



**LATVIJAS UNIVERSITĀTE  
BIOLOĢIJAS FAKULTĀTE  
HIDROBIOLOĢIJAS KATEDRA**

**Santa Purviņa**

**IZŠĶĪDUŠO ORGANISKO VIELU BIOLOĢISKĀ  
IZMANTOJAMĪBA BAKTERIOPLANKTONA UN  
FITOPLANKTONA KLĀTBŪTNĒ RĪGAS LĪCĪ**

Promocijas darbs izstrādāts doktora grāda iegūšanai bioloģijā, hidrobioloģijas  
apakšnozarē

Darba zinātniskā vadītāja:  
Dr. biol. Maija Balode

**Rīga, 2010**

# SATURS

<b>1</b>	<b>IEVADS .....</b>	<b>4</b>
<b>2</b>	<b>LITERATŪRAS APSKATS .....</b>	<b>13</b>
<b>2.1</b>	<b>Izšķīdušo organisko vielu izcelsme un bioloģiskā izmantojamība virszemes ūdeņos .....</b>	<b>13</b>
<b>2.2</b>	<b>Bakterioplanktona vieta ūdens ekosistēmās un izšķīdušās organiskās vielas izmantošanā.....</b>	<b>17</b>
<b>2.3</b>	<b>Izšķīdušo organisko un neorganisko vielu ietekme uz fitoplanktona attīstību.....</b>	<b>22</b>
<b>2.4</b>	<b>No konkurences pēc barības vielām līdz sadarbībai bakterioplanktona un fitoplanktona starpā .....</b>	<b>24</b>
<b>2.5</b>	<b>Rīgas līča un Pērnavas upes raksturojums .....</b>	<b>26</b>
<b>3</b>	<b>MATERIĀLS UN METODES .....</b>	<b>28</b>
<b>3.1</b>	<b>Paraugu ievākšana .....</b>	<b>28</b>
<b>3.2</b>	<b>Vispārējās pētījumu metodes.....</b>	<b>30</b>
3.2.1	Bakterioplanktona pētījumu metodes.....	30
3.2.2	Fitoplanktona pētījumu metodes.....	30
3.2.3	Izšķīdušās neorganiskās vielas analīzes .....	31
3.2.4	Daļiņveida organiskās vielas analīzes .....	31
<b>3.3</b>	<b>Ekspierimentu metodika.....</b>	<b>32</b>
3.3.1	Cianobaktēriju <i>Microcystis aeruginosa</i> un asociēto baktēriju inokulātu sagatavošana .....	32
3.3.2	Izšķīdušās organiskās vielas (DOM) ekstrakcija .....	32
3.3.3	Ekspieriments - Cianobaktēriju <i>M. aeruginosa</i> un asociēto heterotrofo baktēriju loma DOM biodegradēšanā .....	33
3.3.4	Ekspieriments - Rīgas līča atklātās daļas bakterioplanktona un fitoplanktona attīstība DOM klātbūtnē.....	34

3.3.5	Eksperiments - DOM ietekme uz <i>Microcystis aeruginosa</i> attīstību pie dažādām DIN: DIP attiecībām .....	35
3.4	Rezultātu statistiskā apstrāde.....	37
4	REZULTĀTI.....	38
4.1	Rīgas līča hidroloģiskais un hidroķīmiskais raksturojums .....	38
4.2	Cianobaktēriju <i>M. aeruginosa</i> un asociēto heterotrofo baktēriju loma izšķīdušo organisko vielu biodegradēšanā iesāļos piekrastes ūdeņos .....	47
4.3	Rīgas līča atklātās daļas bakterioplanktona un fitoplanktona attīstība alohtonās DOM ietekmē .....	52
4.4	Cianobaktēriju <i>Microcystis aeruginosa</i> attīstība DOM klātbūtnē pie dažādām DIN:DIP attiecībām .....	59
5	DISKUSIJA.....	63
5.1	Biogēno elementu un fitoplanktona ietekme uz Rīgas līča bakterioplanktona sezonālo dinamiku .....	63
5.2	Alohtonās DOM bioloģiskā izmantojamība Rīgas līča piekrastes heterotrofo baktēriju klātbūtnē, kas asociētas ar cianobaktēriju <i>M. aeruginosa</i> .....	66
5.3	Alohtonās DOM bioloģiskā izmantojamība Rīgas līča centrālās daļas bakterioplanktona un fitoplanktona klātbūtnē.....	69
5.4	Alohtonās DOM ietekme uz cianobaktēriju <i>Microcystis aeruginosa</i> pie dažādām DIN: DIP attiecībām .....	72
5.5	Bakterioplanktona daudzgadīgās izmaiņas Rīgas līča centrālajā daļā un piekrastē .....	75
6	SECINĀJUMI .....	79
7	IZMANTOTĀ LITERATŪRA .....	81

# 1 IEVADS

Pastāvīga izšķīdušās organiskās vielas (DOM) ieplūde no sauszemes nepārtraukti papildina piekrastes ekosistēmu izšķīdušās organiskās vielas rezerves, veicinot piekrastes ūdeņu paaugstinātu produktivitāti, tādēļ pēdējās desmitgadēs intensīvi tiek pētīta DOM aprīte un ietekme uz piekrastes ekosistēmu bakterioplanktonu un fitoplanktonu. Turklāt atsevišķos Eiropas iesāļu ūdeņu apgabalos ir konstatēts DOM sastāvā ietilpstošo humīnvielu koncentrācijas pieaugums (Carlsson u.c., 1993), kas, iespējams, saistīts ar klimata maiņu. Ir konstatēts, ka ar upju noteci ienestās humīnvielas, veicina fitoplanktona sugu nomaiņu no nekaitīgām uz potenciāli toksiskām, kā arī labvēlīgi ietekmē potenciāli toksisko flagelātu augšanu (Paerl, 1988; Carlsson & Graneli, 1998). Masveida fitoplanktona savairošanos Baltijas jūrā izraisa galvenokārt slāpekli fiksējošās cianobaktērijas, bet Rīgas līča piekrastē vasaras mēnešos bieži savairojas *Microcystis aeruginosa*, *Snovella lacustris* un *Anabaena spp.* (Balode & Purina, 1996). Cianobaktērija *M. aeruginosa* ir potenciāli toksiska, šīs sugas masveida savairošanās var būt bīstama, jo tā vidē izdala toksīnu - mikrocistīnu, kuram piemīt hepatotoksiskas īpašības. *M. aeruginosa* daudzums korelē ar augstām barības vielu koncentrācijām. Ir pierādīts, ka fitoplanktons var tieši izmantot dažus organiskos savienojumus kā slāpekļa avotu (Palenik u.c., 1988/1989). Tomēr, iespējams, ka galvenais veids, kā fitoplanktons dabā var izmantot DOM, ir baktēriju ierosināta izšķīdušās lielmolekulārās organiskās vielas sašķelšana līdz mazmolekulāriem un neorganiskiem savienojumiem, kas ir galvenā fitoplanktona barības bāze.

Promocijas darbā ir noskaidrota ar humīnvielām bagātas alohtonās DOM bioloģiskā izmantojamība un ietekme uz iesāļu ūdeņu bakterioplanktona - fitoplanktona sabiedrībām, pētījumus veicot gan piekrastē, gan atklātos ūdeņos, kas atrodas tālu no upju grīvām.

## Darba aktualitāte

Baltijas jūra un Rīgas līcis ir nenovērtējama gan no kultūrvēsturiskā, gan no ekonomiskā viedokļa. Eitrofikācija un klimata maiņa ir vienas no lielākajām ekoloģiskajām problēmām Eiropā, ieskaitot Baltijas jūru, kas radušās intensīvas

ekonomiskās darbības rezultātā. Palielināta biogēnu ieplūde veicina sugu sastāva nomaiņu, aļģu masveida savairošanos, piekrastes sanitārā stāvokļa pasliktināšanos, skābekļa koncentrācijas samazināšanos dziļākajos slāņos, bentosa organismu bojāeju, u.t.t.. Palielināta neorganiskā slāpekļa un fosfora ieplūde stimulē fitoplanktona attīstību un masveida savairošanos. Turklāt, dažas cianobaktēriju sugas, kas izraisa masveida savairošanos Baltijas jūrā un Rīgas līcī, spēj izdalīt toksīnus, kas apdraud cilvēku un dzīvnieku veselību.

Rīgas līča piekrastes zona ir krasta noteces uztvērēja – ienestās alohtonās organiskās vielas pārveidošanas, kā arī piesārņojuma attīrīšanas zona. Upes pastāvīgi papildina piekrastes ekosistēmu izšķīdušo organisko vielu fondu un veicina piekrastes produktivitāti, ko savukārt kontrolē heterotrofajās baktērijās veicot organiskās vielas mineralizāciju. Mikrobiālo procesu nozīmība Rīgas līcī pieaug kopā ar globālo sasilšanu, jo pieaugot nokrišņu daudzumam Eiropas Ziemeļ-Austrumu daļā tiek prognozēta arī upju noteces palielināšanās, kas saistās ar barības vielu pieaugumu, gaismas režīma maiņu, un sāļuma samazināšanos Rīgas līcī (HELCOM, 2007). Tāpēc ir nozīmīgi promocijas darba rezultāti, kas sniedz ieskatu par upju ienesto izšķīdušo organisko vielu (DOM) bioloģisko izmantojamību Rīgas līča piekrastes ekosistēmās un atklātajā daļā, jo,- mikrobiālā mineralizācija ir viens no galvenajiem procesiem, kas nepārtraukti pārstrādā daudzveidīgo pienestās organiskās vielas klāstu.

## **Darba mērķis**

Noskaidrot alohtono izšķīdušo organisko vielu bioloģisko izmantojamību un ietekmi uz Rīgas līča vasaras bakterioplanktona un fitoplanktona attīstību.

## Darba uzdevumi

1. Noteikt ar humīnvielām bagātu ūdeņu izšķīdušo organisko vielu (DOM) ietekmi uz Rīgas līča atklātās daļas bakterioplanktona un fitoplanktona attīstību vasaras sezonā.
2. Noskaidrot vai Rīgas līča atklātās daļas bakterioplanktons piedalās ar humīnvielām bagātas DOM biodegradēšanā vasaras sezonā.
3. Noskaidrot ar Rīgas līča piekrastē dominējošo cianobaktēriju *Microcystis aeruginosa* asociētā heterotrofās bakterioplanktona lomu upes DOM biodegradācijā un cianobaktērijām viegli izmantojamu slāpekļa savienojumu atbrīvošanā.
4. Noteikt izšķīdušo organisko un neorganisko vielu ietekmi uz piekrastes cianobaktēriju *Microcystis aeruginosa* attīstību.
5. Noskaidrot bakterioplanktona izplatības un produktivitātes tendences Rīgas līcī fitoplanktona un vides faktoru ietekmē.

## Darba novitāte

Līdz šim zinātniskajā literatūrā ir apspriesti daudzi pētījumi kā heterotrofās baktērijas sadala, uzņem un patērē organisko vielu. Ir pētīta baktēriju enzīmātiskā aktivitāte pie konkrēta barības vielu substrāta. Ir izvērstas plašas diskusijas par to, kādas neorganiskās un organiskās vielas ietekmē fitoplanktona sugu attīstību pie dažādām izšķīdušā neorganiskā slāpekļa un fosfora attiecībām, kā arī ir apspriests kuras fitoplanktona sugas ir vai nav daļēji heterotrofās. Tomēr līdz šim literatūrā nemaz, vai ļoti maz ir diskutēts par to, ka iespējams, heterotrofās baktērijas, kas ir asociētas ar autotrofām aļģēm, piedalās grūti izmantojamās alohtonās izšķīdušās organiskās vielas sadalīšanā līdz fitoplanktonam viegli asimilējamām barības vielām, konkrēti, līdz viegli izmantojamiem slāpekļa savienojumiem - nitrātiem, nitrītiem un amonijam. Mūsu pētījumi pirmo reizi parādīja, ka heterotrofās baktērijas, kas asociētas ar cianobaktēriju *Microcystis aeruginosa* piedalās vienkāršo, viegli izmantojamo slāpekļa savienojumu nitrātu, nitrītu un amonija atbrīvošanā no upes DOM, nodrošinot cianobaktēriju ar viegli izmantojamām barības vielām. Pirmo reizi tika konstatēts, ka cianobaktērija *M.*

*aeruginosa* fosfora limitējošos apstākļos var izmantot upes izšķīdušo organisko fosforu, atgriežot cianobaktērijas šūnu N:P attiecību sabalansētā stāvoklī.

Zinātniskajā literatūrā ir plaši diskutēts par izšķīdušā organiskā slāpekļa, oglekļa un fosfora bioloģisko izmantojamību Baltijas jūrā un pasaules okeānā (Stålnacke u.c., 1999; Stepanauskas u.c., 2002; Stepanauskas u.c., 1999; Zweifel, 1999). Ir pētīta labilo alohtono organisko vielu ietekme uz Rīgas līča fitoplanktonu un atsevišķām cianobaktēriju sugām (Maestrini u.c., 1999; 1997; Balode u.c., 1998). Turpretī šajā promocijas darbā tiek sniegta jauna informācija par humīnvielām bagātu sauszemes izcelsmes izšķīdušo organisko vielu (DOM) bioloģisko izmantojamību Rīgas līcī, pierādot, ka šīs allahtonās organiskās vielas tiek pakļautas mikrobiālai degradācijai jau piekrastes rajonos. Tika pierādīts, ka piekrastes bakterioplanktons, kas asociēts ar cianobaktēriju *Microcystis aeruginosa*, piedalās allahtono izšķīdušo organisko vielu transformēšanā, patērējot vairāk par 50% no humīnvielām bagātas upes izšķīdušā organiskā slāpekļa (DON) koncentrācijas, pierādot tā labilitāti un bioloģisku izmantojamību. Savukārt, reģionos, kas atrodas tālu no upju grīvām, līča centrālajā daļā un atklātajā Baltijā, bakterioplanktons nav piemērots humīnvielām bagātas alohtonās DOM mineralizācijai, jo acīmredzot izmanto labilās autohtonās organiskās vielas, kas rodas fitoplanktona u.c. organismu vielmaiņas procesos. Tika konstatēts, ka pārejas posmā starp pavasara un vasaras maksimumu Rīgas līča atklātās daļas bakterioplanktons sadarbojas ar fago-/ miksotrofajām dinoflagelātu šūnām, bet vasaras maksimuma laikā ar cianobaktērijām. Tika konstatēts, ka ogleklī, slāpeklim un fosforam izšķīdušajās organiskajās vielās ir jāatrodas attiecībā, kas apmierina bakterioplanktona prasības pēc oglekļa, slāpekļa un fosfora, pretējā gadījumā izšķīdušās organiskās vielas bioloģiski netiek izmantotas un tās uzkrājas.

## **Darba hipotēzes**

Ar piekrastes iesāļajos ūdeņos dominējošām cianobaktērijām *Microcystis aeruginosa* asociētās heterotrofās baktērijas piedalās lielmolekulārās organiskās vielas degradēšanā līdz maz molekulāriem savienojumiem.

Ar cianobaktērijām asociētās heterotrofās baktērijas nodrošina tās ar vienkāršiem, viegli izmantojamiem slāpekļa savienojumiem.

Ar humīnvielām bagātais sauszemes izcelsmes DOM ir nozīmīgs piekrastes iesāļu ūdeņu fitoplanktona un bakterioplanktona barības vielu avots, bet virzienā uz Rīgas līča atklāto daļu tā nozīmība samazinās.

Vasaras sezonā, pie zemām biogēnu koncentrācijām, Rīgas līča atklātās daļas bakterioplanktona attīstību būtiski ietekmē fitoplanktona izdalītā labilā autohtonā organiskā viela.

## **Pētījuma izstrāde un aprobācija**

Promocijas darbā ir izmantoti autores pētījumi, kas veikti laika periodā no 1995. gada līdz 2002. gadam. Lauka pētījumi un eksperimentālie darbi tika veikti LZA Bioloģijas institūta Hidrobioloģijas laboratorijā (vad. Dr. biol. E. Boikova) un Latvijas Hidroekoloģijas institūta Eksperimentālās hidrobioloģijas nodaļā (vad. Dr. biol. M. Balode). Galvenie pētījumu rezultāti ir atspoguļoti trīs publikācijās. Par darba galvenajiem rezultātiem ir ziņots septiņās starptautiskās un divās - Latvijas mēroga konferencēs.

### **Disertācijas nozīmīgākie rezultāti publicēti:**

1. **Purvina S.**, Béchemin C., Balode M., Verite C., Arnaud C., Maestrini S.Y., 2010. Release of available nitrogen from river discharged dissolved organic matter by heterotrophic bacteria associated with the cyanobacteria *Microcystis aeruginosa*. *Estonian Journal of Ecology*. 59: akceptēts.
2. **Purvina S.**, Béchemin C., Balode M., Grzebyk D., Maestrini S.Y., 2008. The influence of inorganic nutrients and dissolved organic matter on the growth of cyanobacteria *Microcystis aeruginosa* isolated from the Gulf of Riga. *Acta Universitatis Latviensis, ser. BIOLOGY*. 745: 61-74.
3. Berg M., Béchemin C., Balode M., Purina I., **Bekere S.**, Maestrini S., 2003. Distribution of diatoms, cryptophytes and filamentous nitrogen - fixing cyanobacteria along an estuarine gradient in relation to flux of nitrogenous substrates and stratification. *Aquatic Microbial Ecology*. 30: 263-274.



### **Kopējais publikāciju saraksts**

1. **Purvina S.**, Béchemin C., Balode M., Verite C., Arnaud C., Maestrini S.Y., 2010. Release of available nitrogen from river discharged dissolved organic matter by heterotrophic bacteria associated with the cyanobacteria *Microcystis aeruginosa*. *Estonian Journal of Ecology*. 59: akceptēts.
2. Balode M., **Purvina S.**, Purina I., Yurkovska V., Barda I., STRODE E., Putna I., Balodis J., Pfeifere M., (iesniegts). Experimental studies on the possible impact of climate change on development of Baltic HAB species. ISSHA HAB.
3. **Purvina S.**, Béchemin C., Balode M., Grzebyk D., Maestrini S.Y., 2008. The influence of inorganic nutrients and dissolved organic matter on the growth of cyanobacteria *Microcystis aeruginosa* isolated from the Gulf of Riga. *Acta Universitatis Latviensis, ser. BIOLOGY*. 745: 61-74.
4. Puriņa I., Balode M., Ledaine I., **Purviņa S.**, 2006. *Potenciāli toksisko aļģu problēma Latvijā un pasaulē*. Rīga, Gandrs, 16 lpp.
5. Balode M., Purina I., Strake S., **Purvina S.**, Pfeifere M., Barda I., Povidisa K., 2006. Toxic cyanobacteria in the lakes located in Riga (the capital of Latvia) and its surroundings: present state knowledge. *African Journal of Marine Science*, 28: 225-230.
6. **Purvina S.**, Balode M., 2004. Insight into the studies of the practical use of microalgae in the former Soviet Union. *Phytochemistry Reviews*, 3: 423-430
7. Berg M., Béchemin C., Balode M., Purina I., **Bekere S.**, Maestrini S., 2003. Distribution of diatoms, cryptophytes and filamentous nitrogen - fixing cyanobacteria along an estuarine gradient in relation to flux of nitrogenous substrates and stratification. *Aquatic Microbial Ecology*. 30: 263-274.

