakteryzujący się stosunkowo krótkim czasem generacji (D o r t h i in. 1982, C o c h l a n i H a r r i s o n 1991). Pikoplankton może również wykorzystywać jako źródło N związki organiczne (N e i l s o n i L a r s s o n 1980), a sinice pikoplanktowe w przypadku niedoborów azotu są w stanie wykorzystywać azot z fikocyjaniny (A n t i a i C h e n g 1977). Stwierdzono również, że pewne chrookokkoidowe sinice słodkowodne mogą asymilować N_2 z atmosfery (R i p p k a i in. 1979). Jak do tej pory nie ma natomiast informacji o morskich *Synechococcus* lub *Synechocystis* zdolnych do asymilacji N_2 .

5. Produkcja pierwotna, liczebność i biomasa

Jak podają Stockner i Antia (1986) pierwsze doniesienia dotyczące produkcji pierwotnej pikoplanktonu pochodzą z lat 60. Stwierdzono wtedy, że tempo produkcji wynosiło $0,01 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$. Największe tempo produkcji pikoplanktonu zanotowane zostało w Morzu Sargassowym przez Glovera i in. (1985a) i wynosiło $31 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$. Tempo produkcji w wodach słodkich jest niższe niż w morzach i oceanach i waha się od $0,10$ do $7 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ (Stockner 1988). Jak stwierdzono, produkcja pikoplanktonu może stanowić od 1 do 90% produkcji pierwotnej w morzach i od 1 do 70% w wodach słodkich. Chociaż produkcja ta zarówno w morzach jak i w wodach słodkich rośnie wraz ze wzrostem trofii, to udział produkcji pikoplanktonu w produkcji całego fitoplanktonu maleje, a największy udział pikoplanktonu stwierdza się w wodach oligotroficznym (Stockner 1988, Weisse 1991). Jednocześnie zarówno w morzach jak i w wodach słodkich udział produkcji pikoplanktonu w łącznej produkcji fitoplanktonu wzrasta wraz ze wzrostem głębokości w strefie eufotycznej (Li i in. 1983, Platt i in. 1983, Craig 1984). Kolejną prawidłowością dotyczącą produkcji pikoplanktonu jest fakt, że w bardziej oligotroficznym wodach otwartego oceanu produkcja ta waha się od 50 do 80%, a w mezotroficznym przybrzeżnym wodach waha się od 2 do 25% (Larsson i Hagström 1982, Glover 1985, Glover i in. 1985b, Stockner i Antia 1986) (tab. I).

Liczba asymilacyjna dla glonów pikoplanktonowych zarówno w wodach słodkich jak i słonych jest dość wysoka. W morzach zmienia się od $0,3$ do $15,6 \text{ mg C mg chl. a}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Stockner 1988, Hopcroft i Roff 1991). W wodach słodkich liczba ta waha się od 2 do $2,7 \text{ mg C mg chl. a}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Stockner 1988). Dobowe tempo wzrostu pikoplanktonu w wodach słodkich wynosi $1,5$ w epilimnionie i $0,8$ w hypolimnionie (Fahnenstiel 1986). Natomiast w morzach waha się od $0,15$ do $8,9$ na dobę (Li i in. 1983).

Liczebność glonów pikoplanktonowych w morzach waha się od 10^2 do 10^5 komórek ml^{-1} (Waterbury i in. 1979), zaś w wodach słodkich od 10^4 do 10^6 (Fahnenstiel i in. 1986, Voros i in. 1991).

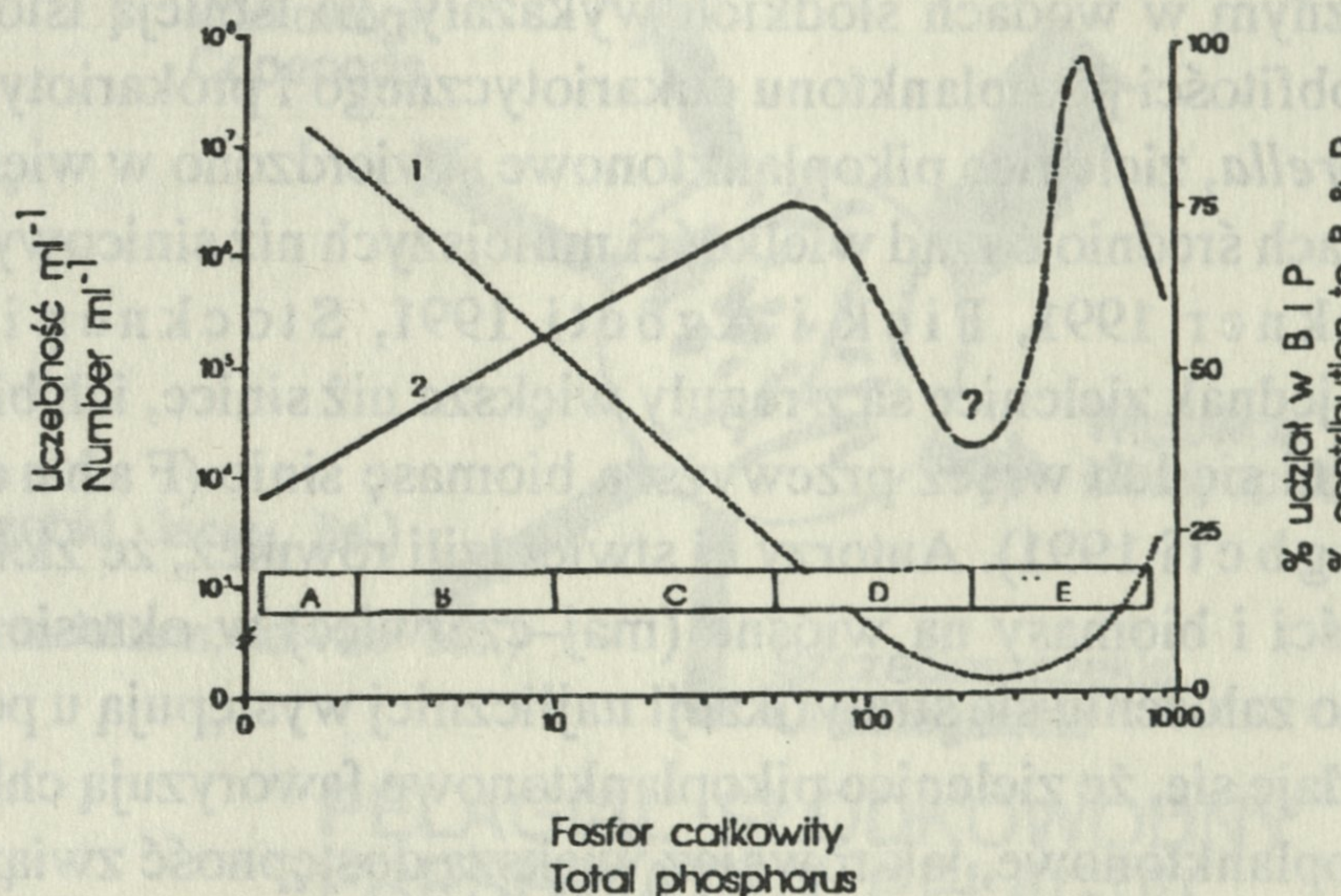
Tab. I. Sumaryczne zestawienie danych dotyczących produkcji, biomasy, liczebności, liczby asymilacyjnej i tempa wzrostu fotosyntetyzującego pikoplanktonu w ekosystemach morskich i słodkowodnych (na podstawie danych Stocknera i Antii 1986 oraz Stocknera 1991)