### **Par pētījumiem ziņots konferencēs:**

1. **Purvina S.**, Purina I., Barda I., Strode E., Putna I., Yurkovska V., Balode M., 2009. The effect of elevated temperature on autumn phytoplankton and

bacterioplankton from the Gulf of Riga. *ASLO Scientific Meeting*. Janvāris, Nica: 213.

2. **Purviņa S.**, Puriņa I., Balode M., Béchemin C., Maestrini S., 2008. Aļohtonās izšķīdušās organiskās vielas ietekme uz Rīgas līča bakterioplanktonu un fitoplanktonu. *LU 66. Zinātniskā konference Klimata mainība un ūdeņi*. Februāris, LU, Rīga: 113.
3. Puriņa I., Balode M., **Purviņa S.**, Béchemin C., Maestrini S., 2008. Organisko un neorganisko biogēnu ietekme uz Rīgas līča fitoplanktona struktūru un potenciāli toksisko aļģu attīstību. *LU 66. Zinātniskā konference Klimata mainība un ūdeņi*. LU, Rīga: 111-112.
4. **Purviņa S.**, Puriņa I., Balode M., Béchemin C., Maestrini S., 2007. The usage of dissolved organic matter by summer bacterioplankton and phytoplankton community from the open Baltic Sea. *10th Symposium on Aquatic Microbial Ecology*, Faro, Portugāle: 123.
5. **Bekere S.**, Purina I., Balode M., Béchemin C., Maestrini S., 2002. The influence of dissolved organic matter on summer bacterioplankton and phytoplankton community from the Gulf of Riga. *3rd International Congress "Environmental Micropaleontology, Microbiology and Meioontology"*, Vīne, Austrija: 48.
6. **Bekere S.**, Béchemin C., Maestrini S., Balode M., Vėritė C., Arnaud C. 2001. The use of river-discharged dissolved organic matter by heterotrophic bacteria associated to the cyanobacteria *Microcystis aeruginosa*. *Baltic Sea Science Congress*, Stokholma, Zviedrija: 160.
7. **Bekere S.**, Béchemin C., Maestrini S., Balode M., Vėritė C., Arnaud CH., 2001. The usage of river-discharged dissolved organic matter by cyanobacteria *Microcystis aeruginosa*. 36<sup>th</sup> European Marine Biology Symposium, Menorka, Spānija, 69.
8. Balode M., Purina I., **Bekere S.**, Ward C., Codd G., 2001. Occurrence and toxicity of nitrogen fixing cyanobacteria *Nodularia spumigena* in the Eastern Baltic. *Abstract of International Conference of Toxic Cyanobacteria, ICTC V*, Noosa, Austrālija: 77.

9. Balode M, Ward C., Hummer C., Reichelt M., Puriņa I., **Beķere S.**, Pfeifere M., 2000. The first toxicological studies of harmful algal blooms in Latvian waters. *Harmful Algal Blooms 2000*, Tasmānija, Hobard: 83.

### **Darbs izstrādāts sekojošu projektu ietvaros:**

2010. (ESF, 2009/0138/1DP/1.1.2.1.2/09/IPIA/VIAA/004) „Atbalsts doktora studijām Latvijas Universitātē”.

2006. – 2008. (ESF) „Doktorantu un jauno zinātnieku pētniecības darba atbalsts Latvijas Universitātē”.

2001. – 2004. (LZP, 01.0126), Vides faktoru ietekme uz potenciāli toksisko aļģu attīstību un toksīnu producēšanu.

2001. – 2002. (LZP, 01.144), Sezonālie procesi un mehānismi Rīgas jūras līča ekosistēmas vielu apritē.

1998. - 2001. (EC, MAS3-CT97-0149 un IC20-CT98-0109), Importance of dissolved organic matter from terrestrial sources for the production, community structure and toxicity of phytoplankton of the European Atlantic and Baltic coastal waters; role of micropredators for transmission of toxins to commercial shellfish and fish larvae.

1997. - 2000. (LZP, 96.0689), Sezonālie procesi un mehānismi Rīgas līča ekosistēmas vielu apritē.

### **Saīsinājumi**

<b>BB</b>	- baktēriju biomasa
<b>BP</b>	- baktēriju produkcija
<b>DIN (DIP)</b>	- izšķīdušais neorganiskais slāpeklis (fosfors)
<b>DOC (DON, DOP)</b>	- izšķīdušais organisko vielu ogleklis (slāpeklis, fosfors)
<b>DOM</b>	- izšķīdušās organiskās vielas

<b>ĶSP</b>	- ķīmiskais skābekļa patēriņš
<b>POC (PON, POP)</b>	- daļiņveida organisko vielu ogleklis (slāpeklis, fosfors)
<b>TBN</b>	- baktēriju kopējais skaits
<b>TDN (TDP)</b>	- kopējais izšķīdušais slāpeklis (fosfors)
<b>TT</b>	- baktēriju aprites laiks, aprēķināta dalot baktēriju kopējo skaitu ar baktēriju produkciju

## Terminu skaidrojumi

**Alohtona organiska viela** – organiska viela, kas sistēmā tiek ienesta no ārpusē.

**Autohtona organiska viela** – organiskā viela, kas dažādu bioloģisku vai fizikāli-ķīmisku procesu rezultātā veidojas sistēmas iekšienē.

**Asociētās baktērijas** - baktērijas, kas dzīvo saistīti ar detritu, aļģu kolonijām vai citiem organismiem.

**Autotrofs** - organisms, kas vielmāņai nepieciešamo organisko vielu sintēzi veic, izmantojot neorganisko vielu.

**Heterotrofs** - organisms, kurš sev nepieciešamo organisko savienojumu sintēzei kā oglekļa avotu izmanto citu organismu producētus, reducētus oglekļa savienojumus.

***In situ* eksperimenti** - eksperimenti, kas tiek veikti dabiskos apstākļos.

***In vivo* fluorescence** - fluorescence, kas notiek dzīvas šūnas iekšienē.

**Mezokosms** - eksperimentāla sistēma, kurā tiek nodrošināti apstākļi, kas maksimāli tuvi dabiskajiem, jeb dabisku apstākļu stimulators.

**Pirmprodukcija** – fotoautotrofā produkcija.

**Produkcija** – biomasas pieaugums laika vienībā.

**Sekundārā produkcija** – pirmprodukcijas patērēšanas rezultātā veidotā biomasas, dzīvnieku un mikroorganismu veidotā produkcija.

## 2 LITERATŪRAS APSKATS

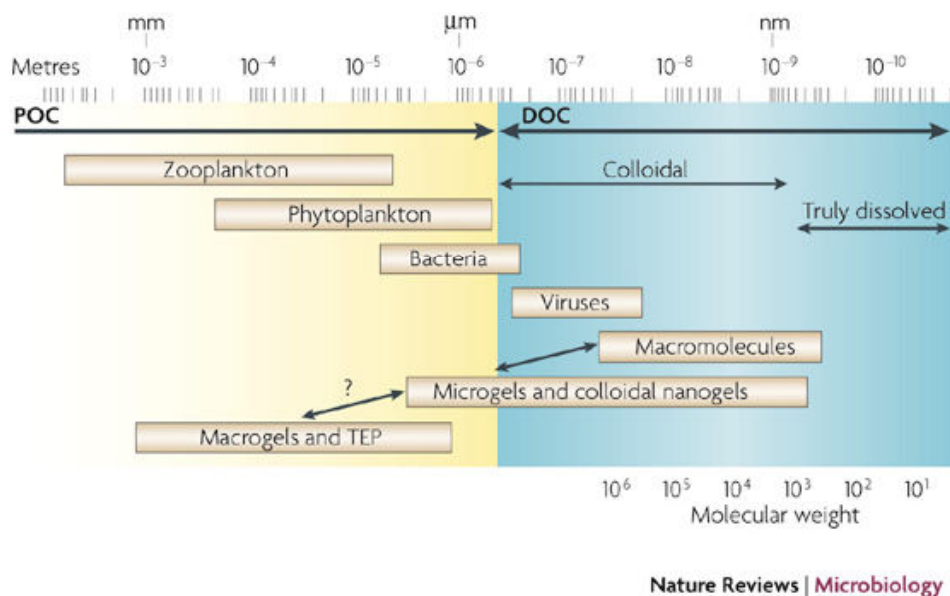
### 2.1 Izšķīdušo organisko vielu izcelsme un bioloģiskā izmantojamība virszemes ūdeņos

Izšķīdušās organiskās vielas (DOM) ir visu virszemes ūdeņu neatņemamas sastāvdaļas. Globālais oglekļa apjoms, kas pasaules okeānā atrodas izšķīdušās organiskās vielas sastāvā, ir aptuveni  $685 \times 10^{15}$  g C, tas ir aptuveni tik pat daudz cik ogleklis atrodas atmosfērā dioksīda veidā. Tas ir otrais lielākais oglekļa rezervuārs pēc izšķīdušo neorganisko vielu oglekļa ( $38,00 \times 10^{15}$  g C). Šobrīd tiek pastiprināti pētīti šī lielā oglekļa fonda sastāvs, patēriņš, un produkcija, lai labāk varētu izprast tā apriti, jo tiek uzskatīts, ka pat nelielas izmaiņas izšķīdušo organisko vielu rezervju lielumā un sastāvā var globālā mērogā ietekmēt oglekļa apmaiņu starp ūdeni un gaisu (Hensell & Carlson, 2001).

Organisko vielu tradicionāli iedala izšķīdušajās organiskajās vielās (DOM) un daļiņveida organiskajās vielās (POM), kas pamatojas uz tehniskām organiskās vielas sadalīšanas iespējām izmantojot filtrēšanu. pilns organiskās vielas sadalījuma diapazons, sākot no monomēriem, koloīdiem un gēla daļiņām līdz tradicionālajām daļiņām, kas tiek iedalītas daļiņveida organiskās vielas ogleklī (POC) un izšķīdušās organiskās vielas ogleklī (DOC) ir parādīts 1. attēlā (Azam & Malfatti, 2007).

**Autohtonās** izšķīdušās organiskās vielas tiek producētas pašās ūdenskrātuvēs, dažādu bioloģisko procesu rezultātā. Autohtono izšķīdušo organisko vielu ķīmiskais sastāvs ir ļoti variabls laikā un telpā un ir atkarīgs no bioloģiskiem procesiem, kas konkrētajā brīdī notiek ūdenstilpē. Tā rodas galvenokārt mikroskopisko aļģu, makrofītaļģu un citu organismu vielmaiņas procesu rezultātā, kā arī pēc planktonorganismu atmiršanas un detrita sadalīšanas.

Viens no svarīgākajiem autohtonās organiskās vielas avotiem ir gļotas, kuras uz šūnu virsmas producē fitoplanktons un bakterioplanktons, kuras pēc tam var pāriet izšķīdušā fāzē, vai tikt izšķīdinātas ar virsmas aktīvo enzīmu palīdzību. Ir konstatēts, ka organiskā viela apkārtējā vidē nonāk no veselām un aktīvi augošām aļģu šūnām gan pasīvi sūcoties cauri šūnu membrānām, gan arī aktīvas ekskrēcijas procesu rezultātā.



1. att. Organisko vielu sadalījums pēc tā izmēriem okeānā (daļiņveida organisko vielu ogleklis – POC; izšķīdušo organisko vielu ogleklis – DOC; caurspīdīgās eksopolimēru daļiņas – TEP, Azam & Malfatti, 2007).

Fitoplanktona ārpus šūnas izdalījumi sastāda nozīmīgu daļu no fotosintētiski fiksētā organiskā oglekļa. Ir izvirzītas vairākas hipotēzes kāpēc fitoplanktons ārējā vidē izdala lielu organiskās vielas daļu. Iespējams, ka tādā ceļā tās atbrīvojas no vielmaiņas galaproduktiem, bet iespējams, ka šādā veidā aļģes atbrīvojas no liekās organisko savienojumu masas, kas periodiski pārplūdina to šūnas (Azam & Malfatti, 2007). Nozīmīga daļa no autohtonā fitoplanktona izcelsmes DOM ūdenī nonāk kā augēdāju vielmaiņas galaprodukti, jo augēdāju izēšanai ir pakļauti 52% no fitoplanktona pirmprodukcijas, kamēr mikrobiālai sadalīšanai tikai 36% (Bertilsson & Jones, 2003).

Ar upēm jūrā ienestai **alohtonai DOM** ir raksturīgs sarežģīts sastāvs, to ir grūti nošķirt un klasificēt. DOM sastāvu nosaka sateces baseina augsnes tips, mitrāju un purvu daudzums, zemes izmantošanas veids, laika apstākļi, kā arī antropogēnā darbība, piemēram, notekūdeņu iepludināšana. Viens no populārākajiem ir upju DOM iedalījums humīnvielās, jeb refraktorās organiskās vielās un labilās organiskās vielā. Labilās DOM sastāvā ir aldehīdi, ketoni, organiskās skābes, nukleīnskābju degradācijas produkti, vaski, sveķi un pigmenti, kas ir īslaicīgi savienojumi, un to koncentrācija var būt ļoti variabla.

Tomēr galvenā sastāvdaļa upju ūdeņos ir refraktorā humīnvielu frakcija, kas veido no 60 līdz 90%. Humīnvielas sastāv no dabīgām, heterogēnām organiskām vielām ar augstu molekulmasu, t.i., no humīna, humīnskābēm un fulvoskābēm. Galvenās humīnvielu funkcionālās grupas, ir karboksil, hidroksil, karbonil, ētera, cianīd- un citas grupas, bet galvenās humīnvielas veidojošās struktūras ir alifātiskie, fenola, benzola karboksilskābes, aromātiskie, poliaromātiskie un citi savienojumi (Kļaviņš u.c., 2002). Sarežģītās struktūras dēļ humīnvielām piemīt zema bioloģiska un ķīmiska izmantojamība.

Upju ienestās alohtonās DOM **bioloģiskā izmantojamība** ir atšķirīga dažādās sezonās. Viszemākā izšķīdušā organiskā slāpekļa (DON) bioloģiskā izmantojamība, no 8 līdz 14 %, konstatēta upēs, kas atrodas Baltijas jūras sateces baseina ziemeļaustrumu reģionā un ieplūst Botnijas līcī un Zviedrijas dienvidu daļā, jo šajos reģionos organisko vielu sastāvu upēs nosaka notece no kūdras purviem un mitrājiem. Pārējā Baltijas jūras sateces baseina daļā DON bioloģiskā izmantojamība variē no 29 līdz 72%. No Rīgas līcī ieplūstošajām upēm alohtonās DON bioloģiskā izmantojamība līdz šim ir noteikta tikai Salacā, kur tā veidoja 51%. Paaugstinātu alohtonās organiskās vielas izmantojamību veicina arī tas, ka daļa Eiropas upju tek caur ezeru un ūdenskrātuvju sistēmām, piemēram, Zviedrijā, 70% no ikgadējās noteces aizkavējas lielajos rezervuāros, kas sekmē fitoplanktona un bakterioplanktona attīstību un autohtonā viegli izmantojamā DOM izdalīšanu, kas kopā paaugstina alohtonās DOM bioloģisko izmantojamību (Stepanauskas, 2000).

Pēc bioloģiskās izmantojamības DOM sastāv no divām plašām frakcijām: viegli noārdāmās jeb **labilās DOM** un grūti noārdāmās, jeb **refraktorās DOM**, kuru dzīvajiem organismiem ir grūti izmantot. Søndergaard un Middelboe (1995) ir definējuši labilo DOM kā izšķīdušās organiskās vielas daļu, kuru baktērijas var patērēt vienas vai divu nedēļu laikā. DOM labilā frakcija sastāv galvenokārt no cukuriem, amino skābēm, peptīdiem un citiem vienkāršiem savienojumiem, kas veido mazāk par 20% no kopējā DOM fonda. Atlikušie 80% ir grūti izmantojami vai refraktori. Labilais DOM ūdeņos nodrošina baktēriju sekundāro produkciju (Moran & Hodson, 1990). Baktērijas ātri patērē labilo DOM, un pāri paliek milzīgs daudzums refraktorās izšķīdušās organiskās vielas. Refraktorās DOM visvairāk ir pārstāvētas dziļajos okeāna ūdeņos zem 1000 m dziļuma. Ziemeļatlantijā un Ziemeļu-Centrālajā Klusajā okeāna dziļēs tās vecums ir novērtēts pat no četriem līdz sešiem tūkstošiem gadu (Bauer u.c., 1992). Tomēr daudz plašākā klāstā refraktorās organiskās vielas ir pārstāvētas virsmas ūdeņos, kaut arī to aprīte šeit ir ļoti

lēna un baktēriju augšanai mazāk nozīmīga nekā labilā organiskā viela (Moran & Hodson, 1990).

DOM kvantitāte un ķīmiskās īpašības iespaido mikrobiālo augšanas ātrumu, kas ir atkarīga no baktēriju fizioloģisko grupu un sugu sastāva (Young u.c., 2005). Cottrell & Kirchman (2000) ir izpētījuši, ka pie dažādiem izšķīdušo organisko vielu pamata barības substrātiem dominē dažādas baktēriju fizioloģiskās grupas. Citofāg- un flavobaktērijas ir vispārstāvētākās pie grūti izmantojamām izšķīdušajām organiskajām vielām, un  $\alpha$ -proteobaktērijas visvairāk ir pārstāvētas pie labiliem organisko barības vielu avotiem. Atkarībā no dominējošām fitoplanktona sugām, mainās arī izdalīto organisko vielu sastāvs ūdenī, un līdz ar autohtonā substrāta maiņu nomainās arī dominējošo fizioloģiski aktīvo baktēriju sugu sastāvs. Piemēram, Bell un Sakshaug (1980) ir konstatējuši, ka baktērijas, kas ir piemērojušās patērēt *Skeletonema spp.* masveida savairošanās laikā producēto izšķīdušo organisko vielu oglekli (DOC), nespēj izmantot *Chaetoceros spp.* producēto organisko vielu.