Summary of primary production, biomass, number and growth variables for algal picoplankton in marine and freshwater ecosystems (based on data from Stockner and Antia 1986 and Stockner 1991)

Zmienne Variables	Ekosystemy Ecosystems	
	morskie marine	słodkowodne freshwater
Produkcja pierwotna ($\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) Primary production	0,01–31,00	0,10–7,00
%	1–90	1–70
Biomasa (mg chl. m^{-3}) Biomass	0,05–1,35	0,3–1,0
%	1–90	0,2–43
Liczba asymilacyjna ($\text{mg C mg chl.}^{-1} \text{ h}^{-1}$) Growth AN	0,3–15,6	2,0–2,7
Dobowe tempo wzrostu $\left(\frac{\text{mgCl}^{-1}\text{d}^{-1}}{\text{mgCl}^{-1}}\right)$ Growth rate	0,15–8,9	0,8–1,5
Liczebność (komórki l^{-1}) Number (cells l^{-1})	10^2 – 10^5	10^4 – 10^6

Biomasa pikoplanktonu w morzach i w wodach słodkich o zróżnicowanej trofii waha się od 0,05 do 1,35 mg chlorofilu *a* m^{-3} (Stockner i Antia 1986, Stockner 1988). Podobną średnią biomasa pikoplanktonu zarejestrowała Happey-Wood (1991) w mezotroficznym jeziorze Llyn Padarn, natomiast maksymalna biomasa pikoplanktonu stwierdzona przez tę autorkę wynosiła 7,7 mg chl. m^{-3} . Biomasa pikoplanktonu, podobnie jak produkcja, może stanowić w morzach 1–90% łącznej biomasy glonów, zaś w wodach słodkich do 43% (Stockner 1988). Happey-Wood (1991) stwierdziła natomiast, że procentowy udział pikoplanktonu w epilimnionie (do 10 m głębokości) często przekracza 60% łącznej biomasy glonów. Podobnie jak tempo produkcji pikoplanktonu jego biomasa i liczebność rosną wraz ze wzrostem trofii, zaś udział procentowy biomasy w łącznej biomacie fitoplanktonu maleje (Hawley i Whitton 1991, Petersen 1991, Søndergaard 1991, Wehr 1991). Pomimo tak jasno zarysowującej się reguły nie należy jednak nie doceniać roli pikoplanktonu w żywnych zbiornikach. Istnieją bowiem prace świadczące o istotnym znaczeniu pikoplanktonu w tych wodach. Bailey-Watts i in. (1968)

oraz Cronberg i Weibull (1981) w klasycznych już w tej chwili badaniach pikoplanktonu stwierdzili zakwity tych glonów w eutroficznych i hypertroficznych jeziorach i stawach. Także ostatnie badania V o r o s a i in. (1991) pochodzące z silnie zeutrofizowanych płytkich jezior na Węgrzech sugerują, że w pewnych okresach pikoplankton odgrywa w tych jeziorach dominującą rolę. Na podstawie tych i innych



Rys. 2. Schematyczny wykres podstawowych zależności pomiędzy średnią zawartością fosforu całkowitego w pelagialu jeziornym i średnią liczebnością i udziałem autotroficznego pikoplanktonu w łącznej biomacie (B) fitoplanktonu i jego produkcji (P). 1 – % udział w B i P, 2 – liczebność pikoplanktonu. Jeziora: A – ultraoligotroficzne, B – oligotroficzne, C – mezotroficzne, D – eutroficzne, E – hypertroficzne (wg Stocknera 1991)

Schematic illustration of general relationship between average total phosphorus content in pelagic lacustrine ecosystems and average autotrophic picoplankton abundance and contribution to total phytoplankton biomass (B) and production (P). 1 – % contribution to B and P, 2 – number of picoplankton. Lakes: A – ultraoligotrophic, B – oligotrophic, C – mesotrophic, D – eutrophic, E – hypertrophic (after Stockner 1991)

danych Stockner (1991) przedstawił schematycznie generalne zależności pomiędzy obfitością i udziałem pikoplanktonu w biomacie i produkcji a trofią jezior, zwracając uwagę na znaczenie pikoplanktonu w bardzo żyznych jeziorach (rys. 2.).

Badania nad sezonowymi zmianami występowania pikoplanktonu wykazały, że maksimum produkcji i biomasy tych glonów w wodach morskich strefy umiarkowanej (Stockner 1988) przypada na środek lub koniec lata (sierpień). Podobny wzór występowania pikoplanktonu stwierdzili Hopcroft i Roff (1991) w tropikalnych wodach Oceanu Spokojnego. Stockner i Shortreed (1989) natomiast w badaniach prowadzonych w przybrzeżnych jeziorach kanadyjskich obserwowali dwa szczyty liczebności pikoplanktonu: w środku lata (połowa lipca) i na jesieni (w połowie listopada). Happey-Wood (1991) po dokładnej analizie występowania pikoplanktonu w jeziorze Llyn Padarn w ciągu trzech lat stwierdziła, że szczyty pro-

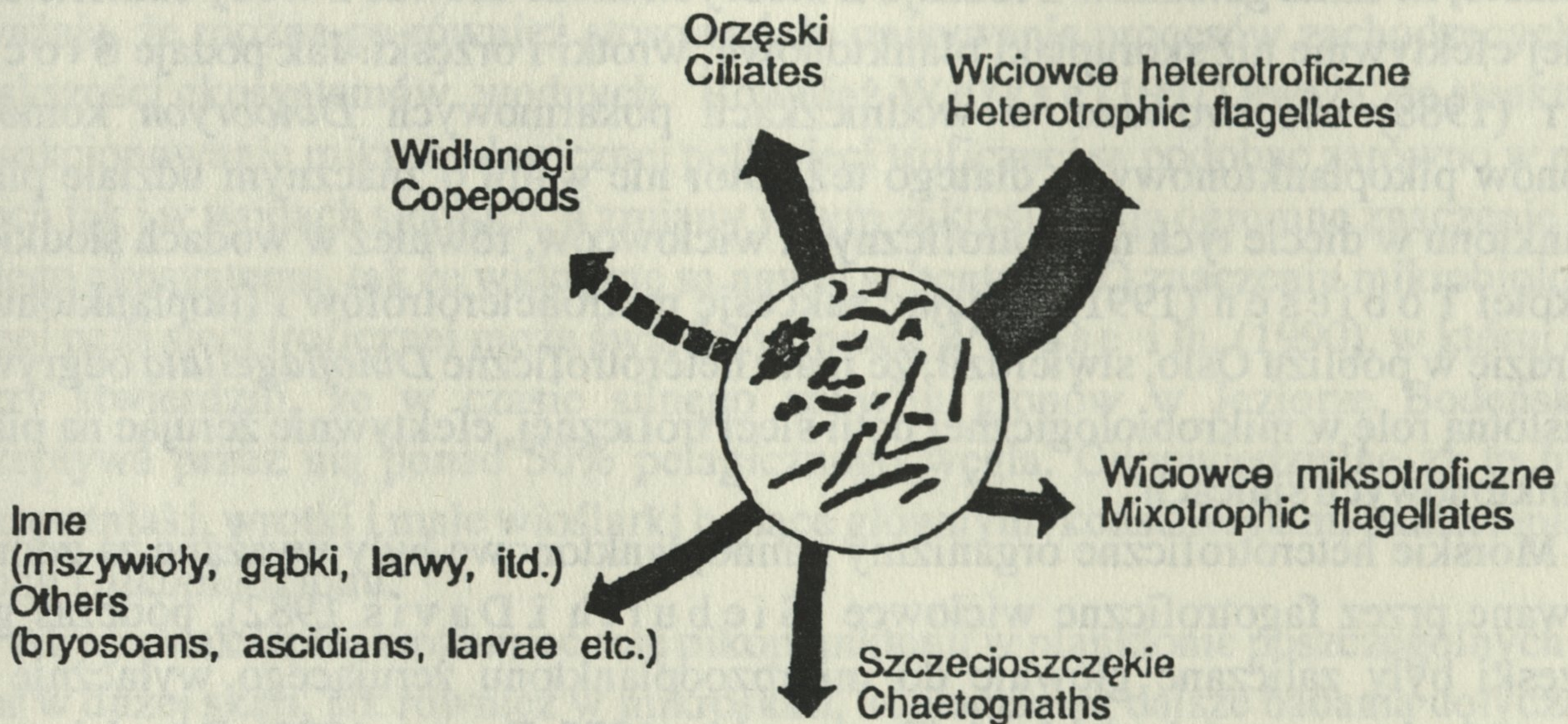
dukcji i biomasy tych glonów przypadały: jeden wiosenny na maj oraz letni na przełom sierpnia i września. W pozostałym czasie pikoplankton występował w bardzo małych liczebnościach i biomacie. Autorka zaznacza ponadto, że szczyty występowania pikoplanktonu rozmijały się ze szczytami występowania okrzemek wiosną i jesienią.

Sezonowe badania pikoplanktonu oraz analiza występowania pikoplanktonu w gradiencie troficznym w wodach słodkich wykazały, że istnieją istotne różnice w występowaniu i obfitości pikoplanktonu eukariotycznego i prokariotycznego. Małe, podobne do *Chlorella*, zielenice pikoplanktonowe stwierdzono w większości jezior, ale w liczebnościach średnio o rząd wielkości mniejszych niż sinicowy pikoplankton (Burns i Stockner 1991, Pick i Agbeti 1991, Stockner i Shortreed 1991). Ponieważ jednak zielenice są z reguły większe niż sinice, ich biomasa niejednokrotnie nie różni się lub wręcz przewyższa biomasę sinic (Fahnenstiel i in. 1991, Pick i Agbeti 1991). Autorzy ci stwierdzili również, że zielenice osiągają szczyty liczebności i biomasy na wiosnę (maj–czerwiec) w okresie mieszania się wód, natomiast po założeniu się stratyfikacji najliczniej występują u podstawy strefy eufotycznej. Wydaje się, że zielenice pikoplanktonowe faworyzują chłodniejszą wodę niż sinice pikoplanktonowe, jak również większą dostępność związków mineralnych. Generalnie jednak zielenice stanowią około 20% biomasy pikoplanktonu w jeziorach z przezroczystą wodą, zaś powyżej 50% w jeziorach dystroficznych (Pick i Agbeti 1991). Również Stockner i Shortreed (1991) stwierdzili, że *Eucaryota* dominują w pikoplanktonie w brunatnych jeziorach dystroficznych i jeziorach kwaśnych aż do całkowitego braku sinicowego pikoplanktonu w jeziorach o pH 6,2.