Lai arī heterotrofais bakterioplanktons ir primārais DOM patērētājs, tomēr ir pierādīts, ka arī autotrofais fitoplanktons kā slāpekļa var izmantot dažus organiskos savienojumus avotu bez mikroorganismu līdzdalības (Berman u.c., 1991), jo piekrastes ekosistēmās fitoplanktona biomasas slāpekļa saturs parasti pieaug vairāk, nekā to var nodrošināt tikai neorganiskā slāpekļa vai urīnvielas patēriņš, jādoma, ka šajā gadījumā tiek izmantots izšķīdušo organisko vielu slāpekļlis (Prince u.c., 1985). Ir konstatēts, ka dažas fitoplanktona sugas izmanto šūnas virsmas enzīmus, lai sadalītu organiskos slāpekļa savienojumus līdz amonijam (Palenik u.c., 1988/1989). Granéli u.c. (1985) ir konstatējuši, ka dinoflagelāti *Prorocentrum minimum* var izmantot slāpekli no humīnvielām gan tieši, gan pēc baktēriju mineralizācijas. Upju humīnvielas papildus stimulē piekrastes mikrobiālo barības ķēdi, veicinot baktēriju augšanu un, sekojoši, arī baktēriju izēdāju attīstību. Tādejādi tiek veicināta neorganiskā slāpekļa reģenerācija, kas, savukārt, ietekmē fitoplanktona produkciju (Carlsson & Granéli, 1993, Carlsson u.c., 1995). Piemēram, Granéli u.c. (1985) ir konstatējuši, ka no upēm izolētās humīnvielas veicina dinoflagelāta *Prorocentrum minimum* biomasas pieaugumu un augšanas ātrumu. Pēc Panosso & Granéli (2000) novērojumiem, cianobaktērija *Nodularia spumigena* sasniedz augstāko šūnu koncentrāciju upju izšķīdušās organiskās vielas klātbūtnē, kas lielāka par 1000 D, kā arī, ka izšķīdušo organisko vielu slāpekļlis var aizstāt izšķīdušo neorganisko vielu slāpekli. Tomēr, iespējams, ka vissvarīgākais veids, kā fitoplanktons dabā var izmantot DOM, ir baktēriju ierosināta, enzimatiska, izšķīdušās lielmolekulārās



organiskās vielas sašķelšana līdz mazmolekulāriem un neorganiskiem savienojumiem, kas ir galvenā fitoplanktona barības bāze (Berman u.c., 1999).

## **2.2 Bakterioplanktona vieta ūdens ekosistēmās un izšķīdušās organiskās vielas izmantošanā**

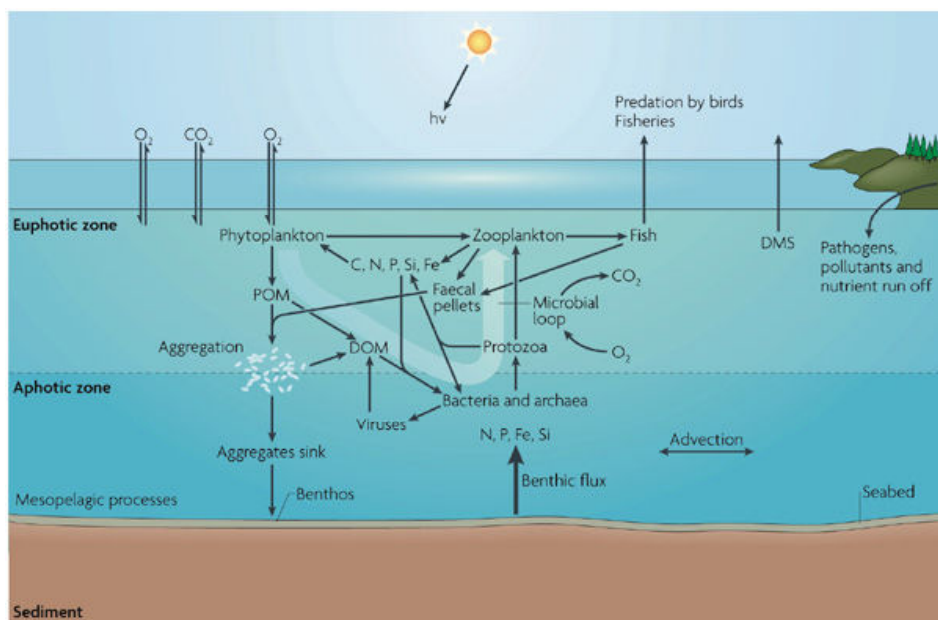
Vēsturiski ilgu laiku valdīja uzskats, ka pasaules okeāna barības ķēdēs lielāko pirmprodukcijas daļu patērē lielāki vai mazāki heterotrofie organismi (Pomeroy, 1974), bet mikroorganismu ieguldījums lielākoties netika ņemts vērā. Tikai salīdzinoši nesen, pēdējos 30 gados, tika konstatēts, ka dominējošā loma heterotrofajos procesos pieder baktērijām to lielās metaboliskās aktivitātes, daudzveidības un daudzskaitlības dēļ (Hobbie u.c., 1977). Dažādu barības ķēdes mehānismu rezultātā daļa no aļģu pirmprodukcijas DOM formā, un šī daļa galvenokārt ir pieejama tikai heterotrofajām baktērijām (Azam u.c., 1983). Tāpēc cieša korelācija starp aļģu pirmprodukciju un baktēriju sekundāro produkciju pastāv **atklātā jūrā**, kur baktēriju produkcija ir atkarīga no fitoplanktona oglekļa fiksācijas (Lignell, 1990; Tuomi u.c., 1999), jo potenciālais barības vielu substrāts bakterioplanktonam ir organiskā viela, ko vielmaiņas procesu rezultātā izdala fitoplanktons (Obenosterer & Herndl, 1995). Ir konstatēts, ka fitoplanktons eksudācijas procesā var izdalīt pat līdz 40% no pirmprodukcijas apjoma (Lignell, 1990). Savukārt, **piekrastes rajonos** jaunas barības vielas bakterioplanktona attīstībai piegādā galvenokārt upju notece. Eksperimentāli ir konstatēts, ka piekrastes baktēriju produkciju un skaitu pozitīvi ietekmē arī upju ienestās humīnvielas (Carlsson u.c., 1995). DOM labilā daļa transformējas par jaunu organisko vielu un oglekļa dioksīdu, kas respirācijas procesā re-introducējas klasiskajā barības ķēdē no fitoplanktona līdz zooplanktonam un zivīm (2. att.).

Lai pēc iespējas labāk varētu **izmantot organisko vielu**, baktērijas izmanto dažādus pielāgojumus un bioķīmiskas reakcijas, piemēram, tās ūdenī izdala enzīmus, lai izšķīdinātu daļiņveida organisko vielu (POM). Baktērijas hidrolizē ūdenī esošos polimērus un daļiņas arī izmantojot pie šūnu virsmas piestiprinātas eksohidrolāzes, proteāzes, glukozidāzes, fosfatāzes, lipāzes nukleāzes, hitināzes u.c. (Martinez u.c., 1996; u.c.). Šie enzīmi kopā ar transporta olbaltumvielām, padara baktēriju šūnu virsmu reaģētspējīgu, t.i., piemērotu organiskās vielas patēriņam un transportam. Ir aprēķināts, ka baktēriju šūnu virsmas kopējā platība vienā m<sup>3</sup> jūras ūdens veido 0,1-1m<sup>2</sup> lielu laukumu, tā ir platība, kas tieši var saskarties ar DOM (Williams, 2005). Var iztēloties, ka peldot

caur izšķīdušās un suspendētās organiskās vielas masu, baktērijas aiz sevis atstāj izšķīdušu monomēru un oligomēru virkni. Tādejādi baktērijas pārveido apkārtējo vidi un iesaistās oglekļa aprites ciklā, ietekmējot organiskās vielas resursus pasaules okeānā

Lielākajā daļā pētījumu tiek vienkāršoti pieņemts, ka baktērijas patērē vidē homogēni izkliedētu DOM. Šis uzskats balstās uz pieņēmumu, ka DOM no ikkatra avota vidē izplatās homogēni. Tomēr šis uzskats mainās, atzīstot, ka baktēriju *in situ* uzvedība un fizioloģiskās atbildes reakcijas mainās atkarībā no konkrētām DOM produkcijas lokalizācijas vietām un gradientiem. Tā kā vienā mililitrā jūras ūdens vienviet atrodas ļoti augsts baktēriju skaits, kas sadala organisko vielu, vidēji apmēram  $10^6$  š  $\text{ml}^{-1}$  (Hobbie u.c., 1977), zinātnieki tika uzvedināti uz domām, ka pirmproducentu aktivitāte un skaits (tādu kā cianobaktērijas un aļģes), organiskās vielas patērētāji (baktērijas) un izēdāji (vīrusi un vienšūņi) ir ļoti blīvi sadalīti nelielā ūdens tilpuma vienībā (2. att.). Viens  $\text{mm}^3$  jūras virsmas ūdens satur apmēram 10.000 vīrusu, 1.000 baktēriju, 100 *Prochlorococcus* šūnas, 10 *Synechococcus* šūnas, 10 eikariotiskās aļģes un 10 vienšūņus, kaut gan jāatzīmē, ka šie skaitļi ir ļoti variabli. Nelielie attālumi (0-1mm) starp atsevišķām šūnām vedina uz domām, ka organismu starpā potenciāli pastāv ļoti daudzveidīgas iespējas savstarpējās saskarsmes iespējas starp dažādiem organismiem (Azam & Malfatti, 2007).

Vismainīgais lielums ūdens ekosistēmu baktēriju sabiedrībās ir to dažāda **augšanas ātrums**, sākot no neaktīvām šūnām līdz vairāk par vienu dalīšanās reizi dienā. Jāatzīmē, ka oligotrofos jūras ūdeņos 68 līdz 98% no baktēriju kopējā skaita ir neaktīvi (Zweifel & Hagström, 1995), tomēr ar barības vielām bagātās mikrozonās, piemēram, tuvu vai uz barības vielām bagātām daļiņām, periodiski parādās augsts augšanas ātrums (Riemann u.c., 2000). Tāpēc, neskatoties uz lēnu vidējo augšanas ātrumu nevienmērīgais barības vielu un organismu sadalījums pieļauj iespēju, ka neliela bakterioplanktona daļa tomēr aug ļoti ātri (Rodriguez u.c., 1992).



Nature Reviews | Microbiology

2. att. Jūras ekosistēmas mikrobiālā strukturēšana (dimetilsulfīdi - DMS; gaisma - hv; daļiņveida organiskā viela – POM; izšķīdušās organiskās vielas – DOM; ogleklis – C; slāpeklis - N; fosfors – P; silīcijs – Si; dzelzs - Fe) (Azam & Malfatti, 2007).

Barības vielu, temperatūras, fitoplanktona un citu ārējo apstākļu iespaidā notiek pastāvīga **baktēriju sugu sukcesija**, līdzīgi kā tas notiek fitoplanktona sugu starpā (Tuomi u.c., 1997). Baktēriju sabiedrības DNS hibridizācijas testi liecina, ka jūrās notiek atsevišķu baktēriju sugu periodiska masveida savairošanās, kas var ilgt dažas nedēļas. Periodam kad viena baktēriju suga ir dominējošā, seko nākošais periods ar citas sugas dominanci (Pinhassi u.c., 1997). Dominējošo baktēriju sugu skaits jūrās ir niecīgs (Pinhassi u.c., 1997), bet pašu sugu skaits ļoti augsts (Tuomi u.c., 1997), jo pelagiālē mītošajām baktērijām piemīt liela sugu daudzveidība. Viena daļa dzīvo brīvi un kustīgi, bet otra daļa - ir saistīta ar fitoplanktonu vai ar detrita daļiņām. Pirms 10-20 gadiem pētot asociēto un brīvo baktēriju aktivitāti un izmērus, daļa zinātnieku uzskatīja, ka agregātos saistītām baktērijām piemīt daudz augstāka aktivitāte kā brīvajām (Kirchman & Mitchell, 1982; u.c.), bet citi to noliedza, uzsverot, ka baktērijas agregātos aug lēnāk, kā brīvi dzīvojošās formas (Simon u.c., 1990). Savukārt citi uzskatīja, ka saistītās baktērijas ir lielākas pēc tilpuma (Zimmermann & Kausch, 1996; u.c.), tomēr tas ne vienmēr pierādījās (Karner & Herndl, 1992). Tikai salīdzinoši nesēn, ar gēnu analīzes tehnoloģiju

palīdzību tika konstatēts, ka baktēriju sabiedrības, kas dzīvo agregātos, kardināli atšķiras no baktērijām, kas dzīvo brīvi un nesaistīti (DeLong u.c., 1993). Šis atklājums izskaidroja atšķirības starp abām baktēriju grupām, jo katra grupa pieder pie savas fizioloģiskās grupas ar tai raksturīgām specifiskām īpašībām, kas katru padara piemērotu atšķirīgajai dzīves videi. Šīs īpašības atļauj baktērijām apvienoties agregātos, slīdēt pa agregātu virsmu, kā arī tām piemīt specifiskas īpašības sintezēt dažādus ekto-enzīmus, kuri var sadalīt dažāda lieluma molekulārus savienojumus (DeLong u.c., 1993).

Fitoplanktona masveida savairošanās laikā ūdenstilpēs notiek pastiprināta **agregātu veidošanās**. Uz jaunām, augošām un veselām fitoplanktona šūnām baktērijas apmetas reti (Paerl, 1976; Hoppe, 1981). Kad aļģes sāk apvienoties un veidot agregātus, tad baktērijas tos strauji kolonizē. Vislabākā dzīves vieta baktērijām ir neaktīvas vai atmirušas aļģu šūnas, kas, ir pārklātas ar gļotām, kā arī uz cianobaktēriju virsmas netālu no heterocistām, kas fiksē slāpekli. Baktēriju heterotrofā produkcija agregātos ilgst tik ilgi cik fitoplanktona šūnu pirmprodukcija nodrošina tās ar nepieciešamām organiskām barības vielām. Ar laiku novecojušās aļģes atmirst un pašas piegādā bioloģiski izmantojamu organisko materiālu baktērijām. Baktērijas, savukārt, ir barība viensūņiem, tādejādi šajās kompleksajās mikro ekosistēmās tiek uzturēta vielu apmaiņa. (Hoppe, 1981).

Diatomejas pavasarī un cianobaktērijas vasarā veido atšķirīgus agregātus. Sasniedzot kritisko koncentrāciju diatomejas izveido agregātus un nogulsņējas ūdenskrātuves dibenā. Dažkārt nogulsņēšanās var notikt ļoti ātri - visa savairojusies fitoplanktona masa var izveidot agregātus un izgulsnēties 24 h laikā. Fitoplanktona agregātus pakāpeniski kolonizē baktērijas un viensūņi, bet tā kā diatomeju agregātiem piemīt liels blīvums, tad tās ātri nogrimst - "izkrīt", no produktīvā ūdens slāņa. Arī cianobaktērijas, pieaugot vecumam, veido agregātus, bet gāzu vakuolas tās ilgi notur ūdens produktīvajā virsmas slānī. Cianobaktēriju agregātus ātri kolonizē baktērijas un viensūņi, un agregāti kļūst par paaugstinātas bioloģiskās, īpaši mikrobiālās, darbības vietu (Paerl, 1976; Zimmermann & Kausch, 1996, u.c.). Šādi agregāti var eksistēt nedēļām un pat mēnešiem ilgi (Hoppe, 1981), kamēr viļņošanās to pārtrauc un agregāti izgulsnējas jūras gultnē. Cianobaktēriju agregāti, kas negrimst un paliek ūdens virskārtā, var sasniegt fāzi, kad notiek sabalansēta jaunās organiskās vielas sintēze ar aizejošo produkciju (Hoppe, 1981). Tomēr aļģu agregātiem novecojot - pieaugot lielumam un vecumam, tie pakāpeniski kļūst par nabadzīgu dzīves telpu baktēriju attīstībai. Samazinoties piemērotām barības vielām, temperatūrai un citiem apstākļiem, baktēriju šūnas pāriet miera stāvoklī, un gaida nākošo veģetācijas sezonu (Choi u.c., 1999).

**Agregātus ar baktērijām veido arī cianobaktērija *Microcystis aeruginosa*.** *M. aeruginosa* ir visā pasaulē labi pazīstama cianobaktēriju suga, kas ūdenskrātuvēs izraisa masveida savairošanos, potenciāli bīstamu gan cilvēkam, gan dzīvniekiem. Tāpēc pasaulē tiek intensīvi pētīta *Microcystis aeruginosa* fizioloģija un ekoloģija, kā arī masveida savairošanās mehānismi (Paerl, 1988). Cianobaktērija *M. aeruginosa* ir bieži sastopama gan eitrofos ezeros un upēs, gan piekrastes iesāļos ūdeņos, sasniedzot kulmināciju vasarās un rudenī. Savairojoties masveidā *M. aeruginosa* izraisa virkni sociālas, ekonomiskas un ekoloģiskas problēmas, tai skaitā pasliktina ūdens kvalitāti, izraisa vides toksiskumu un samazina ūdenskrātuvju estētisko vērtību.



3. att. *Microcystis aeruginosa* vasaras masveida savairošanās laikā. 4. att. *Microcystis aeruginosa* kolonija.

Attīstības sākumā *Microcystis aeruginosa* ir pārstāvēta atsevišķu šūnu veidā, bet labvēlīgos apstākļos tās veido lielas (>100  $\mu\text{m}$ ) glotveida kolonijas (3., 4. att.), kuras ar laiku kolonizē baktērijas. Mikro vide, kas izveidojas baktēriju un *M. aeruginosa* šūnu agregātos, ir atšķirīga no apkārtējā ūdens. Šo koloniju fizikāli-ķīmisko sastāvu veido aļģes, heterotrofie mikroorganismi un to metabolisma produkti, un salīdzinājumā ar apkārtējo ūdeni, šeit ir labvēlīgi apstākļi baktēriju augšanai.

Ir konstatēts, ka ar *M. aeruginosa* agregātiem asociētām baktērijām, ir nozīmīga ietekme oglekļa apritē vasaras mēnešos tieši to daudzskaitlības un metaboliskās aktivitātes dēļ. Piemēram, Zviedrijā Vallentjunašjōn ezerā ir noteikts, ka ar *M. aeruginosa* asociētās baktērijas veidoja līdz 40% no kopējā baktēriju skaita un līdz 30% no baktēriju produkcijas. Bet citos pētījumos Zviedrijā Norrviken ezerā ar *M. aeruginosa* asociētās baktērijas sastādīja pat vairāk par 50% no visas ūdenī konstatētās bakteriālās produkcijas (Worm & Søndergaard, 1998; Bell u.c., 1983). Literatūrā ir konstatētas dažādas ar *M. aeruginosa* saistīto baktēriju funkcijas, tās ne tikai piedalās vielmaiņas procesos, bet arī

degradē aļģu izstrādātos toksīnus (Maruyama u.c., 2003) kā arī tām var būt algicīda ietekme, kas kavē un aptur *M. aeruginosa* masveida savairošanos (Manage u.c., 2001).