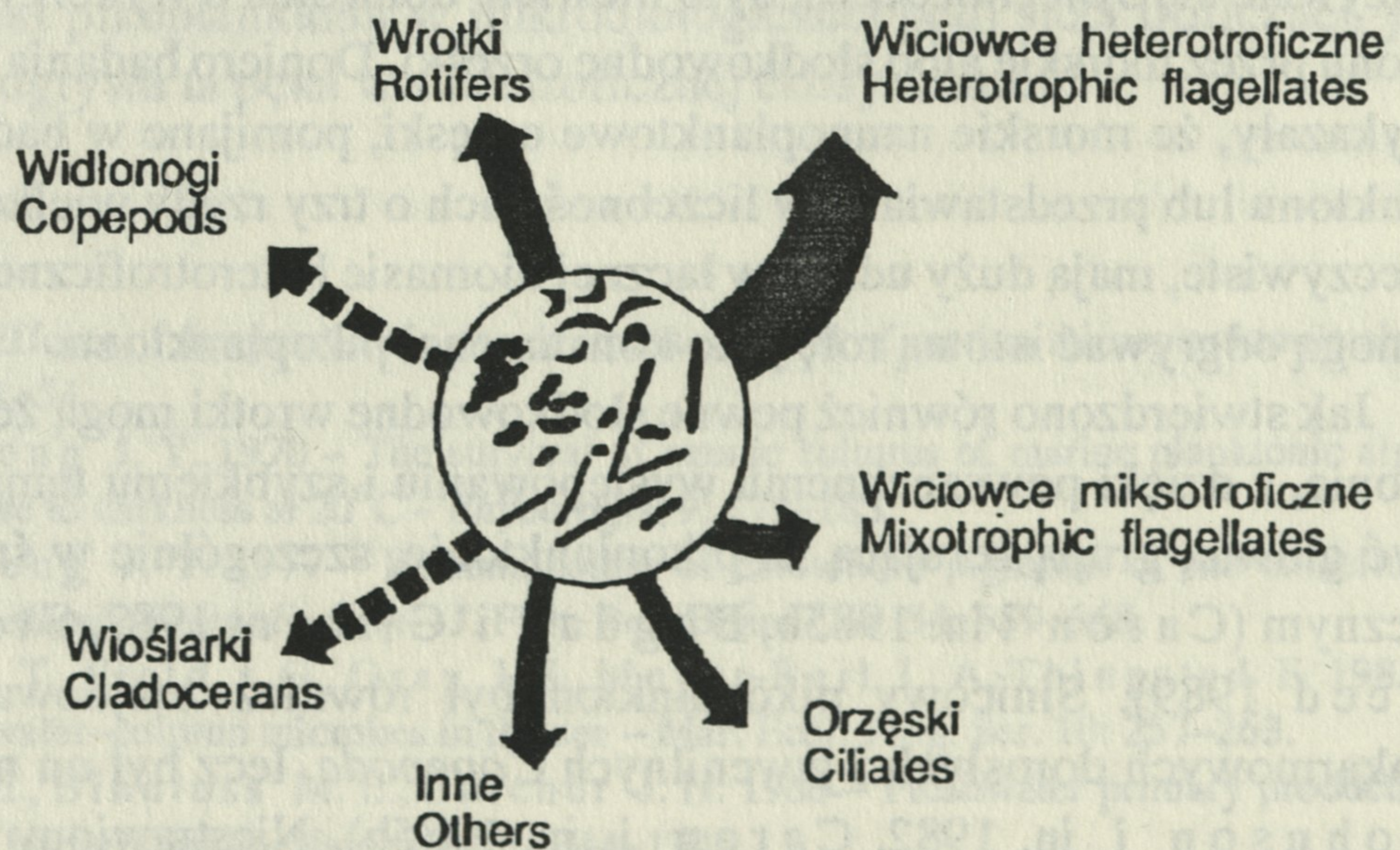
6. Rola w sieci troficznej

Jak wynika z dotychczasowych badań pikoplankton odgrywa dużą rolę w funkcjonowaniu ekosystemów wodnych, szczególnie w wodach oligotroficznym, gdzie jego udział w produkcji węgla i biomacie może dochodzić do 90%. Ponieważ tempo wzrostu i czas obrotu biomasy pikoplanktonu, podobnie jak bakterii heterotroficznym, jest szybki, a zmiany liczebności i biomasy tych mikroorganizmów stosunkowo niewielkie, sugeruje to, że populacje te są kontrolowane przez żerujące na nich heterotroficzne organizmy planktonowe (Johnson i in. 1982, Pick i Agbeti 1991). Stockner (1988) przedstawił rysunek sumujący dotychczasową wiedzę o organizmach żerujących na pikoplanktonie w morzach i w wodach słodkich, grubością strzałek zaznaczając siłę presji (rys. 3). Głównymi konsumentami pikoplanktonu są nanoplanktonowe (2–20 μm) bezchlorofilowe organizmy planktonowe, a wśród nich heterotroficzne wiciowce (Sieburth i Davis 1982, Boraas i in. 1985). Badania laboratoryjne Johnsona i in. (1982) wykazały, że wiciowiec *Acti-*

PELAGIAL MORSKI MARINE PELAGIAL



PELAGIAL SŁODKOWODNY FRESHWATER PELAGIAL



Rys. 3. Wykorzystanie pikoplanktonu w morskiej i słodkowodnej pelagicznej sieci troficznej. Grubość strzałek jest arbitralnie określoną siłą oddziaływania, opartą na liczbie cytowań w literaturze (wg Stocknera 1988)

Utilization of algal picoplankton in marine and freshwater pelagic food webs. Arrow width is a subjective estimate of strength of interaction based on the number citations in the literature (after Stockner 1988)

nomonas bezpośrednio fagocytował wyizolowany z morza *Synechococcus*, przeżywając na tej diecie ponad rok.