Asociētās baktērijas ir cieši saistītas ar *M. aeruginosa* kā galveno organiskā oglekļa producentu. Ģlotu agregātu iekšienē ir paaugstināts pH, kas ir labvēlīgs baktēriju attīstībai (Richardson & Stolzenbach, 1995). Savukārt, cianobaktēriju gāzes vakuolas, dod iespēju agregātiem celties ūdens kolonnā ar ātrumu līdz  $3,2 \text{ m d}^{-1}$ , kas nepieļauj to sedimentāciju un paaugstina barības vielu apmaiņu starp koloniju un apkārtesošo ūdeni (Thomas & Walsby, 1986). Veģetācijas laikā irniecīgi *M. aeruginosa* šūnu zudumi dabīgā ceļā, jo zooplanktonam izēšanu traucē koloniju lielie izmēri un šūnu potenciālais toksiskums (DeMott & Dhawale, 1995). Ir konstatēts, ka mezozooplanktons nepatērē arī ar *M. aeruginosa* asociētās baktērijas, jo tās atrodas *M. aeruginosa* ģlotās ir pasargātas no viēšūņiem ar kolonijas ģlotu apvalku (Jiirgens & Gude, 1994). *M. aeruginosa* no pelagiāles parasti pazūd tikai rudenos, kad zemā temperatūra inhibē aļģu peldspējas atgriešanos un viēšošanās sekmē kolonijas nogulsnejas sedimentos (Thomas & Walsby, 1986).

### **2.3 Izšķīdušo organisko un neorganisko vielu ietekme uz fitoplanktona attīstību**

Galvenie fitoplanktona pirmprodukciju noteicošie limitējošie elementi ir slāpekļis (N) un fosfors (P). Optimāla ir izšķīdušo neorganisko vielu slāpekļa (DIN) un fosfora (DIP) atrašanās attiecībā 16:1, kas ir Redfilda attiecība (Redfield, 1934). Zema DIN: DIP attiecība vidē norāda uz potenciālo slāpekļa limitāciju, bet augsta - uz fosfora limitāciju. Šī attiecība un biogēnu slodze ietekmē ekosistēmas stāvokli, fitoplanktona biomasu, sugu sastāvu un barības ķēdes dinamiku.

Pastiprināta biogēno vielu noplūde no lauksaimniecības zemēm, komunāliem un industriāliem notekūdeņiem un citām antropogēnām darbībām veicina Baltijas jūras eitrofikāciju, kā rezultātā izmainās fitoplanktona sugu sastāvs un pieaug pirmprodukcija. Fitoplanktona struktūru ietekmē arī pakāpeniskas reģiona klimata pārmaiņas. Viens no būtiskākajiem ietekmējošiem faktoriem ir izmaiņas barības vielu pieplūdes sezonālītātē: zemledus perioda pazušana un sniega segas perioda saīsināšanās uz sauszemes, kam seko pastiprināta upju notece ziemas sezonās, un pavasara noteces samazināšanās. Pie tam, prognozes liecina, ka upju notece Baltijas jūras sateces baseinā ziemas sezonā varētu pieaugt par 15%, kas palielinās biogēnu un izšķīdušās organiskās vielas transportu uz

piekrastes ekosistēmām (HELCOM, 2007). Arī Latvijā ir konstatēta būtiska saistība starp upju noteces režīma maiņu un klimata izmaiņām (Kļaviņš & Rodinovs, 2007).

Rīgas līcī maksimālās biogēno vielu koncentrācijas novērotas pagājusā gadsimte 60.-80-tos gados, kad vasaras fitoplanktona sastāvā dominēja kramaļģes (40-60% no kopējās biomasas). Dinoflagelātu, zaļalģu un cianobaktēriju biomasas bija ļoti zemas. Neorganiskā slāpekļa koncentrācijas vasaras mēnešos sasniedza 15-17  $\mu\text{M}$ , bet fosfora koncentrācijas 0,1-1,2  $\mu\text{M}$ , liecinot par ievērojamu slāpekļa pārsvaru un augstām DIN: DIP attiecībām (Балодэ & Томсоне, 1984). 90-to gadu sākumā notika ievērojamas izmaiņas biogēno vielu ieplūdē, jo sabruka lauksaimniecība un rūpniecība un krasi samazinājās biogēno vielu ieplūde, taču līdz ar to pieauga toksisko cianobaktēriju īpatsvars Rīgas līča fitoplanktonā.

Lai arī pēdējās desmitgadēs ir notikušas radikālas izmaiņas slāpekļa un fosforu slodzēs, tomēr silīcija koncentrācijas upju pienestajā ūdenī ir palikušas nemainīgas vai pat samazinājušās (Rahm u.c., 1996). Tāpēc ir atzīts, ka piekrastes ekosistēmās ir izveidojušies labvēlīgi apstākļi tādu fitoplanktona sugu attīstībai, kurām silīcijs ir nedaudz vai nemaz nav nepieciešams t.i., flagelātiem un cianobaktērijām (Schöllhorn & Granéli, 1996). No otras puses piekrastes augstā produktivitāte ir skaidrojama ar dzelzi saturošu humīnvielu klātbūtni, kuras tiek izskalotas no sauszemes (Gran, 1931). Tā kā piekrastes ūdeņi saņem lielu daudzumu sauszemes izcelsmes DOM (Bushaw-Newton & Moran, 1999), ir pieņemts, ka alohtonās izšķīdušās organiskās vielas veicina auksotrofo/foto-heterotrofo sugu attīstību (Paerl, 1988). Piemēram, lauku pētījumos ir apstiprinājies, ka piekrastes ūdeņu fitoplanktonam nozīmīgs slāpekļa avots ir urīnviela (Tamminen & Irmisch, 1996). Ir konstatēts, ka izšķīdušās brīvās aminoskābes ievērojami atbalsta fitoplanktona augšanu dabīgās sabiedrībās. Eksperimentāli, pievienojot dažādas organisko slāpekli saturošas barības vielas Rīgas līča ūdenim, ir novērota labvēlīga ietekme uz aļģu attīstību. Piemēram, urīnvielas pievienošana deva par 20% lielāku biomasas pieaugumu nekā amonija klātbūtnē, arī glicīna, hipoksantīna un putrescīna pievienojumi izraisīja būtisku biomasas pieaugumu (Maestrini u.c., 1999).

Pēdējos gadu desmitos fitoplanktona masveida savairošanās Baltijas jūrā izvērsās plašumā un ilgumā, un to galvenokārt izraisa cianobaktērijas (Kahru u.c., 1994; Wasmund u.c., 1998). Rīgas līča atklātā daļā fitoplanktona masveida savairošanos vasaras mēnešos izraisa galvenokārt slāpekli fiksējošās cianobaktērijas: *Aphanizomenon flos-aquae* un *Nodularia spumigena*, bet Rīgas līča piekrastē arī *Microcystis aeruginosa*, *Snovella lacustris*, *Anabaena spiroides* un *Anabaena flos-aquae* (Balode & Purina, 1996).

Šo sugu masveida attīstība līdz šim tika saistīta tikai ar neorganiskā slāpekļa un fosfora attiecības samazināšanos pēdējos gados, taču vēlākie pētījumi liecina, ka liela nozīme varētu būt arī izšķīdušo organisko vielu ietilpībai ūdenī (Balode M., 1999; Puriņa, 2008).

Cianobaktērija *Microcystis aeruginosa* pārsvarā attīstās saldūdeņos, tomēr to bieži novēro arī piekrastes ūdeņos (Kononen & Sellner, 1995). Papildus augstas *M. aeruginosa* biomasas jūras piekrastē nonāk ar upju ūdeņiem, kur tās var labi attīstīties, jo *M. aeruginosa* piemīt augsta tolerance pret sāļumu (Tonk u.c., 2007). Labvēlīgos apstākļos bieži tiek iniciēta *M. aeruginosa* masveida savairošanās Rīgas līča piekrastē, kas var turpināties no vēla jūnija līdz septembrim, tomēr tās izplatībai ir nevienmērīgs raksturs, ko nosaka temperatūra, straumes un vēja virziens (Balode & Purina, 1996; Seppälä & Balode, 1999).

*M. aeruginosa* pastiprināta izpēte ir saistīta ar potenciāli hepatotoksiskā heptapeptīda mikrocistīna atklāšanu, kas ir toksisks gan savvaļas zvēriem, gan mājdzīvniekiem, gan arī cilvēkam. Ir konstatēts, ka ar slāpekli (N) bagātie PSP toksīni tiek sintezēti ar N pārbagātā un ar fosforu nabadzīgā vidē (Granéli u.c., 1998). Hepatotoksīnu saturu *Microcystis* šūnās veicina arī vidējs līdz augsts apgaismojums, temperatūra no 18 līdz 25°C grādiem, vidējs līdz augsts pH un augsta dzelzs koncentrācija (Orr & Jones, 1998).

*M. aeruginosa* biomasa korelē ar augstām organisko vielu koncentrācijām. Paleniks u.c. (1988/1989) ir noteikuši, ka dažas fitoplanktona sugas var izmantot izšķīdušo organisko slāpekli (DON) sākotnēji neuzņemot to šūnā, bet ar šūnas virsmas aktīvo enzīmu palīdzību vispirms sadalīt to līdz amonija joniem. Eksperimentāli ir konstatēts, ka urīnvielas, glicīna, hipoksantīna, putrescīna un spermīna klātbūtnē tika panākts būtisks *M. aeruginosa* biomasas pieaugums (Maestrini et al., 1999). Tomēr paralēli fitoplanktonā spējai izmantot organisko vielu, pastāv arī otrs ne mazāk nozīmīgs veids kā notiek DON uzņemšana, - izmantojot mikroorganismu starpniecību, enzimatisku DON sadalīšanu un deaminēšanu līdz urīnvielai un amonijam (Berman u.c., 1999).

## **2.4 No konkurences pēc barības vielām līdz sadarbībai bakterioplanktona un fitoplanktona starpā**

Sadarbība bakterioplanktona un fitoplanktona starpā ir ļoti variabla laikā un telpā, un sniedzas no simbiozes līdz parazītismam. Baktērijām var būt gan labvēlīga, gan nelabvēlīga ietekme uz aļģu augšanu. Stimulējoša ietekme izpaužas, ja baktērijas producē aļģu attīstībai nepieciešamos vitamīnus un enzīmus (Haines & Guillard, 1974), kā arī ja



baktērijas sadala izšķīdušās organiskās vielas, atbrīvojot neorganiskās vielas, piemēram, viegli izmantojamus slāpekļa savienojumus nitrātus, nitrītus un amoniju (Chirac u.c., 1985). Nelabvēlīga ietekme izpaužas izdalot vidē aļģu augšanai antagoniskas vielas, izmainot vides pH un oksidēšanās-reducēšanās potenciālu (Parker & Bold, 1961), kā arī konkurences ceļā patērējot aļģu augšanu limitējošās barības vielas.

Baktērijas diezgan reti tiek minētas aprēķinos par fitoplanktona līdzsvarotu barības vielu uzņemšanu un sabalansētu šūnu ķīmiskā sastāva sasniegšanu, kaut gan to attīstību limitē vienas un tās pašas barības vielas. Daufresne un Loreau (2001) ir izvirzījuši hipotēzi, ka baktērijas var izraisīt “pārslēgšanos” aļģu šūnās no viena limitējošā elementa uz otru tieši tāpat, kā to dara zooplanktons (Elser u.c., 1988). Heterotrofie mikroorganismi, baktērijas, uzņemot šūnās vienas barības vielas un atkārtoti vidē izdalot citas, var izmainīt vides ķīmisko sastāvu, kas nosaka fitoplanktona augšanu, un tādejādi ietekmēt aļģu šūnu ķīmisko sastāvu. Tā kā baktēriju N:P attiecība ir zemāka, kā fitoplanktonam, tāpēc baktērijas salīdzinoši vairāk uzņem P pret vienu N vienību kā fitoplanktonam (Barnes & Hughes, 1999). Eksperimentos ar zaļajām *Scenedesmus obliquus* ir pierādīts, ka pie augstas N: P attiecības baktērijām piemīt augstāka konkurētspēja pēc fosfora. Fosfora limitējošos apstākļos baktērijas patērē nozīmīgu P daudzumu un būtiski samazina P zaļajās. Tomēr tai pašā laikā heterotrofās baktērijas pilnīgi neizkonkurē autotrofo *S. obliquus*, jo tās ir atkarīgas no organiskās vielas, kuru sintezē zaļajās (Danger u.c., 2007).

Fitoplanktons, atbalsta baktēriju attīstību izdalot vidē organisko vielu. Ir veikti daudzi pētījumi lai novērtētu baktēriju ieguldījumu aļģu ārpus-šūnas organiskā oglekļa (EOC) izdalījumu patērēšanā gan dabīgos ūdeņos (Bratbak & Thingstad, 1985; u.c.) gan arī laboratorijas sistēmās (Bell, 1983). Ir novērots, ka paaugstināta fitoplanktona organiskās vielas ekskrēcija notiek tad, kad vidē ir izsmeltas minerālo barības vielu rezerves. Ja aļģu izdalītie savienojumi ir ar zemu minerālo vielu saturu, tad baktērijām jaunas biomasas sintēzei papildus ir nepieciešama izšķīdušā neorganiskā fosfora un/vai slāpekļa savienojumu klātbūtne. Aļģu un to polimēro organisko izdalījumu klātbūtnē parasti ir paaugstināta baktēriju augšanas un hidrolītisko enzīmu aktivitāte (Bratbak & Thingstad, 1985).

Daudzus gadus uzskatīja, ka par organiskās vielas sadalīšanu un fitoplanktona attīstībai nepieciešamo viegli izmantojamo, vienkāršo neorganisko barības vielu atbrīvošanu, ir atbildīgas tikai baktērijas. Tikai salīdzinoši nesen tika atklāts, ka baktērijām pašām ir nepieciešams ļoti daudz fosfora un slāpekļa, salīdzinoši pat vairāk nekā fitoplanktonam, jo baktērijas satur daudz vairāk fosfora (P) un slāpekļa (N) uz vienu

oglekļa (C) atomu, nekā fotosintezējošās aļģes. Baktēriju šūnu C:N attiecība caurmērā ir <6:1 un N:P attiecība 9:1, savukārt fitoplanktona aļģēm C:N=6-10:1 un N:P=16:1, bet makroskopiskām aļģēm 10-60:1 (Barnes & Hughes; 1999, Goldman u. c., 1987). Izrādījās, ka baktērijas pašas ir ļoti nozīmīgas vienkāršo barības vielu patērētājas, ne tikai galvenās organiskās vielas mineralizētājas. Lai arī baktērijām ir nenoliedzama loma ķīmisko elementu transformēšanā no amonija līdz nitrātiem, tomēr šīs vielas vidē izdalās arī citu organismu vielmaiņas procesos. Tagad ir pieņemts, ka par barības vielu izdalīšanu vidē blakus baktērijām ir atbildīgi arī viēnsūņi un augēdāji dzīvnieki (Barnes & Hughes, 1999).

## 2.5 Rīgas līča un Pērnavas upes raksturojums

**Rīgas līcis** ir trešais lielākais līcis Baltijas jūrā. Tā kopējā platība ir aptuveni 16.330 km<sup>2</sup>, aizņemot 3,9% no kopējās Baltijas jūras teritorijas. (Bērziņš, 1995). Līča vidējais dziļums ir 26 m, dziļākā vieta ir Mērsraga mulda, 67 m. Tas ir relatīvi izolēts no atklātās Baltijas ar diviem jūras šaurumiem. Vidējais ūdens apmaiņas laiks ar Baltijas jūru ir 2-4 gadi. Sakarā ar ierobežotu ūdens apmaiņu un spēcīgu saldūdens ieplūdi, Rīgas līcim ir raksturīgs zems sāļums (2 līdz 7‰). Ikgadējā saldūdens pieplūde sastāda 7,3% no kopējā tilpuma (Bērziņš, 1995), ko dod trīs lielākās upes Daugava, Gauja un Lielupe dodot 80% no visas saldūdens pieplūdes, no kā Daugava viena pati ienes 65% (Pastors 1988, Andrushaitis u.c., 1995). Daugava un Lielupe kopā ienes 76% no ķīmiskā skābekļa patēriņa (813.998 t g<sup>-1</sup>), 74% (83.650 t g<sup>-1</sup>) no kopējā slāpekļa pienesuma, kā arī 77% (1.880 t g<sup>-1</sup>) no kopējā ikgadējā fosfora pienesuma (Kļaviņš u.c., 2002; Laznik u.c., 1999). Vienkāršie, viegli izmantojamie slāpekļa (NH<sub>4</sub>, NO<sub>2</sub> un NO<sub>3</sub>) un fosfora (PO<sub>4</sub>) savienojumi ir nozīmīgas upju ienestā slāpekļa un fosfora sastāvdaļas (55 un 74% sekojoši) (Laznik u.c., 1999). Tomēr ir konstatēts, ka arī izšķīdušā organiskā slāpekļa (DON) koncentrācija upju ūdeņos ir augsta, vidēji Daugavā sastāda 65-70% no kopējo izšķīdušo vielu slāpekļa (DN) koncentrācijas (Jørgensen u.c., 1999; Stepanauskas u.c., 2002). Tomēr jāatzīmē, ka DON koncentrācija ir ļoti variabla laikā, ziemā tā ir mazāka, bet vasarās pieaug. Ir konstatēts, ka izšķīdušo organisko vielu oglekļa sastāvā esošo humīnvielu koncentrācija Daugavā variē no 8,5-23,6 mg L<sup>-1</sup> (Kļaviņš, 1993). Upju noteces iespaidā Rīgas līča dienviddaļa atšķiras no ziemeļdaļas ar augstākām izšķīdušo organisko vielu oglekļa, slāpekļa un fosfora koncentrācijām. Pēc Ullas Li Zweifeles pētījumiem, izšķīdušā organiskā oglekļa (DOC) koncentrācija līča dienviddaļā sastāda 600 - 1230 μM, bet ziemeļdaļā nepārsniedz 490 μM (Zweifel, 1999).

**Pērnavas upe** ir 44 km gara, sateces baseina teritorija aizņem 6.920 km<sup>2</sup>, vidējais caurplūdums 64.4 m<sup>3</sup>s<sup>-1</sup>. Lielāko Pērnavas upes sateces baseina teritoriju aizņem meži, purvi un mitrāji, dabīgās pļavas un ezeri, - 43,9%, 21,9%, 7%, 0,3%. Tikai 26,9% tiek izmantoti lauksaimniecībā vai ir kāds cits lietošanas mērķis (Anonīms, 1999). Rīgas līcis ar Pērnavas upes ūdeņiem vidēji saņem 3.300 t N (3%) un 30 t P (1,5%) (Laznik u.c., 1999). Kopējais izšķīdušās organiskās vielas saturs Pērnavas upes sateces baseinā noteikts izmantojot ķīmisko skābekļa patēriņu, kas mainās no 16-57 mg L<sup>-1</sup>, un vidēji 90% paraugu pārsniedz 30 mg L<sup>-1</sup>, pateicoties augstajai humīnvielu koncentrācijai ūdenī (Anonīms, 2003; 2006).