Badania systemów słodkowodnych (S a n d e r s i in. 1985, B i r d i K a l f 1986) wykazały, że również *Cryptomonas*, *Ochromonas* i *Gymnodinium* mogą żerować na bakteriach i prawdopodobnie pikoplanktonie. B i r d i K a l f (1986) zanotowali ponadto, że kilka gatunków z rodzaju *Dinobryon* może usuwać z wody bakterie bardziej efektywnie niż skorupiaki planktonowe, wrotki i orzęski. Jak podaje S t o c k n e r (1988) obserwowano w wodniczках pokarmowych *Dinobryon* komórki glonów pikoplanktonowych, dlatego też autor nie wątpi o znacznym udziale pikoplanktonu w diecie tych miksotroficznych wiciowców, również w wodach słodkich. Z kolei T o b i e s e n (1991), badając sukcesję mikroheterotrofów i fitoplanktonu w fiordzie w pobliżu Oslo, stwierdził, że małe heterotroficzne *Dinoflagellata* odgrywają istotną rolę w mikrobiologicznej pętli sieci troficznej, efektywnie żerując na pikoplanktonowych sinicach.

Morskie heterotroficzne organizmy nanoplanktonowe były uważane za zdominowane przez fagotroficzne wiciowce (S i e b u r t h i D a v i s 1982), podczas gdy orzęski były zaliczane głównie do mikrozooplanktonu żerującego wyłącznie na nanoplanktonowych komórkach (B e e r s i in. 1975, B a n s e 1982). Poza laboratoryjną pracą J o h n s o n a i in. (1982), w której wykazano, że orzęsek *Uronema* może odżywiać się *Synechococcus*, było niewiele doniesień o wykorzystywaniu pikoplanktonu przez morskie albo słodkowodne orzęski. Dopiero badania S h e r r i in. (1986) wykazały, że morskie nanoplanktowe orzęski, pomijane w badaniach mikrozooplanktonu lub przedstawiane w liczebnościach o trzy rzędy wielkości mniejszych niż rzeczywiste, mają duży udział w łącznej biomacie heterotroficznego nanoplanktonu i mogą odgrywać istotną rolę jako konsumenci pikoplanktonu.

Jak stwierdzono również pewne słodkowodne wrotki mogą żerować na pikoplanktonie, a dzięki powszechnemu występowaniu i szybkiemu tempu żerowania mogą być główną grupą żerującą na pikoplanktonie, szczególnie w środowisku oligotroficznym (C a r o n i in. 1985b, B o g d a n i G i l b e r t 1987, S t o c k n e r i S h o r t r e e d 1989). Sinicowy pikoplankton był również znajdowany w przewodach pokarmowych dorosłych i juwenilnych *Copepoda*, lecz był on niestrawiony i żywy (J o h n s o n i in. 1982, C a r o n i in. 1985b). Niestrawiony *Synechococcus* był również obecny w jelicie wioślarek *Eubosmina* (S t o c k n e r i A n t i a 1986), *Ceriodaphnia dubia* i *Bosmina meridionalis* (B u r n s i S t o c k n e r 1991). Na pikoplanktonie mogą również żerować inne *Metazoa*, jak gąbki, mszywioly, pelagiczne larwy morskich bezkręgowców (S t o c k n e r 1988), nie wiadomo jednak jaki ilościowy wpływ mają one na pikoplankton.

Począwszy od pracy A z a m a i in. (1983), mikrobiolodzy i planktolodzy usiłują odpowiedzieć na pytanie, czy mikrobiologiczna pętla (microbial loop) jest ogniwem włączającym zawarte w niej zasoby węgla i związki biogenne do sieci troficznej, czy raczej odpowiada za stratę tych zasobów dla tej sieci (np. przez respirację). Jednym

z najlepszych przykładów włączenia mikrobiologicznej pętli do sieci troficznej w oligotroficznym wodach oceanicznych jest model Sieburtha i Davisa (1982), cytowany w artykułach przeglądowych Stocknera i Antia (1986) i Stocknera (1988). Pomimo że model ten dotyczy oceanu, wspomnieni autorzy uważają, że można go również stosować do opisywania procesów zachodzących w większości ekosystemów wodnych. Również Weisse (1991) uważa, że struktura i funkcjonowanie mikrobiologicznej pętli sieci troficznej są podobne zarówno w morzach jak i w wodach słodkich, a zmiany w tym zakresie mają ogromne znaczenie dla całego ekosystemu, tak że widoczne są nawet w bentosie. O znaczeniu mikrobiologicznej pętli sieci troficznej może świadczyć praca Weisse i in. (1990), w której autorzy stwierdzili, że w czasie silnego zakwitów glonów w Jeziorze Bodeńskim przepływa przez nią ponad 50% pelagicznego węgla. Odpowiedzialne za to były pierwotniaki, wrotki i małe wioślarki będące głównymi konsumentami bakterioplanktonu i pikoplanktonu.

Aby jednak lepiej zrozumieć rolę pikoplanktonu w planktonie poszczególnych jezior w dużej skali, jak również w mikroskali, konieczne są dalsze badania dotyczące zarówno występowania biomasy i produkcji tych glonów w zbiornikach o różnej trofii, jak i na różnych szerokościach geograficznych. Pozwoli to odpowiedzieć na pytania, jaki jest udział pikoplanktonu w mikrobiologicznej pętli sieci troficznej, jak również jaką rolę odgrywa ta pętla w sieci troficznej ekosystemu.

Piśmiennictwo

- Antia N. J. 1976 – Effects of temperature in the darkness survival of marine microplanktonic algae – *Microbiol. Ecol.* 3: 41–54.
- Antia N. J., Cheng J. Y. 1970 – The survival of axenic cultures of marine planktonic algae from prolonged exposure to darkness at 20°C – *Phycologia*, 9: 179–183.
- Antia N. J., Cheng J. Y. 1977 – Reexamination of carotenoid pigments of the unicellular blue-green alga *Agmenellum quadruplicatum* – *J. Fish. Res. Board Can.* 34: 659–668.
- Azam F., Fenchel T., Field J. G., Gray J. S., Meyer-Reil L. A., Thingstad F. 1983 – The ecological role of water-column microbes in the sea – *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 257–263.
- Bailey-Watts A. E., Bindloss M. E., Belcher J. H. 1968 – Freshwater primary production by a blue-green alga of bacterial size – *Nature*, 220: 1344–1345.
- Bailey-Watts A. E., Komarek J. 1991 – Towards a formal description of a new species of *Synechococcus* (*Cyanobacteria/Cyanophyceae*) from freshwater plankton – *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 61: 5–19.
- Banase K. 1982 – Cell volumes, maximal growth rates of unicellular algae and ciliates and the role of ciliates in marine pelagial – *Limnol. Oceanogr.* 27: 1059–1071.
- Beers J. R., Reid M. H., Stewart G. L. 1975 – Microplankton of the North Pacific central gyre. Population structure and abundances, June 1973 – *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 60: 707–737.
- Berman T. 1975 – Size fractionation of natural aquatic populations associated with autotrophic and heterotrophic carbon uptake – *Mar. Biol.* 33: 215–220.
- Bird D. F., Kalf J. 1986 – Bacterial grazing by planktonic lake algae – *Science*, 231: 493–495.
- Bogdan K. G., Gilbert J. J. 1987 – Quantitative comparison of food niches in some

- freshwater zooplankton. A multi-tager-cell approach – *Oecologia* (Berl.), 72: 331–340.
- Boraas M. E., Bolgrien D. W., Holen D. A. 1991 – Determination of eubacterial and cyanobacterial size and number in Lake Baikal using epifluorescence – *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 76: 537–544.
- Boraas M. E., Remsen C. C., Seale D. D. 1985 – Phagotrophic flagellate populations in Lake Michigan: Use of image analysis to determine numbers and size distribution – *Eos*, 66: 1299–299.
- Burns C. W., Stockner J. G. 1991 – Picoplankton in six New Zealand lakes: abundance in relation to season and trophic state – *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 76: 523–536.
- Campbell L., Carpenter E. J., Iacono V. J. 1983 – Identification and enumeration of marine chroococcoid cyanobacteria by immuno-fluorescence – *Appl. Environ. Microbiol.* 46: 553–559.
- Caron D. A., Goldman J. C., Anderson O. K., Dennett M. R. 1985a – Nutrient cycling in a microflagellate food chain: 2. Population dynamics and carbon cycling – *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 24: 243–254.
- Caron D. A., Pick F. R., Lean D. R. S. 1985b – Chroococcoid cyanobacteria in Lake Ontario: Vertical and seasonal distributions during 1982 – *J. Phycol.* 21: 171–175.
- Cochlan W. P., Harrison P. J. 1991 – Uptake of nitrate, ammonium and urea by nitrogen-starved cultures of *Micromonas pussila* (*Prasinophyceae*): transient responses – *J. Phycol.* 27: 673–679.
- Cohen-Bazire G., Bryant D. A. 1982 – Phycobilisomes: composition and structure (W: The biology of cyanobacteria. Red. N. G. Carr, B. A. Whitton) – University of California Press, Berkeley, Los Angeles, 143–190.
- Craig S. R. 1984 – Productivity of algal picoplankton in a small meromictic lake – *Verh. Int. Ver. Limnol.* 22: 351–354.
- Cronberg G., Weibull C. 1981 – *Cyanodictyon imperfectum*, a new chroococcal blue-green alga from Lake Trummen, Sweden – *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 60: 101–110.
- Dorth Q., Clayton J. R. Jr., Thoresen S. S., Bressler S. L., Ahmed S. I. 1982 – Response of marine phytoplankton to nitrogen deficiency: decreased nitrate uptake vs. enhanced ammonium uptake – *Mar. Biol.* (Berl.), 70: 13–90.
- Douglas D. 1984 – Microautoradiography-based enumeration of photosynthetic picoplankton with estimates of carbon-specific growth rates – *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 14: 223–228.
- Drews G., Prauser H., Uhlmann D. 1961 – Massenvorkommen von *Synechococcus plancticus* nov. spec., einer solitaren, planktischen *Cyanophyceae*, in einem Abwasserteich. Beitrag zur Kenntnis der sogenannten "µ-Algen" – *Arch. Mikrobiol.* 39: 101–115.
- Ernst A. 1991 – Cyanobacterial picoplankton from Lake Constance. I. Isolation by fluorescence characteristics – *J. Plankton Res.* 13: 1307–1312.
- Evans E. L., Allen M. M. 1973 – Phycobilisomes in *Anacystis nidulans* – *J. Bacteriol.* 113 : 403–408.
- Fahnenstiel G. L., Carrick H. J., Rogers C. E., Sicko-Goad L. 1991 – Red-fluorescing phototrophic picoplankton in the Laurentian Great Lakes: What are they and what are they doing? – *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 76: 603–616.
- Fahnenstiel G. L., Sicko-Goad L., Scavia D., Stoermer E. F. 1986 – Importance of picoplankton in Lake Superior – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 235–240.
- Friehle E. S., Correll D. L., Faust M. A. 1978 – Relationship between phytoplankton cell size and the rate of orthophosphate uptake: in situ observations of an estuarine population – *Mar. Biol.* 45: 39–42.
- Glover H. E. 1985 – The physiology and ecology of marine cyanobacterial genus *Synechococcus* – *Adv. Aquat. Microbiol.* 3: 49–107.
- Glover H. E., Keller M. D., Guillard R. R. L. 1986 – Light quality and oceanic ultraphytoplankters – *Nature* (Lond.), 319: 142–143.