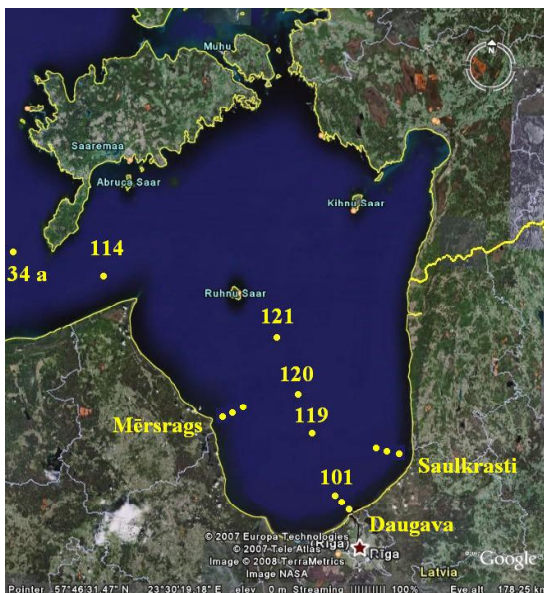
**DOM bioloģiskās izmantojamības pētījumiem tika izvēlēta Pērnavas upe, jo tās sateces baseina teritorija nav pārapdzīvota un netiek intensīvi izmantota lauksaimniecībā, kā arī Pērnavas upē ir konstatēts paaugstināts organiskā slāpekļa saturs (Laznik u.c., 1999), kas norāda uz augstu humīnvielu koncentrāciju.**

### 3 MATERIĀLS UN METODES

Materiāla ievākšanu ekspedīciju laikā, kā arī hidroķīmijas un hidrobioloģijas analīzes veica Latvijas Hidroekoloģijas institūta, Igaunijas Jūras institūta un Francijas Jūras ekoloģijas un akvakultūras pētniecības centra (CREMA-FR) kvalificēti speciālisti, viņu vidū arī disertācijas autore. Paraugu ņemšana, priekšapstrāde un analīzes tika veiktas saskaņā ar HELCOM ieteiktām metodēm.

#### 3.1 Paraugu ievākšana

Rīgas līča sezonālie pētījumi tika veikti laika periodā no 1997. gada līdz 2000. gadam pavasara, vasaras un rudens sezonās. Pētījumiem tika izvēlēti trīs griezumi piekrastes zonā, iepretim Saulkrastiem, Daugavas grīvai un Mērsragam uz 10 m, 20 m un 30 m dziļuma izobātām, no sekojošiem horizontiem: 0 m, 2,5 m, 5 m, 10 m, 20 m, 30 m (5. att.). Rīgas līča atklātajā daļā tika izvēlētas stacijas Nr. 119., 120. un 121. (5. att.). Iepriekšminētās stacijās tika ievākti hidroķīmijas, bakterioplanktona un fitoplanktona paraugi izmantojot Niskina tipa batometru sekojošos horizontos: 0 m, 2,5 m, 5 m, 10 m, 20 m, 30 m, 40 m. Ekspedīcijās tika izmantots zinātniski pētnieciskais kuģis “Antonija”.



5. att. Paraugu ievākšanas vietas Rīgas līcī.

**Izšķīdušās neorganiskās un organiskās vielas izmantojamība** pētīta pavasara fitoplanktona maksimālās savairošanās laikā (no 6. līdz 10. maijam), pārejas posmā no pavasara uz vasaru (no 7. līdz 11. jūnijam) un vasaras fitoplanktona masveida savairošanās laikā (no 6. līdz 10. jūlijam). Pētījumi notika virzienā no Daugavas upes ietekas uz Irbes šaurumu stacijās Nr. 101., 119., 121., 114. un 34 a (5. att.) izmantojot velkoni „Arno”. Hidroķīmijas, bakterioplanktona un fitoplanktona paraugi tika ievākti izmantojot Niskina tipa batometru ūdens virsmas slānī (0-1 m), virsējā slānī (1m – termoklīns), termoklīnā un dziļākajā slānī (no termoklīna līdz piegrunts slānim). Šo izvēlēto slāņu dziļums tika noteikts pēc sāļuma un temperatūras vertikālajiem profiliem, skat. 1. tab.

1 . tabula

**Izvēlēto slāņu dziļums paraugu ievākšanas vietās 1999. gadā.**

	Virsmā			Virsējais slānis			Termoklīns			Dziļais slānis		
	Maijs	Jūnijs	Jūlijs	Maijs	Jūnijs	Jūlijs	Maijs	Jūnijs	Jūlijs	Maijs	Jūnijs	Jūlijs
101	0-2	0-2	0-1	3-9	2-8	1-13	9-10	9-13	14-15	11-19	14-19	16-20
119	0-1	0-1	0-1	1-6	1-7	1-12	7-18	8-15	13-20	19-40	16-40	21-39
121	0-1	0-1	0-1	1-20	1-10	1-16	21-26	11-15	17-24	27-52	16-52	25-51
114	0-1	0-1	0-1	1-13	1-8	1-4	14-18	9-12	5-12	13-29	13-29	13-29
34a	0-1	0-1	0-1	1-6	1-15	1-20	6-7	16-24	21-30	25-50	25-50	31-49

**Eksperimentāliem darbiem** ūdens ar Rīgas līča atklātās daļas bakterioplanktona un fitoplanktona sabiedrībām tika ievākts izmantojot velkoni „Arno” pārejas posmā no pavasara uz vasaru (no 7. līdz 11. jūnijam) un vasaras fitoplanktona masveida savairošanās laikā (no 6. līdz 10. jūlijam) ar Niskina tipa batometru. Cianobaktērijas *Microcystis aeruginosa* kultūra un ar tām asociētās heterotrofās baktērijas tika izolētas no Rīgas līča piekrastes. Izšķīdušās organiskās vielas tika ekstrahētas no Pērnavas upes.

## 3.2 Vispārējās mērījumu metodes

### 3.2.1 Bakterioplanktona pētījumu metodes

**Baktēriju kopējā skaits (TBN)** noteikšanai ūdens paraugi tika fiksēti ar filtrētu formalīnu (filtra poru  $\varnothing$  0,2  $\mu\text{m}$ ), līdz 2,5 % gala koncentrācijai. 5 ml no fiksētā ūdens paraugiem tika filtrēti uz Millipor polikarbonāta filtriem (poru  $\varnothing$  0,2  $\mu\text{m}$ ) un krāsoti ar DAPI (4',6-diamidino-2-phenylindole), līdz 0,1 mg ml<sup>-1</sup> gala koncentrācijai. Baktērijas tika skaitītas ar Leitz Dialux mikroskopu, izmantojot UV gaismu (Hobbie u.c., 1977, Porter & Freig, 1980). Katrā ūdens paraugā tika izskaitīti 20 lauki un vidēji vismaz 500 šūnas.

**Baktēriju biomasa (BB)** tika noteikta izmērot vismaz 50 baktēriju šūnu tilpumu visās Rīgas līča stacijās un katrā atsevišķā eksperimenta sērijā. Baktēriju šūnu tilpums tika pārrēķināts oglekļa vienībās izmantojot 0,35 pgC mm<sup>-3</sup> oglekļa saturu šūnās (Bjørnsen, 1986).

**Saprotito baktēriju skaits (SBN)** tika noteikts baktērijas audzējot pie 22°C (SBN, 22°C), izmantojot "dziļā slāņa" inkubēšanas metodi zivju peptona agarizētā vidē (Романенко un Кузнецов, 1974). Katrs paraugs tika inkubēts trīs atkārtojumos.

**Baktēriju šūnu produkcija (BP)** tika mērīta izmantojot radioaktīvo timidīna metodi (Furman & Azam, 1980), pēc Smith un Azam (1992) modifikācijas. 1 ml apakšparaugi tika inkubēti 1 h atbilstošā vides temperatūrā kopā ar 20 nM radioaktīvo timidīnu. Timidīna uzņemšana šūnās tika pārrēķināta jaunu šūnu skaitā lietojot konversācijas faktoru  $1,8 \times 10^{18}$  producēto šūnu uz 1 M inkorporētā [<sup>3</sup>H] timidīna.

**Baktēriju biomasas produkcija (BBP)** aprēķināta izmantojot, konversācijas faktoru 0,35 pgC mm<sup>-3</sup> (Bjørnsen, 1986).

### 3.2.2 Fitoplanktona pētījumu metodes

Fitoplanktona *in vivo* fluorescence tika mērīta ar 10 AU Turner fluorimeteru (Brand u.c., 1981).

**Hlorofils a** tika noteikts pēc Jespersena un Kristofersena metodes (Jespersen & Christofersen, 1987).

**Fitoplanktona organismu skaits un struktūra** noteikts paraugos, kas fiksēti ar etiķskābo Lugola šķīdumu, kas izgulsnē aļģu šūnas, un skaitīts ar invertēto mikroskopu Leica pēc Utermola metodes (Uthermöl, 1958). Paraugi iepildīti 25 ml sedimentācijas kamerās un nostādināti 24 stundas. Kopumā katrā paraugā tika skaitītas vismaz 400 šūnas, tā lai no katras dominējošās sugas tiktu saskaitītas vismaz 50 šūnas. Tilpums mērīts 20 šūnām no katras sugas. Šūnu biomasas aprēķiniem šūnas pielīdzinātas ģeometriskām figūrām saskaņā ar BMB (Edler, 1979) rekomendācijām.

***Microcystis aeruginosa* skaita** noteikšanai 5ml paraugi tika fiksēti ar etiķskābo Lugola šķīdumu un skaitīti Neubauer kamerā, lietojot invertēto mikroskopu Leica (Uthermöl, 1958).

### 3.2.3 Izšķīdušās neorganiskās vielas analīzes

**Amonija un fosfātu koncentrācijas** tika noteiktas pēc Koroleff (1976) un Murphy & Riley (1962) metodēm. **Nitrāti** un **nitrīti** tika analizēti ar Skalar automātisko analizatoru, izmantojot standarta protokolus, kas paredzēti jūras ūdeņu mērījumiem (Valderrama, 1995). **Kopējā izšķīdušā slāpekļa (DN)** un **kopējā izšķīdušā fosfora (DP)** koncentrācijas tika noteiktas pēc paraugu apstrādes ar persulfātu pie 120°C (Pujo-Pay & Raimbault, 1994) procedūru turpinot tāpat kā nitrātiem un fosfātiem (skat. iepriekš).

**Izšķīdušā organiskā slāpekļa (DON)** koncentrācija tika aprēķināta no kopējā izšķīdušā slāpekļa (DN) koncentrācijas atņemot izšķīdušo neorganisko slāpekli ( $DIN = NO_3^- + NO_2^- + NH_4^+$ ); **izšķīdušā organiskā fosfora (DOP)** koncentrācija tika aprēķināta no kopējā izšķīdušā fosfora koncentrācijas atņemot fosfātus.

### 3.2.4 Daļiņveida organiskās vielas analīzes

**Daļiņveida organisko vielu oglekļa (POC)** un **daļiņveida organisko vielu slāpekļa (PON)** analīzes tika veiktas paraugu ūdeni nofiltrējot caur izkarsētiem un dekarbonētiem (izturēti HCL tvaikos) Whatman GF/F filtriem. Paraugus analizēja CHN analizatorā Carlo Erba 1500. **Daļiņveida organisko vielu fosfora (POP)** noteikšanai paraugi tika ievākti tāpat, kā POC un PON noteikšanai. POP koncentrācija tika noteikta

pēc sadalīšanas ar persulfātu pie 120°C, analīžu protokolu turpinot līdzīgi kā  $\text{PO}_4^{3-}$  koncentrācijas noteikšanai (Pujo-Pay & Raimbault, 1994).

### 3.3 Eksperimentu metodika

#### 3.3.1 Cianobaktēriju *Microcystis aeruginosa* un asociēto baktēriju inokulātu sagatavošana

*Microcystis aeruginosa* Kützing kultūra MAGR-2 un asociētās heterotrofās baktērijas tika izolētas no Rīgas līča piekrastes 2000. gada vasarā. Cianobaktērijas mātes kultūra tika uzturēta F vidē pēc Guillard & Ryther (1962), DIN: DIP attiecība vidē tika piemērota Redfilda attiecībai 16 (Redfield, 1934). Kultivēšanas videi dzelzs tika pievienots Fe-EDTA formā.

*M. aeruginosa* inokulāta sagatavošana. Eksperimentiem paredzētā *M. aeruginosa* kultūra sākotnēji tika atbrīvota no barības vielām aļģes vairākkārtīgi skalojot sterilā jūras ūdenī un atkārtoti saudzīgi centrifugējot. Nogulsnējušās aļģu šūnas tika resuspendētas un atstātas uz 24 h jūras ūdenī. Tad skalošana un centrifugēšana tika atkārtota.

**Baktēriju inokulāta** sagatavošanai daļa no *M. aeruginosa* kultūras tika saudzīgi nocentrifugēta. Lai atbrīvotu cianobaktērijas no heterotrofajām baktērijām, centrifugāta virsējais šķidrums, tika atdalīts no aļģu suspensijas filtrējot caur membrānu filtru ar poru  $\varnothing$  2  $\mu\text{m}$  (Nucleopore). Luminiscences mikroskopā, pārbaudot baktēriju inokulātu, netika novērotas ne autofluorescējošas aļģu šūnas ne baktēriju izēdāji flagelāti.

#### 3.3.2 Izšķīdušās organiskās vielas (DOM) ekstrakcija

Izšķīdušās organiskās vielas (DOM) tika ekstrahētas no Pērnavas upes. Vispirms upes ūdens tika filtrēts caur Opticap filtriem (Millipore) ar poru  $\varnothing$  1,2  $\mu\text{m}$  un 0,2  $\mu\text{m}$ . Pēc tam DOM tika koncentrētas ar tangenciālās plūsmas ultrafiltrēšanas iekārtu Prep/scale<sup>TM</sup> TFF 6 ft2 Millipore kārtidžu (Benner u.c., 1997). Eksperimentā tika izmantota DOM frakcija, kuras  $M > 10^3$  daltoni [Da].



### 3.3.3 Eksperiments - Cianobaktēriju *M. aeruginosa* un asociēto heterotrofo baktēriju loma DOM biodegradēšanā

Attīrītā *M. aeruginosa* kultūra kopā ar asociētājām baktērijām tika audzēta filtrējot-sterilizētā (0,22 µm) jūras ūdenī 5L polikarbonāta pudelēs. *M. aeruginosa* tika inokulēta divās eksperimenta sērijās: Kontrolē un AB+DOM. Sākotnējā aļģu šūnu koncentrācija bija  $0,15 \pm 0,04 \times 10^6$  šL<sup>-1</sup>, bet asociēto baktēriju koncentrācija  $0,44 \pm 0,09 \times 10^9$  šL<sup>-1</sup>. Iegūtais baktēriju filtrāts, kas saturēja  $0,4 \times 10^9$  baktēriju L<sup>-1</sup>, tika izmantots kā inokulāts sērijai B+DOM. Izejas heterotrofo baktēriju koncentrācija šajā sērijā bija  $0,11 \pm 0,02 \times 10^9$  šL<sup>-1</sup>.

Eksperimentam tika izmantotas sekojošas sērijās:

- |     |  |                 |
|-----|--|-----------------|
| (1) | <i>Microcystis aeruginosa</i> + asociētām baktērijām       | <b>Kontrolē</b> |
| (2) | <i>Microcystis aeruginosa</i> + asociētās baktērijas + DOM | <b>AB+DOM</b>   |
| (3) | asociētās baktērijas + DOM                                 | <b>B+DOM.</b>   |

**Izšķīdušo organisko vielu pievienojumi.** No Pērnavas upes ekstrahētā DOM tika pievienota sērijām AB+DOM un B+DOM. DOM pievienošana ilga 6 dienas, sasniedzot kopējo pievienotā DON koncentrāciju 20 µM (dabīga *in situ* koncentrācija Rīgas līča piekrastes ūdeņiem vasarās reģionā, no kura *M. aeruginosa* tika izolēta).

**Mērījumi.** Paraugošanas dienas tika izvēlētas sekojot *M. aeruginosa* augšanas līknei, lai ietvertu eksponenciālo, stacionāro un norieta fāzi. Baktēriju skaits, baktēriju produkcija, kā arī biogēnu, izšķīdušo organisko vielu un daļiņveida organisko vielu koncentrācijas tika noteiktas eksperimenta sākumā (0. diena), eksponenciālās augšanas fāzē (6., 7., diena) un stacionārās augšanas fāzē (9., 12., 15. diena). Baktēriju analīzēm papildus paraugi tika ievākti arī 3. dienā. *In vivo* fluorescence, *M. aeruginosa* šūnu skaits un hlorofila *a* koncentrācija tika mērīta katru dienu.

**Eksperimenta apstākļi.** Eksperiments notika 18±1°C temperatūrā. Kontrolē un AB+DOM tika inkubēta ar gaismas: tumsas periodu 16h: 8h, apgaismojums 53 µmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>. Lai novērstu autotrofo organismu parādīšanos sērijā B+DOM tika inkubēta tumsā. Eksperiments ilga 15 dienas, tomēr tā kā pēc 12. dienas sērijā B+DOM attīstījās

heterotrofie flagelāti, tāpēc barības vielu patēriņš un biogēnu producēšana ir aprēķināti līdz 12. dienai. Katra eksperimenta sērija tika inkubēta trīs atkārtojumos.

### 3.3.4 Eksperiments - Rīgas līča atklātās daļas bakterioplanktona un fitoplanktona attīstība DOM klātbūtnē

Mezokosma eksperimentiem paredzētais ūdens tika ievākts no Rīgas līča 34a stacijas. No eksperimentam paredzētā ūdens bakterioplanktona un fitoplanktona sabiedrībām tika atdalīts zooplanktons izmantojot 150  $\mu\text{m}$  sietu. Pēc tam ūdens no četriem ievāktiem horizontiem tika sajaukts 20L polikarbonāta pudelēs, kuras izvietoja atklātos ūdensbaseinos ar pastāvīgu, vienmērīgu temperatūru un dabīgu apgaismojumu, ko nodrošināja nepārtraukta caurtece no Pērnavas upes. Bakterioplanktons sērijai B+DOM tika iegūts jūras ūdeni filtrējot caur Millipor filtru, poru  $\varnothing$  2  $\mu\text{m}$ , fitoplanktona attīstība tika ierobežota šo sēriju inkubējot tumsā.

Izšķīdušās organiskās vielas (DOM) ietekme tika pētīta sekojošās eksperimenta sērijās trīs atkārtojumos:

- |     |   |                 |
|-----|---|-----------------|
| (1) | fitoplanktons + bakterioplanktons       | <b>Kontrole</b> |
| (2) | fitoplanktons + bakterioplanktons + DOM | <b>AB+DOM</b>   |
| (3) | bakterioplanktons + DOM                 | <b>B+DOM.</b>   |

Eksperiments ilga 11 dienas jūnijā un 10 dienas augustā. Eksperimenta garums tika noteikts pēc fitoplanktona fizioloģiskā stāvokļa, sekojot līdz *in vivo* fluorescencei. Fluorescences intensitāte ļāva noteikt fitoplanktona atrašanos eksponenciālajā un stacionārajā augšanas fāzē, kā arī norietu.