- Glover H. E., Phinney D. A., Yentsch C. S. 1985a – Photosynthetic characteristics of picoplankton compared with those of larger phytoplankton populations, in various water masses in the Gulf of Mexico – *Biol. Oceanogr.* 3: 223–248.
- Glover H. E., Smith A. E., Shapiro L. 1985b – Diurnal variations in photosynthetic rates: comparisons of ultraphytoplankton with a larger phytoplankton size fraction – *J. Plankton Res.* 7: 519–535.
- Guillard R. R. L., Murphy L. S., Foss P., Liaaen-Jensen S. 1985 – *Synechococcus* spp. as likely zeaxanthin-dominant ultraphytoplankton in the North Atlantic. *Limnol. Oceanogr.* 30: 412–414.
- Happey-Wood Ch. M. 1991 – Temporal and spatial patterns in the distribution and abundance of pico, nano and microphytoplankton in an upland lake – *Freshw. Biol.* 26: 453–480.
- Hauschild Ch. A., McMurter H. J. G., Pick F. R. 1991 – Effect of spectral quality on growth and pigmentation of picocyanobacteria – *J. Phycol.* 27: 698–702.
- Hawley G. R., Whitton B. A. 1991 – Seasonal changes in chlorophyll-containing picoplankton populations of ten lakes in northern England – *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 76: 545–554.
- Hopcroft R. R., Roff J. C. 1991 – Phytoplankton size fractions in tropical neritic ecosystems near Kingston, Jamaica – *J. Plankton Res.* 13: 1069–1088.
- Johnson P. W., Sieburth J. McN. 1979 – Chroococcoid cyanobacteria in the sea: A ubiquitous and diverse phototrophic biomass – *Limnol. Oceanogr.* 24: 928–935.
- Johnson P. W., Sieburth J. McN. 1982 – In situ morphology and occurrence of eucaryotic phototrophs of bacterial size in the picoplankton of estuarine and oceanic waters – *J. Phycol.* 18: 318–327.
- Johnson P. W., Xu H. S., Sieburth J. McN. 1982 – The utilization of chroococcoid cyanobacteria by marine protozooplankters but not by calanoid copepods – *Ann. Inst. Oceanogr. Paris* 58 (Suppl.): 297–308.
- Krempin D. W., Sullivan C. W. 1981 – The seasonal abundance, vertical distribution, and relative microbial biomass of chroococcoid cyanobacteria at a station in southern California coastal waters – *Can. J. Microbiol.* 27: 1341–1344.
- Larsson U., Hagström A. 1982 – Fractionated phytoplankton primary production, exudate release and bacterial production in a Baltic eutrophication gradient – *Mar. Biol.* 67: 57–70.
- Lehman J. T., Sandgren C. D. 1982 – Phosphorus dynamics of the procaryotic nanoplankton in a Michigan Lake – *Limnol. Oceanogr.* 27: 828–838.
- Leppard G. G., Urciuoli D., Pick F. R. 1987 – Characterization of cyanobacterial picoplankton in Lake Ontario by transmission electron microscopy – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 2173–2177.
- Li W. K., Subba Rao D. V., Harrison W. G., Smith J. C., Cullen J. J., Irwin B., Platt T. 1983 – Autotrophic picoplankton in the tropical ocean – *Science*, 19: 292–295.
- Neilson A. H., Larsson T. 1980 – The utilization of organic nitrogen for growth of algae: Physiological aspects – *Physiol. Plant.* 48: 542–553.
- Petersen R. 1991 – Carbon-14 uptake by picoplankton and total phytoplankton in eight New Zealand lakes – *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 76: 631–641.
- Pick F. R. 1991 – The abundance and composition of freshwater picocyanobacteria in relation to light penetration – *Limnol. Oceanogr.* 36: 1457–1464.
- Pick F. R., Agbeti M. 1991 – The seasonal dynamics and composition of photosynthetic picoplankton communities in temperate lakes in Ontario, Canada – *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 76: 565–580.
- Pick F. R., Caron D. A. 1987 – Picoplankton and nanoplankton biomass in Lake Ontario: Relative contribution of phototrophic and heterotrophic communities – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 2164–2172.
- Platt T. D., Li W. K. W. (red.) 1986 – Photosynthetic picoplankton – *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* 214: 1–583.
- Platt T., Subba Rao D. V., Irwin B. 1983 – Photosynthesis of picoplankton in the oligotrophic