**Izšķīdušo organisko vielu pievienojumi** tika pievienoti eksperimenta sērijām AB+DOM un B+DOM tā, lai pievienotā DOM slāpekļa koncentrācija atbilstu vasaras *in situ* koncentrācijai Rīgas līcī, DON - 25  $\mu\text{M}$ ; (2. tab.). Pievienotā DOM izšķīdušā organiskā slāpekļa un fosfora attiecība DON:DOP=136.

**Mezokosma eksperimenta sērijas un pievienoto barības vielu koncentrācijas.**

Sērija	Barības viela	$\mu\text{M}$
<b>Kontrole</b>	-	-
<b>AB+ DOM</b>	DON	21,7
	DOP	0,16
<b>B+DOM</b>	DON	21,7
	DOP	0,16

**Mērījumi.** *In vivo* fluorescence un hlorofils *a* tika mērīti katru dienu no 1-ās līdz 10/11-tajai dienai. Bakterioplanktona, fitoplanktona, biogēnu, izšķīdušās organiskās vielas un daļiņveida organiskās vielas analīzes tika veiktas eksperimenta sākumā (1. dienā), eksponenciālās augšanas fāzes laikā (4. dienā), stacionārās augšanas fāzes sākumā (7. dienā) un eksperimenta beigās (10. vai 11. dienā).

### 3.3.5 Eksperiments - DOM ietekme uz *Microcystis aeruginosa* attīstību pie dažādām DIN: DIP attiecībām

Attīrītā *M. aeruginosa* kultūra tika inokulēta filtrējot-sterilizētā (0,22  $\mu\text{m}$ ) jūras ūdenī 5L polikarbonāta pudelēs. Sākotnējā aļģu koncentrācija bija  $0,17 \pm 0,2 \times 10^6$  šL<sup>-1</sup>. Eksperimenta laikā kultūras tika inkubētas pie  $18 \pm 1^\circ\text{C}$ , ar gaismas: tumsas periodu 16 h: 8 h, pie apgaismojuma  $53 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Katra eksperimenta sērija tika inkubēta trīs atkārtojumos.

**Barības vielu pievienojumi.** Kā kontroles tika izmantotas divas sērijas ar *M. aeruginosa* kultūru ar un bez DOM pievienojumiem - Kontrole, +DOM. Barības vielas  $\text{NaNO}_3$ ,  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  un DOM tika pievienotas sešas pirmās eksperimenta dienas tā, lai vidē radītu fosfora limitējošus apstākļus - DIN:DIP=100; (DIN:DIP=100)+DOM, DIN: DIP sabalansētu stāvokli - DIN:DIP=16; (DIN:DIP=16)+DOM un slāpekļa limitāciju - DIN:DIP=3; (DIN:DIP=3)+DOM (tab. 3).

**Eksperimenta sērijas un pievienoto izšķīdušo organisko un neorganisko vielu koncentrācijas.**

Sērija	Barības viela	μM
<b>Kontrole</b>	-	-
<b>+ DOM</b>	DON	23,1
	DOP	0,18
<b>DIN:DIP=100</b>	NO <sub>3</sub>	66,4
	PO <sub>4</sub>	0,66
<b>(DIN:DIP=100)+DOM</b>	NO <sub>3</sub>	66,4
	PO <sub>4</sub>	0,66
	DON	23,1
	DOP	0,18
<b>DIN:DIP=16</b>	NO <sub>3</sub>	66,4
	PO <sub>4</sub>	4,16
<b>(DIN:DIP=16)+DOM</b>	NO <sub>3</sub>	66,4
	PO <sub>4</sub>	4,16
	DON	23,1
	DOP	0,18
<b>DIN:DIP=3</b>	NO <sub>3</sub>	12,5
	PO <sub>4</sub>	4,16
<b>(DIN:DIP=3)+DOM</b>	NO <sub>3</sub>	12,8
	PO <sub>4</sub>	4,16
	DON	23,1
	DOP	0,18

**Mērijumi.** Eksperiments ilga 20 dienas. *M. aeruginosa* šūnu skaits, hlorofila *a* koncentrācija un *in vivo* fluorescence tika mērīta katru eksperimenta dienu. Biogēnu, izšķīdušās organiskās vielas un daļiņveida organiskās vielas analīzes tika veiktas eksperimenta sākumā, eksponenciālās augšanas fāzē (7. un 9. dienā) kā arī stacionārās augšanas fāzes laikā (12. un 15. dienā).

No Pērnavas upes ekstrahētais un eksperimentā izmantotais DOM koncentrāts saturēja 639  $\mu\text{M}$  DON un 5  $\mu\text{M}$  DOP, attiecīgi DON: DOP=128. Papildus organiskajām vielām DOM ekstrakts saturēja arī 49  $\mu\text{M}$   $\text{NO}_3^-$  un 3,37  $\mu\text{M}$   $\text{PO}_4^{3-}$ .

### **3.4 Rezultātu statistiskā apstrāde**

Datu atbilstība normālajam sadalījumam pārbaudīta ar Kologorova-Smirnova testu. Rezultātu statistiskai apstrādei, lai noteiktu atšķirību būtiskumu bakterioplanktona un fitoplanktona attīstībā, kā arī barības vielu patēriņā dažādās eksperimenta sērijās, tika izmantota dispersiju analīze ANOVA, Statistiski nozīmīgās atšķirības starp eksperimenta sērijām tika apzīmētas ar  $p < 0,05$ . Lineārās sakarības ciešums raksturots ar K. Pīrsona korelācijas koeficientu.

## 4 REZULTĀTI

### 4.1 Rīgas līča hidroloģiskais un hidroķīmiskais raksturojums

#### Fizikāli-ķīmiskais raksturojums

**Pavasari** (05.05.-11.05.), Rīgas līča dienviddaļas stacijās novērots zems sāļums (1,6‰), norādot uz spēcīgu saldūdens pieplūdi no upēm. Virzienā no Daugavas grīvas uz Rīgas līča atklāto daļu vērojams būtisks sāļuma pieaugums līdz 6,6‰. Temperatūra Rīgas līcī noteikta no 0,9 līdz 5,6 °C (vidēji 4,4 °C). Izteikts sāļuma un temperatūras gradients ūdens vertikālajā profilā tika konstatēts tikai līča dienviddaļas piekrastes stacijās (6. att.), bet līča centrālās daļas stacijās (St. 121) un Irbes šaurumā (St. 34a) temperatūras, sāļuma, blīvuma un hlorofila *a* koncentrāciju sadalījums bija raksturīgs ziemas sezonai, t.i. bija vienmērīgi sadalīts visā ūdens stabā.

**Vasaras sākumā** (06.06.-11.06.) visās stacijās bija izveidojusies līcim raksturīgā termiskā stratifikācija. Virsmas slānis bija iesilis līdz 11,1 - 14,4 °C, bet dziļākajos slāņos temperatūra saglabājās zema, no 2,1 līdz 6,5 °C. Visizteiktākais temperatūras gradients konstatēts līča dienvidu daļā iepretī Daugavas grīvai (St. 101, 6. att.).

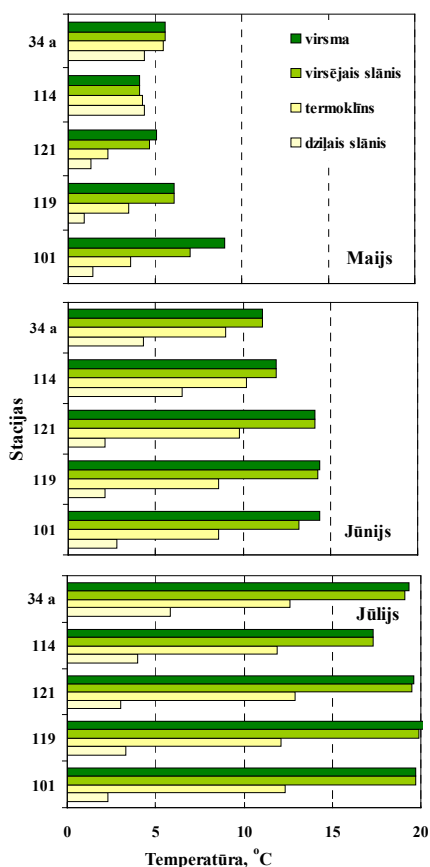
**Vasaras vidū** (26.07.-30.07.), ūdens stratifikācija bija kļuvusi izteiktāka. Virsējais slānis ir iesilis līdz 20,2 °C, bet dziļajā slānī temperatūra saglabājās zema, no 2,3 līdz 5,8 °C.

Iepretim Daugavas ietekai tika novērota pakāpeniska temperatūras samazināšanās no 19,7°C virsmas un virsējā slānī līdz 2,3°C, dziļajā slānī, savukārt sāļums pieauga no 0,89‰ virskārtā līdz 5,44‰ piegruntī.

Līča centrālās daļas stacijās ūdens virskārta līdz 8-10 m dziļumam bija iesilusi līdz 19°C. Dziļāk temperatūra pakāpeniski samazinājās par 1-0,9°C m<sup>-1</sup> līdz 5°C 21-28 m dziļumam. Līdz 42 m horizontam temperatūra samazinājās līdz 3,5°C.

Sāļums līča centrālās daļas stacijās tika konstatēts no 5,44‰ virsmas slānī līdz 6,23‰ dziļākajā slānī.

6. att. Temperatūras sadalījums (°C), Rīgas līča virsmā, virsējā slānī, termoklīnā un dziļākajā slānī virzienā no Daugavas grīvas (St. 101) uz Irbes šaurumu (St. 34 a), 1999. gads.



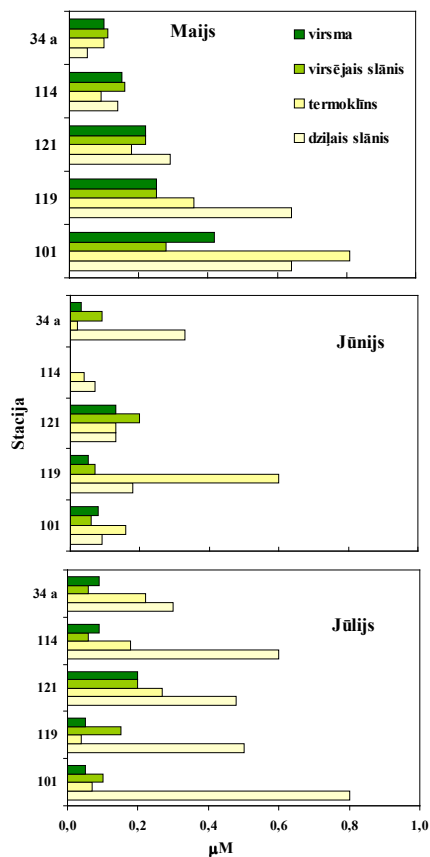
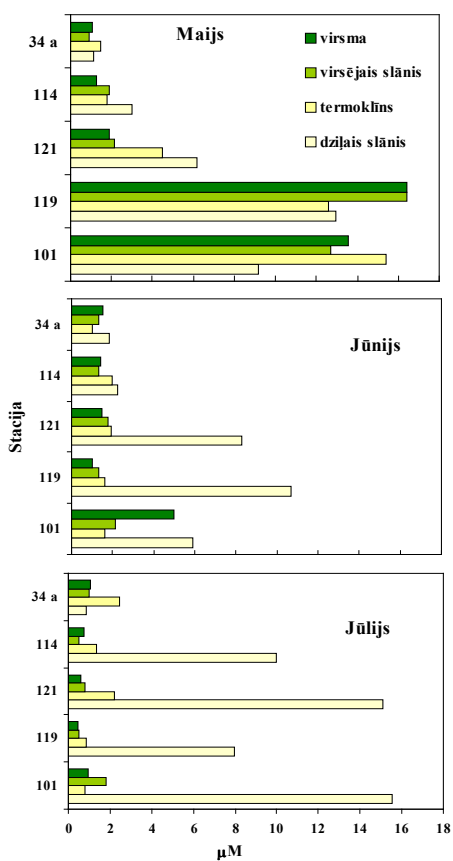
**Rudenī**, (1.10.-10.10.), visā Rīgas līcī ūdens bija vienmērīgi sajaukts līdz 30 m dziļumam, kas noteica temperatūras vienmērīgu sadalījumu ūdens vertikālajā profilā, tā mainījās no 10,6 līdz 12,0°C. Ūdens līdz sedimentam nebija viendabīgi sajaukts tikai līča centrālajā daļā (St. 120.) kur 41 m dziļumā tika konstatēti 4,9°C, paaugstinātas nitrātu un fosfātu koncentrācijas. Vienmērīgajam temperatūras sadalījumam sekoja arī viendabīga sāļuma koncentrācija, kas mainījās no 4,4 līdz 5,6‰. Neliela saldūdens ietekme tika novērota tikai līča dienviddaļas stacijās, kas atrodas iepretī Daugavas grīvai un arī šeit tikai virsējos ūdens horizontos.

### Biogēnu sadalījums Rīgas līcī

**Pavasari** (05.05.-11.05.), Rīgas līcī tika konstatētas augstas biogēnu koncentrācijas, kas raksturīgas pavasarim (DIN 6,8±6; DIP 0,3±0,2 μM). Līča dienviddaļas virsmas slānī konstatēts izšķīdušo neorganisko vielu slāpekļa (DIN) maksimums, 16,4 μM (St. 119), kas samazinās līdz 1,6 μM līča atklātajā daļā (St. 34a),

bet izšķīdušo neorganisko vielu fosfora (DIP) koncentrācija samazinājās no 0,4  $\mu\text{M}$  (St. 101) līdz 0,1  $\mu\text{M}$  (St. 34a, skat. 7. un 8. att.).

**Vasarā**, no jūnija sākuma (06.06.-11.06.) līdz jūlija beigām (26.07-30.07.) biogēni bija patērēti līča virsmas slānī (DIN 0,8 $\pm$ 0,2; DIP 0,10 $\pm$ 0,06  $\mu\text{M}$ ), kā arī virsējā slānī un termoklīnā (DIN 1,4 $\pm$ 0,6; DIP 0,12 $\pm$ 0,6  $\mu\text{M}$ ). Zem termoklīna biogēnu koncentrācijas saglabājās augstas (līdz 15,5  $\mu\text{M}$  DIN un 0,8  $\mu\text{M}$  DIP).

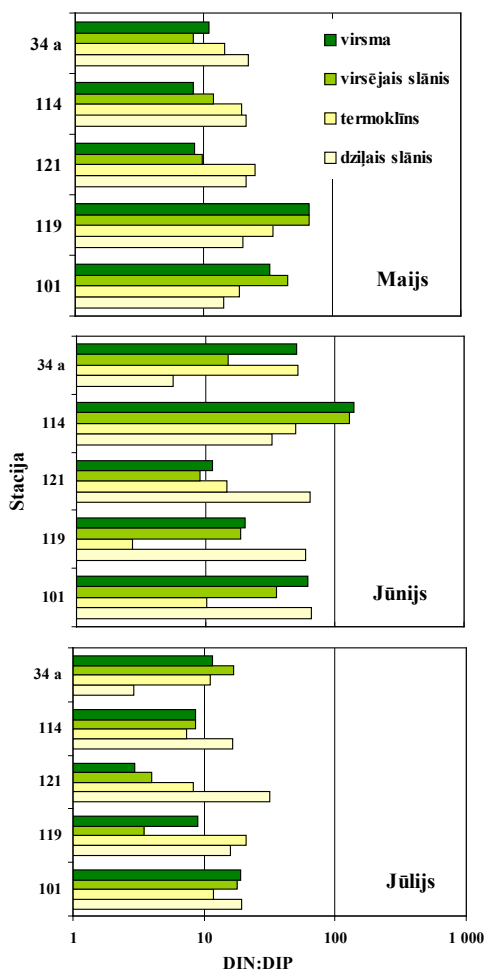


7. att. Izšķīdušo neorganisko vielu slāpekļa (DIN) koncentrācijas ( $\mu\text{M}$ ) Rīgas līča virskārtā, virsējā slānī, termoklīnā un dziļākajā slānī virzienā no Daugavas grīvas (St. 101) uz Irbes šaurumu (St. 34 a), 1999. gads.

8. att. Izšķīdušo neorganisko vielu fosfora (DIP) koncentrācijas ( $\mu\text{M}$ ) Rīgas līča virskārtā, virsējā slānī, termoklīnā un dziļākajā slānī virzienā no Daugavas grīvas (St. 101) uz Irbes šaurumu (St. 34 a), 1999. gads.



**Rudenī** (1.10.-10.10.), vēju un zemās temperatūras dēļ ūdens stratifikācija līcī izzuda un biogēni vienmērīgi tika izkliedēti visā ūdens kolonnā (DIN  $4,6 \pm 2,3 \mu\text{M}$ ; DIP  $0,5 \pm 0,3 \mu\text{M}$ ). DIN koncentrācijas līča austrumu piekrastē, iepretī Saulkrastiem, sasniedza  $6,13 \mu\text{M}$ , bet rietumu piekrastē, iepretī Mērsragam, kur nav izteiktas saldūdens ieplūdes, DIN koncentrācijas palika zemas, vidēji  $1,8 \mu\text{M}$ . Līdzīgas tendences rudenī parādīja arī DIP koncentrācijas, sastādot  $0,62 \mu\text{M}$  rietumu un  $0,08 \mu\text{M}$  austrumu piekrastē.



9. att. Izšķīdušā neorganiskā slāpekļa (DIN) un izšķīdušā neorganiskā fosfora (DIP) attiecības izmaiņas Rīgas līča virskārtā, virsējā slānī, termoklīnā un dziļākajā slānī virzienā no Daugavas grīvas (St. 101) uz Irbes šaurumu (St. 34 a), 1999. gads.

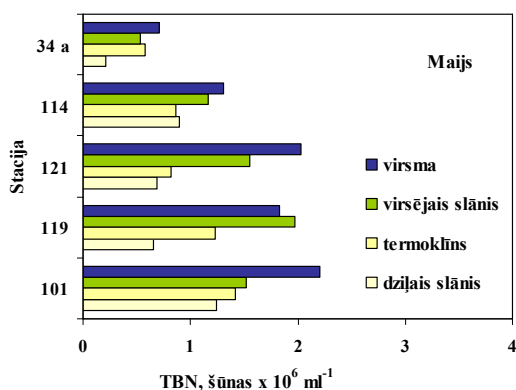
Vislielākās izmantojamā slāpekļa rezerves Rīgas līcī atrodas izšķīdušo organisko vielu slāpekļa (DON) formā,  $20 \pm 7 \mu\text{M}$ . Līdzīgi kā DIN, DON koncentrācija samazinājās virzienā no līča dienviddaļas uz Irbes šaurumu. Maijā DON veidoja no 68 līdz 95% no visām kopējā izšķīdušā slāpekļa rezervēm, jūnijā vairāk- no 81 līdz 95%, jūlijā no 96 līdz

99%, bet oktobrī no 88 līdz 98%. Izšķīdušo organisko vielu fosfora (DOP) koncentrācija sastādīja  $0,6 \pm 0,2 \mu\text{M}$ , vai  $53 \pm 32 \%$  no kopējā izšķīdušā fosfora.

Pavasārī līča dienviddaļā un vasaras sākumā DIN: DIP attiecība ūdens virsējā slānī bija lielāka par 16, kas norāda uz fosfora limitētiem apstākļiem fitoplanktona attīstībai. Savukārt jūlijā šī attiecība izmainījās un pārsvarā bija zemāka par 16, kas norāda uz limitējošā elementa nomaiņu no fosfora pret slāpekli (9. att.).

### Bakterioplanktona sadalījums Rīgas līcī

**Pavasārī** (05.05.-11.05.), baktēriju kopējais skaits (TBN) līča atklātos ūdeņos vēl bija zems, TBN  $1,45 \pm 0,56 \times 10^9 \text{ šL}^{-1}$ , biomasa (BB)  $50 \pm 18 \mu\text{g CL}^{-1}$  un baktēriju produkcija (BP)  $25 \times 10^6 \text{ šL}^{-1}\text{h}^{-1}$ . Vislielākās baktēriju skaitliskās vērtības tika novērotas tieši līča dienviddaļas piekrastes stacijās iepretī Daugavai un Saulkrastiem, virsmas un virsējā slānī,  $2,21 \pm 0,5 \times 10^9 \text{ šL}^{-1}$ ,  $100 \pm 46 \mu\text{g CL}^{-1}$ ,  $62 \pm 15 \times 10^6 \text{ šL}^{-1}\text{h}^{-1}$ , stacijās, kuru ūdeņi visvairāk tiek papildināti ar biogēniem un alohtono organisko vielu bagātiem upju ūdeņiem. Virzienā uz Irbes šaurumu un līča atklāto daļu pavasara fitoplanktona masveida attīstības laikā baktēriju skaits un biomasa samazinājās 2-3 reizes, līdz  $0,71 \pm 0,2 \times 10^9 \text{ šL}^{-1}$  un  $20 \pm 3 \mu\text{g CL}^{-1}$  10. att.



10. att. Kopējā baktēriju skaita (TBN) sadalījums Rīgas līča virskārtā, virsējā slānī, termoklīnā un dziļākajā slānī virzienā no Daugavas grīvas (St. 101) uz Irbes šaurumu (St. 34 a), 1999. gada 5.-11. maijs,  $\times 10^9 \text{ šL}^{-1}$ .

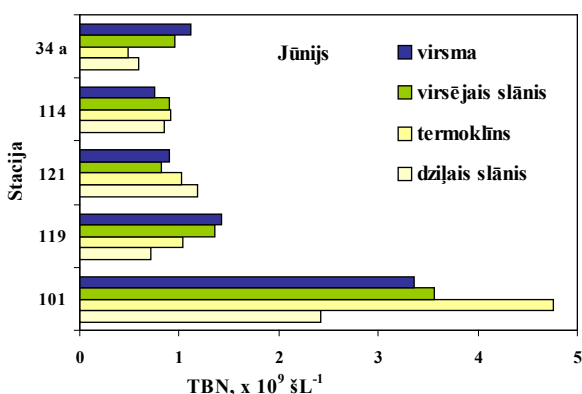
Sasilstot virsējiem ūdens horizontiem beidzas pavasara fitoplanktona masveida savairošanās, kas veicina bakterioplanktona attīstību virsējos slāņos, un līča centrālajā daļā. Maija beigās, jūnija sākumā (28.05.-1.06.) 120. stacijā tika konstatētas 2-3 reizes

augstākas TBN, BB un BP vērtības kā maija sākumā,  $5,3 \pm 0,4 \times 10^9 \text{ šL}^{-1}$ ,  $190 \pm 20 \mu\text{g CL}^{-1}$ ,  $39 \pm 2 \times 10^6 \text{ šL}^{-1}\text{h}^{-1}$  sekojoši.

Maija beigās, jūnija sākumā (28.05.-1.06.) virsējā 0-10 m horizontā, TBN un BB pieaugusi 2-3 reizes ( $4,5 \pm 1,2 \times 10^9 \text{ šL}^{-1}$ ,  $160 \pm 32 \mu\text{g CL}^{-1}$  sekojoši) kā maija sākumā. Tomēr dziļāk par 10 metriem TBN un BB saglabāja 2-3 reizes zemākas vērtības kā virskārtā,  $1,8 \pm 0,6 \times 10^9 \text{ šL}^{-1}$  un  $60 \pm 20 \mu\text{g CL}^{-1}$  sekojoši.

Virsējā slānī konstatēta augsta baktēriju produkcija (BP),  $45 \pm 11 \times 10^6 \text{ šL}^{-1}\text{h}^{-1}$ , bet dziļāk par 10 m izobātu BP apmēram 10 reizes zemāka,  $4,7 \pm 2 \times 10^6 \text{ šL}^{-1}\text{h}^{-1}$ . Baktēriju populācijas aprites laiks (TT, kas aprēķināts izdalot baktēriju kopējo skaitu ar baktēriju produkciju) vēlā pavasarī virskārtā bija 2,4 d, bet zemākajos slāņos daudz zemāks, tikai 8,6 d.

**Vasaras sezonas** sākumā (06.06.-11.06.), līdzīgi kā maijā vislielākās baktēriju skaitliskās vērtības konstatētas Rīgas līča dienviddaļas piekrastes stacijās, virsējos slāņos ( $3,5 \pm 0,14 \times 10^9 \text{ šL}^{-1}$ ,  $135 \pm 15 \mu\text{g CL}^{-1}$ ) un termoklīnā ( $4,8 \times 10^9 \text{ šL}^{-1}$ ;  $183 \mu\text{g CL}^{-1}$ , St. 101 A, 11. att.). Virzienā no Daugavas grīvas uz Rīgas līča atklāto daļu TBN un BB samazinājās līdz trim reizēm, sasniedzot  $1,11 \times 10^9 \text{ šL}^{-1}$  (St. 34a). Kaut arī jūnijā visā Rīgas līcī bija izveidojies termoklīns tomēr temperatūra neietekmēja baktēriju skaita sadalījumu  $r=0,12$  ( $n=20$ ).



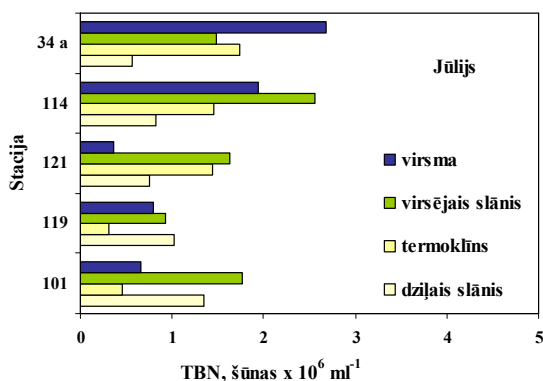
11. att. Kopējā baktēriju skaita (TBN) sadalījums Rīgas līča virskārtā, virsējā slānī, termoklīnā un dziļākajā slānī virzienā no Daugavas grīvas (St. 101) uz Irbes šaurumu (St. 34 a), 1999. gada 6.-11. jūnijs,  $\times 10^9 \text{ šL}^{-1}$ .

Vasaras vidū (26.07.-30.07.), sekojot upju noteces kritumam Rīgas līča piekrastes stacijās saglabājās zems baktēriju skaits un biomasa,  $1,2 \pm 0,7 \times 10^9 \text{ šL}^{-1}$  un  $38 \pm 20 \mu\text{g CL}^{-1}$

<sup>1</sup>. Baktēriju skaitliskās vērtības pieauga virzienā no piekrastes un līča atklāto daļu sekojot fitoplanktona biomasas pieaugumam. Vasaras cianobaktēriju savairošanās sākumā, augstākas TBN koncentrācijas tika novērotas Irbes šaurumā un atklātā līcī ( $2,3 \pm 0,6 \times 10^9$  šL<sup>-1</sup>;  $94 \pm 30 \mu\text{g CL}^{-1}$ , 12. att.) t.i., reģionos, kurus neietekmē upju notece un ir patērēti biogēni, bet sākās cianobaktēriju vasaras savairošanās (līdz  $2670 \mu\text{g L}^{-1}$ ).

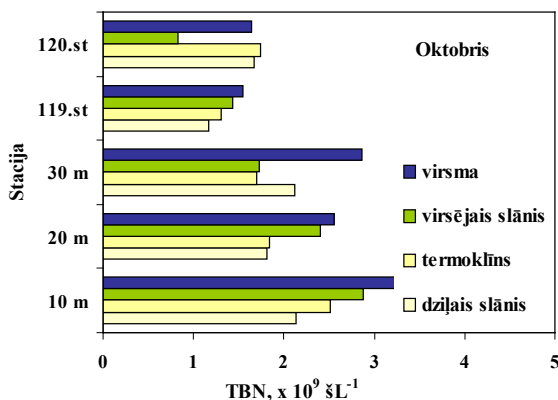
**Baktēriju kopējais skaits un biomasas pieauga proporcionāli pavediņveida cianobaktēriju biomasas pieaugumam ( $r=0,6$   $n=10$ ) virzienā no Daugavas grīvas 101. stacijas uz Rīgas līča atklāto daļu (St. 114 un 34 a), skat. 12. att.**

Atšķirībā no pavasara un vasaras sākuma, vasaras vidū TBN sadalījumu ietekmēja ūdens temperatūra un termiskā stratifikācija ( $r=0,33$ ,  $n=70$ ). Vasaras vidū Rīgas līcī ir izteiktas atšķirības baktēriju aktivitātē virsējos un dziļākajos slāņos. Virsējos slāņos BP konstatēta  $60,9 \pm 21,42 \times 10^6$  šL<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>, bet zem termoklīna vidēji 6 reizes zemāka,  $6,5 \pm 2,52 \times 10^6$  šL<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>. Baktēriju populācijas aprites laiks vasaras vidū virskārtā konstatēts no 0,4 līdz 2 d, bet dziļākajos slāņos daudz zemāks, no 4 līdz 19 dienām.



12. att. Kopējā baktēriju skaita (TBN) sadalījums Rīgas līča virskārtā, virsējā slānī, termoklīnā un dziļākajā slānī virzienā no Daugavas grīvas (St. 101) uz Irbes šaurumu (St. 34 a), 1999. gada 26.-30. jūlijs,  $\times 10^9$  šL<sup>-1</sup>.

**Rudenī (1.10.-10.10.)** pazeminoties temperatūrai un sajaucoties ūdens slāņiem Rīgas līcī tiek izjaukta termiskā stratifikācija, līdz ar to baktēriju skaits un biomasas vienmērīgi izlīdzinās ūdens kolonnā. Līča piekrastē un centrālajā daļā TBN konstatēts vidēji  $1,7 \pm 0,5 \times 10^9$  šL<sup>-1</sup>, BB  $100 \pm 31 \mu\text{g CL}^{-1}$ , BP  $8,4 \pm 4,5 \times 10^6$  šL<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>. Baktēriju populācijas aprites laiks oktobrī ir izlīdzinājies visā ūdens kolonnā, no 3 līdz 9 dienām. Ar augstākām baktēriju skaitliskām vērtībām arī rudenī izceļas līča dienvidu daļa,  $2,4 \pm 0,5 \times 10^9$  šL<sup>-1</sup>,  $92 \pm 19 \mu\text{g CL}^{-1}$  (13. att.), norādot uz alohtonās organiskās vielas pieplūdi.



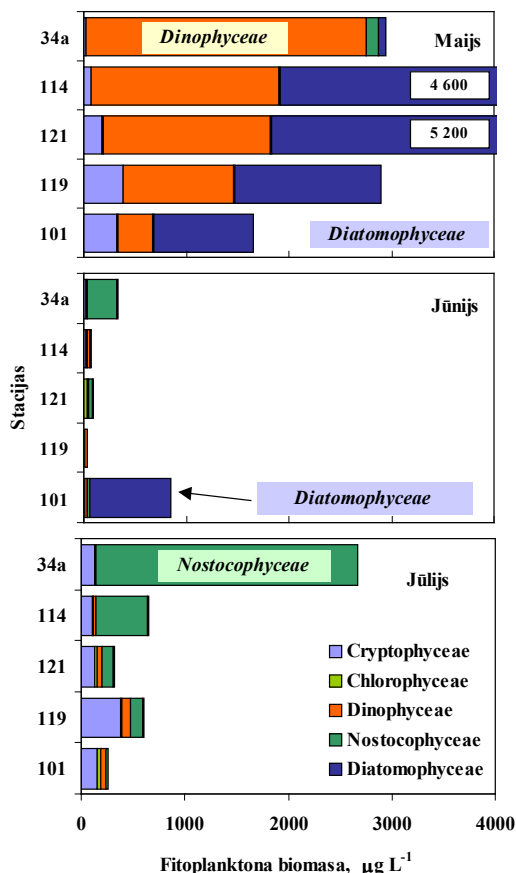
13. att. Kopējā baktēriju skaita (TBN) sadalījums Rīgas līča virsmā, viršējā slānī, termoklīnā un dziļajā slānī virzienā no Daugavas grīvas uz centrālo daļu (St. 120), 1997. gada 1.-10. oktobris,  $\times 10^9$  šL<sup>-1</sup>.

**Kopējā baktēriju skaita un biomasa sadalījumu Rīgas līcī pavasara, vasaras un rudens sezonās ietekmēja temperatūras svārstības,  $r=0,22$  ( $n=260$ ). Turpretī atšķaidījumam ar sāļo Baltijas jūras ūdeni novērota negatīva korelācija ar TBN,  $r=-0,36$  ( $n=260$ ).**

### Fitoplanktona sadalījums Rīgas līcī

**Pavasara** planktonaļģu masveida savairošanās laikā (05.05.-11.05.) Rīgas līcī dominēja galvenokārt diatomejas, sastādot 25 līdz 60 % no visām fitoplanktona sugām, bet dinoflagelāti veidoja vidēji 40 %. Tuvāk Daugavas upes ietekai ūdens viršējā slānī dominēja arī kriptofītu aļģes, sastādot no 20 līdz 40% no fitoplanktona veidoja, bet virzienā uz Irbes šaurumu pieauga dinoflagelātu dominance. Fitoplanktona biomasas Rīgas līcī bija augstas no 1650 līdz 7062  $\mu\text{g L}^{-1}$ , bet pie Irbes šauruma - 2950  $\mu\text{g L}^{-1}$  (14. att.).

14. att. Fitoplanktona biomasas sadalījums virzienā no Daugavas ietekas uz Rīgas līča atklāto daļu, ūdens virsējā slānī līdz termoklīnam, maijs, jūnijs un jūlijs 1999. gads,  $\mu\text{g L}^{-1}$ .



**Vasaras sākumā** (06.06.-11.06.), diatomeju pavasara savairošanās bija beigusies, tāpēc līcī bija vērojamas zemas fitoplanktona biomasas, no  $845 \mu\text{g L}^{-1}$  pie Daugavas ietekas līdz  $331 \mu\text{g L}^{-1}$  centrālajā daļā. Līča piekrastē vēl arvien dominēja diatomejas sastādot 83% no kopējās fitoplanktona biomasas, bet atklātajā daļā pie Irbes šauruma sāka attīstīties cianobaktērijas veidojot 85% no kopējās biomasas. Līča centrā fitoplanktona biomasu līdzīgās daļās veidoja dinoflagelāti, zaļalģes un pavedienveida cianobaktērijas (14. att.).

**Vasaras otrā pusē** (26.07.-30.07.), fitoplanktona biomasu virzienā no Daugavas grīvas uz Baltijas jūru pieauga apmēram 10 reizes (no  $257$  līdz  $2670 \mu\text{g L}^{-1}$ ). Piekrastes stacijās kriptofītaļģes veidoja 60 līdz 80% no kopējās fitoplanktona biomasas. Līča centrā gan kriptofīti, gan pavedienveida cianobaktērijas katra veidoja apmēram 40%. Līča centrālajā daļā pie Irbes šaurumā pavedienveida cianobaktērijas veidoja no 76 līdz 95% no fitoplanktona kopējās biomasas (14. att.).

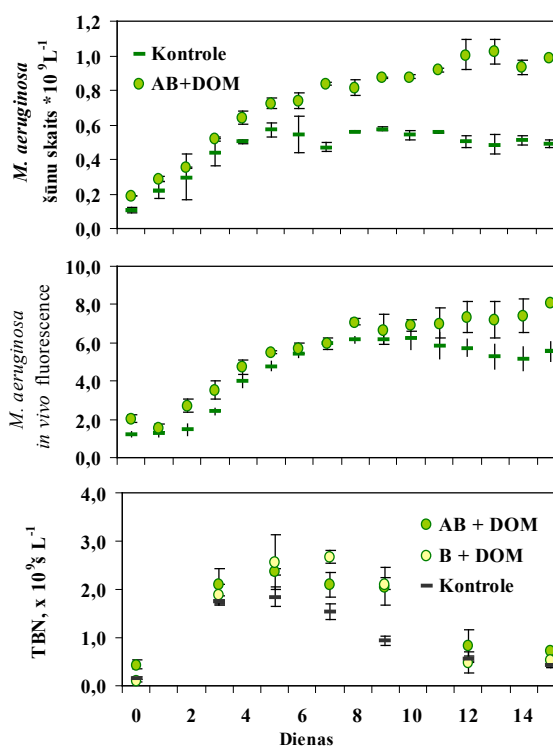
## 4.2 Cianobaktēriju *M. aeruginosa* un asociēto heterotrofo baktēriju loma izšķīdušo organisko vielu biodegradēšanā iesāļos piekrastes ūdeņos

### *M. aeruginosa* šūnu skaits, fluorescence un hlorofils *a*

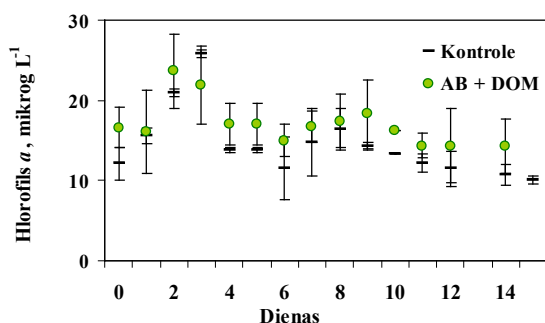
Eksperimentā cianobaktērijas *M. aeruginosa* skaita pieaugums sākās uzreiz pēc inkubācijas uzsākšanas sērijās Kontrole un AB+DOM bez adaptācijas fāzes. Kontrolē *M. aeruginosa* skaits maksimumu sasniedza 6. dienā,  $0,65 \times 10^9 \text{ šL}^{-1}$ , bet humīnvielām bagātās DOM klātbūtnē (AB+DOM) tas turpināja augt sasniedzot maksimumu un divreiz lielāku skaitu 13. dienā,  $1,02 \times 10^9 \text{ šL}^{-1}$  (15. att.). Pretēji tūlītējai skaita attīstībai *in vivo* fluorescence sāka pieaugt tikai pēc divu dienu pauzes. Kontrolē *in vivo* fluorescence pieauga līdz 10-tajai dienai, bet DOM klātbūtnē tā turpināja attīstīties līdz eksperimenta beigām.