- ocean – Nature, 301: 702–704.
- Porter K. G., Feig Y. S. 1980 – The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora – Limnol. Oceanogr. 25: 943–948.
- Probyn T. A., Painting S. J. 1985 – Nitrogen uptake by size-fractionated phytoplankton populations in Antarctic surface waters – Limnol. Oceanogr. 30: 1327–1332.
- Rippka R., Deruelles J., Waterbury J. B., Herdman M., Stanier R. Y. 1979 – Genetic assignments, strain histories, and properties of pure cultures of cyanobacteria – J. Gen. Microbiol. 111: 1–61.
- Sanders R. W., Porter K. G., McDonough R. 1985 – Bactivory by ciliates, microflagellates and mixotrophic algae: Factors influencing particle ingestion – Eos, 66: 1314–1314.
- Sherr E. B., Sherr B. F., Fallon R. D., Newell S. Y. 1986 – Small aloricate ciliates as a major component of the marine heterotrophic nanoplankton – Limnol. Oceanogr. 31: 177–183.
- Sieburth J. McN., Davis P. G. 1982 – The role of heterotrophic nanoplankton in the grazing and nurturing of planktonic bacteria in the Sargasso and Caribbean Seas – Ann. Inst. Oceanogr. Paris 58 (Suppl.): 285–296.
- Sieburth J. McN., Smetacek V., Lenz J. 1978 – Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions – Limnol. Oceanogr. 23: 1256–1263.
- Søndergaard M. 1991 – Photosynthetic picoplankton in temperate lakes: seasonal abundance and importance along a trophic gradient – Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 76: 505–522.
- Stockner J. G. 1988 – Phototrophic picoplankton: An overview from marine and freshwater ecosystems – Limnol. Oceanogr. 33: 765–775.
- Stockner J. G. 1991 – Autotrophic picoplankton in freshwater ecosystems: the view from the summit – Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 76: 483–493.
- Stockner J. G., Antia N. J. 1986 – Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems: A multidisciplinary perspective – Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 2472–2503.
- Stockner J. G., Shortreed K. S. 1988 – Respons of *Anabaena* and *Synechococcus* to manipulation of nitrogen: phosphorus ratios in a lake fertilization experiment – Limnol. Oceanogr. 33: 1348–1361.
- Stockner J. G., Shortreed K. S. 1989 – Algal picoplankton production and contribution to food-webs in oligotrophic British Columbia lakes – Hydrobiologia, 173: 151–166.
- Stockner J. G., Shortreed K. S. 1991 – Autotrophic picoplankton: community composition, abundance and distribution across a gradient of oligotrophic British Columbia and Yukon Territory lakes – Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 76: 581–601.
- Stransky H., Hager A. 1970 – Das Carotinoid-muster und die Verbreitung des lichtinduzierten Xanthophyllcyclus in verschiedenen Algenklassen. 4. *Cyanophyceae* und *Rhodophyceae* – Arch. Mikrobiol. 72: 84–96.
- Suttle C. A., Harrison P. J. 1986 – Phosphate uptakes rates of phytoplankton assemblages grown at different dilution rates in semicontinuous culture – Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 1474–1481.
- Tobiesen A. 1991 – The succession of microheterotrophs and phytoplankton within the microbial loop in Oslofjorden, May–October 1984 – J. Plankton Res. 13: 197–216.
- Voros L., Gulyas P., Nemeth J. 1991 – Occurrence, dynamics and production of picoplankton in Hungarian shallow lakes – Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 76: 607–629.
- Waterbury J. B., Watson S. W., Guillard R. R. L., Brand L. E. 1979 – Widespread occurrence of a unicellular, marine, planktonic cyanobacterium – Nature (Lond.), 277: 293–294.
- Wehr J. D. 1989 – Experimental tests of nutrient limitation in freshwater picoplankton – Appl. Environ. Microbiol. 55: 1605–1611.
- Wehr J. D. 1990 – Predominance of picoplankton and nanoplankton in eutrophic Calder Lake – Hy-

drobiologia, 203: 35–44.

Wehr J. D. 1991 – Nutrient and grazer-mediated effects on picoplankton and size structure of phytoplankton communities – *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 76: 643–656.

Weisse T. 1991 – The microbial food-web and its sensitivity to eutrophication and contaminant enrichment: across-system overview – *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 76: 327–338.

Weisse T., Müller H., Pinto-Coelho R. M., Schweuzer A., Springmann D., Baldringer G. 1990 – Response of the microbial loop to the phytoplankton spring bloom in a large pre-alpine lake – *Limnol. Oceanogr.* 35: 781–794.

Wood A. M. 1985 – Adaptation of photosynthetic apparatus of marine ultraphytoplankton to natural light fields – *Nature (Lond.)*, 316: 253–255.

Summary

The term picoplankton means the smallest phytoplankton fraction (0.2–2.0 μm). First indications that there are picoplankton-sized photosynthetic organisms were observed in the 1960s, but only the discovery of minute, unicellular cyanobacteria by Johnson and Sieburth (1979) and Waterbury et al. (1979) gave a start to more complex studies on picoplankton. Since then, the occurrence of picoplankton has been noted in almost all big seas and oceans in the world, as well as in many lakes in Europe, North America and New Zealand.

To enumerate and identify picoplankton, sets of screens and filters are used. They allow to separate phytoplankton to micro-, nano- and picofraction. Picoplankton taxonomically consists of Prokarya (Cyanobacteria) and Eucarya and has ability to autofluorescence, which helps to identify it by the fluorescent microscope. The fluorescence in Cyanobacteria is caused by the chlorophyll *a*, the only chlorophyll known in Cyanobacteria and by phycocyanin and phycoerythrin, the special accessory pigments. As regards carotenoids, zeaxantina is the dominant pigment.

Thanks to its small size (a big surface in relation to the volume) picoplankton has a big advantage in assimilating nutrients. The rate of assimilation for nutrients, especially phosphorus, is higher than in algae over 3 μm (Lehman and Sandgren 1982, Suttle and Harrison 1986). Other interesting phenomenon is that picoplankton is not limited by phosphorus but by nitrogen, especially in oligotrophic lakes (Wehr 1986, Søndergaard 1991). Picoplankton, like other phytoplankton group rise in their number, biomass and production with an increase of trophic (phosphorus content). But because of its minute size, its contribution to the total phytoplankton biomass and production decreases (Fig. 2). The other regularity is that the picoplankton contribution to the total production increases with depth in the epilimnion both in the sea and in the freshwaters.

Picoplankton is the major component of microbial loop and as such is investigated since early 1980s. It seems that because its big growth rate and quick turnover are accompanied by small changes in number and biomass, picoplankton is controlled by grazing on it heterotrophic organisms. Stockner (1988) presented a summarizing schematic illustration utilization of picoplankton in marine and freshwater pelagic food webs (Fig. 3). The nanoplanktonic heterotrophic flagellates seems to be the major grazers of picoplankton (Sieburth and Davis 1982) in the marine and freshwater ecosystems. Mixotrophic flagellates, ciliates, rotifers and copepods these are the other consumers of picoplankton. Since the Azam et al. (1983) work microbiologists and planktologists try to answer the question if microbial loop is the missing link incorporating carbon and nutrients to the classic food web or is the sink for these resources. A good example of incorporation of microbial loop to the food web is offered by the Sieburth and Davis model (1982) which relates to oceans but can be also applied to freshwater ecosystems.

(wpłynęło: 20 X 1992 r.)