*M. aeruginosa* skaits, biomasa un *in vivo* fluorescence parādīja augstākus rezultātus alohtonās DOM klātbūtnē sērijā AB+DOM nekā Kontrolē ( $p < 0,05$ , 15. att.).

15. att. *Microcystis aeruginosa* skaita, *in vivo* fluorescences un baktēriju kopējā skaita (TBN) attīstība alohtonā DOM klātbūtnē sērijās: Kontrole, AB+DOM un B+DOM, laikā no eksperimenta 0. dienas līdz 15. dienai. Vertikālie nogriežņi apzīmē standartnovirzi starp trim atkārtojumiem.



Hlorofila *a* koncentrācijas pieaugums atšķirās no cianobaktēriju skaita un *in vivo* fluorescences attīstības līknes. Hlorofila *a* maksimums sērijā AB+DOM tika konstatēts jau 2. dienā ( $23,6 \pm 4,6 \mu\text{gL}^{-1}$ ), bet Kontrolē vienu dienu vēlāk, 3. dienā ( $25,8 \pm 0,5 \mu\text{gL}^{-1}$ , 16.att.). Pēc tam hlorofila *a* koncentrācija samazinājās, kamēr pats *M. aeruginosa* skaits turpināja augt. Hlorofila *a* pieauguma līknes neatbilstība *in vivo* fluorescences attīstībai skaidrojama ar to, ka tā parāda tikai viena konkrētā pigmenta koncentrāciju, kamēr *in vivo* fluorescences parāda kopējo pigmentu fluorescenci, gan hlorofila *a*, gan fikobilīnu, bakteriohlorofilu u.c. fluorescenci. Dažādās kultūras attīstības stadijās ir dažādas cianobaktēriju pigmentu sastāvs, tāpēc *in vivo* fluorescences līkne atšķiras no hlorofila *a* grafika.



16. att. Hlorofila *a* koncentrācijas izmaiņas alohtonā DOM klātbūtnē sērijās: Kontrolē un AB+DOM laikā no eksperimenta 0. dienas līdz 15. dienai. Vertikālie nogriežņi apzīmē standartnovirzi starp trim atkārtojumiem.

### Kopējais baktēriju skaits un produkcija

Heterotrofo baktēriju skaits un aktivitāte pieauga visās eksperimenta sērijās. Maksimālā baktēriju produkcija (BP) tika sasniegta 3. un 5. dienā (15. att.), kamēr baktēriju skaita vērtības visaugstāko punktu sasniedza 2-3 dienas vēlāk, 5-tajā un 7-tajā dienā (15. att.). Piecu inkubācijas dienu laikā tika sasniegtas līdzīgas TBN un BB vērtības abās sērijās ar DOM pievienojumiem neskatoties uz to vai autotrofās cianobaktērijas šīm sērijām bija vai nebija pievienotas,  $2,37$  un  $2,58 \times 10^9$  šL<sup>-1</sup>;  $370$  un  $380 \mu\text{gCL}^{-1}$ , AB+DOM un B+DOM, sekojoši.

Heterotrofo baktēriju skaita un produkcijas dinamika abās sērijās humīnvielām bagātās DOM klātbūtnē (AB+DOM un B+DOM) bija līdzīgas (ANOVA,  $p=0,98$ ,  $n=21$ ), tas norāda uz to, ka ar *M. aeruginosa* asociēto heterotrofo baktēriju attīstību galvenokārt nosaka alohtonās DOM pievienojumi un cianobaktērijas trūkums nekavēja.



Eksperimenta laikā baktēriju izēdāji - flagelāti, netika konstatēti līdz 12. dienai. Pēc 12. dienas flagelātu attīstība sākās sērijā B+DOM. Tāpēc barības vielu patēriņš un/vai produkcija tika aprēķināti no eksperimenta 7. dienas, t.i., no dienas kad visi DOM pievienojumi bija izdarīti, līdz 12. dienai, t.i., no dienas, kad sākās flagelātu attīstība.

### Izšķīdušo neorganisko, organisko un daļiņveida vielu patēriņš vai produkcija mezokosma eksperimenta laikā

**Nitrāti un nitrīti** tika patērēti abās eksperimenta sērijās cianobaktērijas *M. aeruginosa* klātbūtnē (Kontrolē un AB+DOM) (17. att.). Jau eksperimenta 7. dienā  $\text{NO}_3^-$  koncentrācijas bija ļoti zemas ( $0,7 \mu\text{M}$ , 4. tab) minētajās sērijās, bet eksperimenta beigās tās samazinājās līdz noteikšanas robežai. Heterotrofo baktēriju sērijā B+DOM tika novērots nitrātu patēriņš eksponenciālās fāzes laikā, bet tad, kad baktērijas bija sasniegušas maksimālo skaitu un biomasu, notika nitrātu un nitrītu izdalīšana vidē (17. att.). Vispirms tika izdalīti nitrīti, sasniedzot maksimālo koncentrāciju 9. dienā ( $0,35 \mu\text{M}$ ), bet pēc tam sekoja nitrātu koncentrācijas pieaugums un maksimums 12. dienā ( $4,45 \mu\text{M}$ ). Kopā līdz 12. dienai asociētās baktērijas izdalīja  $2,46 \mu\text{M}$  nitrātu (B+DOM, 4. tab.).

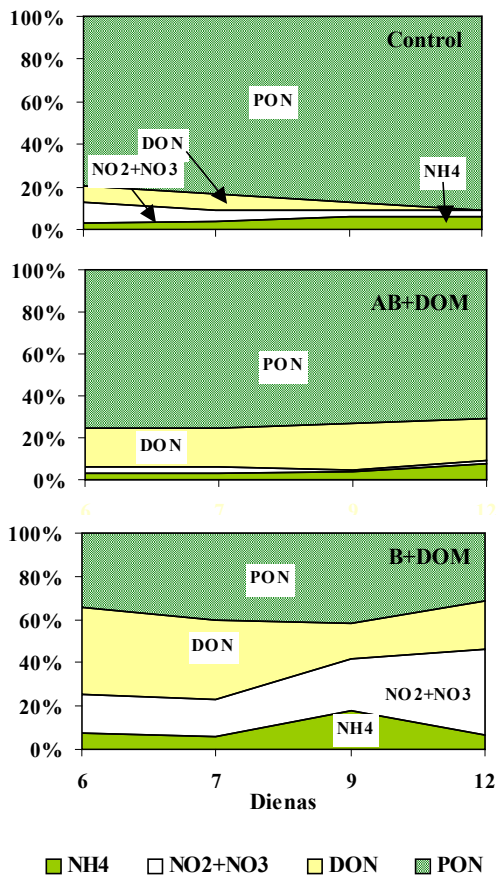
4. tab.

### Izšķīdušo neorganisko vielu slāpekļa ( $\text{NO}_2$ , $\text{NO}_3$ , $\text{NH}_4$ ), izšķīdušā organiskā slāpekļa (DON), kopējā izšķīdušā slāpekļa (DN) koncentrācijas eksperimenta 7.dienā un patēriņš vai izdalīšana vidē no 7. līdz 12. dienai.

Sērija		$\text{NH}_4$	$\text{NO}_2$	$\text{NO}_3$	DON	DN
<b>Kontrolē</b>	7. diena ( $\mu\text{M}$ )	$0,6 \pm 0,15$	$0,07 \pm 0,02$	$0,7 \pm 0,3$	$1,3 \pm 0,3$	$2,7 \pm 0,2$
	Patēriņš/ produkcija (%)	+69	0	-54	-100	-60
<b>AB+DOM</b>	7. diena ( $\mu\text{M}$ )	$0,7 \pm 0,05$	$0,05 \pm 0,00$	$0,7 \pm 0,02$	$4,2 \pm 0,5$	$5,7 \pm 0,5$
	Patēriņš/ produkcija (%)	+145	+212	-62	+13	+34
<b>B+DOM</b>	7. diena ( $\mu\text{M}$ )	$0,9 \pm 0,06$	$0,07 \pm 0,00$	$2,4 \pm 0,7$	$5,5 \pm 0,4$	$8,9 \pm 0,5$
	Patēriņš/ produkcija (%)	-17	+186	+82	-53	-10

Biogēnu izdalīšana vidē ir apzīmēta ar (+) bet patēriņš ar (-).

17. att. Daļiņveida organiskā slāpekļa (PON), izšķīdušā organiskā slāpekļa (DON), nitrātu un nitrītu ( $\text{NO}_3+\text{NO}_2$ ), amonija ( $\text{NH}_4$ ) koncentrācijas procentuālās izmaiņas, no eksperimenta 6-tās dienas līdz 12-tajai dienai.



Kontrolē notika lēna un vienmērīga **amonija** akumulācija no eksperimenta 7. dienas līdz beigām, norādot uz organismu atmiršanu ar barības vielām nebagātinātos apstākļos (17. att.). Sērijā AB+DOM neliels amonija koncentrācijas pieaugums tika konstatēts 12-tajā dienā. Sērijā B+DOM tika reģistrēts gan amonija patēriņš, gan izdalīšana, amonija koncentrācija dubultoījās 9-tajā dienā un tika daļēji patērēta 12-tajā dienā.

**Izšķīdušo organisko vielu slāpekļi (DON) un kopējais izšķīdušo vielu slāpekļi (DN).** Kontrolē tika pilnīgi patērēts izšķīdušais organiskais slāpekļi. Bet autotrofās cianobaktērijas alohtonās DOM klātbūtnē papildināja DON krājumus par 13% (AB+DOM), savukārt heterotrofās baktērijas vienas pašas samazināja DON koncentrāciju par 53% (B+DOM) (4. tab., 17. att.). Līdzīgas tendences tika konstatētas kopējā izšķīdušā slāpekļa koncentrācijas dinamikā: Kontrolē tika patērēti 60% no DN, bet sērijā AB+DOM

tā koncentrācija pieauga par 34%, savukārt heterotrofās baktērijas vienas pašas patērēja 10% no DN (4. tab.).

### Daļiņveida organiskās vielas izmaiņas

Alohtonās DOM pievienojumi būtiski palielināja *M. aeruginosa* un heterotrofo baktēriju biomasu raksturojošos rādītājus- daļiņveida organiskā oglekļa (POC), daļiņveida organiskā slāpekļa (PON) un daļiņveida organiskā fosfora (POP) koncentrācijas sērijā AB+DOM, ( $p < 0,05$ ). DOM pievienojumi izraisīja POC pieaugumu par 36%, PON par 18% un POP par 100%. DOM pievienojumi samazināja cianobaktērijas *M. aeruginosa* šūnu PON: POP attiecību par 24%, izmainot cianobaktēriju šūnu sastāvu no P-limitētām (PON: POP=21,1) uz N: P sabalansētām (PON: POP= 15,6,) šūnām. Savukārt *M. aeruginosa* POC: PON sastāvs izmainījās no 9,2 līdz 20,1 (5. tab.). Tāpēc mēs uzskatām, ka *M. aeruginosa* proporcionāli patērēja vairāk oglekli un fosforu, nekā slāpekli, lieko organisko slāpekli izdalot vidē kā DON.

5. tab.

**Daļiņveida organisko vielu slāpekļa (PON), fosfora (POP) un oglekļa (POC) vidējās koncentrācijas, kā arī POC: PON un PON: POP attiecības (atoms: atoms), kas noteiktas eksperimenta 12-tajā dienā.**

Sērija	PON ( $\mu\text{M}$ )	POP ( $\mu\text{M}$ )	POC ( $\mu\text{M}$ )	POC: PON	PON: POP
<b>Kontrole</b>	14,3 $\pm$ 1,3	0,53 $\pm$ 0,23	250 $\pm$ 23	17,0 $\pm$ 0,1	26,6 $\pm$ 8,3
<b>AB+DOM</b>	16,9 $\pm$ 1,7 (18 %)	1,08 $\pm$ 0,17 (103 %)	340 $\pm$ 37 (36%)	20,1 $\pm$ 0,3	15,6 $\pm$ 1,7
<b>B+DOM</b>	3,7 $\pm$ 0,7	0,35 $\pm$ 0,1	29,1 $\pm$ 4,6	7,8 $\pm$ 0,2	10,6 $\pm$ 1,6

Aiz „ $\pm$ ” norādīta standartnovirze starp trim atkārtojumiem.  
DOM pievienojumu radītais biomasas pieaugums ir norādīts iekavās (%).

### 4.3 Rīgas līča atklātās daļas bakterioplanktona un fitoplanktona attīstība alohtonās DOM ietekmē

#### Izšķīdušo neorganisko, organisko un daļiņveida vielu patēriņš vai produkcija mezokosma eksperimenta laikā

Mezokosma eksperimentā biogēnu, izšķīdušās neorganiskās un organiskās vielas patēriņš un/vai produkcija tika aprēķināta no pirmās dienas, kad visi barības vielu pievienojumi bija pievienoti, t.i., no 7-tās līdz 11-tajai eksperimenta dienai jūnijā un 10-tajai dienai augustā.

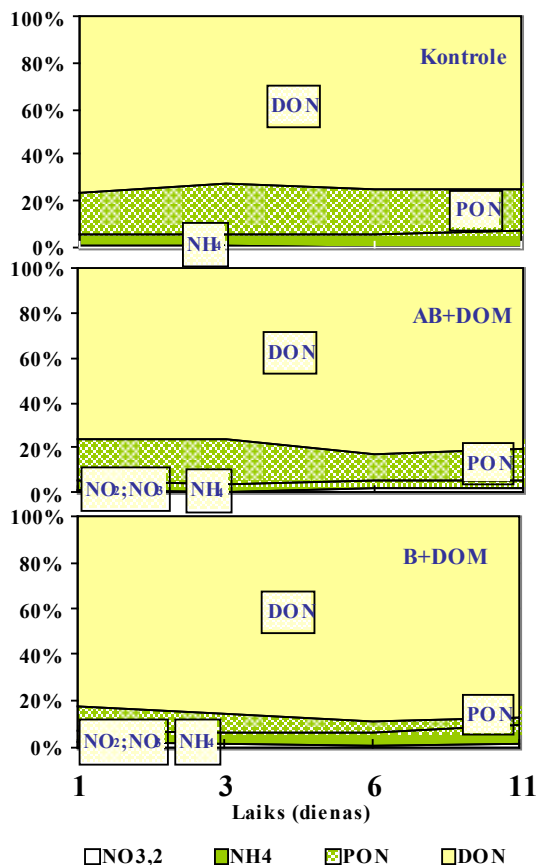
**Izšķīdušo neorganisko vielu slāpeklis.** Nitrāti un nitrīti ( $\text{NO}_{3,2}$ ) tika patērēti fitoplanktona eksponenciālās augšanas laikā no eksperimenta sākuma līdz 6-tajai dienai. Pēc DOM pievienojumu pārtraukšanas tie tika izdalīti vidē visās trīs sērijās jūnijā, papildinot nitrātu un nitrītu krājumus par 11-40%. Augustā pēc DOM pievienojumu pārtraukšanas to koncentrācija nemainījās Kontrolē un AB+DOM, turpretī sērijā B+DOM heterotrofais bakterioplanktons patērēja 40% nitrātu, 6. tab.

Fitoplanktona klātbūtnē amonijs ( $\text{NH}_4$ ) tika gan izdalīts, gan patērēts (Kontrolē, AB+DOM), bet sērijās B+DOM amonija koncentrācija pieauga par 62 un 142 %, liecinot par DOM mineralizāciju, vai arī par šūnu atmiršanu. Vidē izdalīto un patērēto  $\text{NO}_{3,2}$  un  $\text{NH}_4$  koncentrācijas apskatāmas 6. tab..

**Izšķīdušo organisko vielu slāpeklis.** Slāpeklis eksperimenta laikā galvenokārt atradās izšķīdušo organisko vielu slāpekļa (DON) sastāvā, veidojot vairāk par 80% no izšķīdušo vielu slāpekļa krājumiem, un bakterioplanktona un fitoplanktona sabiedrības tā koncentrāciju pārsvarā neizmainīja. Gluži pretēji, DON koncentrācija no eksperimenta 7-tās līdz 10/11-tajai dienai pat pieauga par 1,6 līdz 15% piecās sērijās no sešām (18. att.). Neliela daļa - 12%, no DON krājumiem tika izmantoti tikai vienreiz, jūnijā, sērijā AB+DOM, kad fitoplanktona sabiedrībā dominēja miksotrofie dinoflagelāti (6. tab.).

DON koncentrācijas palielināšanās iespējams ir saistīta ar organiskās vielas ekskrēciju, vai šūnu atmiršanu, vai arī ar to, ka humīnvielām bagātā Pērnavas upes DON Rīgas līča centrālās daļas bakterio- un fitoplanktonam bija bioloģiski grūti patērējama, tāpēc tā neinkorporējās jaunā biomasas sastāvā.

18. att. Daļiņveida organisko vielu slāpekļa (PON), izšķīdušo organisko vielu slāpekļa (DON), nitrātu un nitrītu ( $\text{NO}_3+\text{NO}_2$ ) un amonija ( $\text{NH}_4$ ) koncentrācijas procentuālās izmaiņas, no eksperimenta 1-ās līdz 11-tajai dienai, jūnijs.



Izšķīdušo organisko vielu ogleklis (DOC) no eksperimenta 7-tās līdz 10/11-tajai dienai tika patērēts tikai divreiz, par 4-17%, - Kontrolē un AB+DOM, augustā, kad fitoplanktona sastāvā dominēja cianobaktērijas (6. tab.). Sērijās, kurās tika inkubētas heterotrofās baktērijas DOC netika patērēts, norādot uz to, ka tā neinkorporējās jaunas biomasas sastāvā un ka alohtonā DOM Rīgas līča centrālās daļas baktērijām bija grūti patērējama.

### **Daļiņveida organiskās vielas izmaiņas**

Neliels daļiņveida organisko vielu oglekļa (POC) koncentrācijas pieaugums, kas liecina par bakterioplanktona un fitoplanktona biomasas attīstību, tika konstatēts piecās eksperimenta sērijās no sešām, par 3 līdz 28% (vidēji par 10%), tas netika konstatēts vienīgi heterotrofo baktēriju sērijā B+DOM, jūnijā.

Neliels daļiņveida organisko vielu slāpekļa (PON) koncentrācijas pieaugums par 1 līdz 23% (vidēji 4,2%) tika konstatēts trīs sērijās, bet PON koncentrācija neizmainījās vai nedaudz samazinājās arī trīs sērijas AB+DOM (jūnijs) un B+DOM (jūnijs, augusts, 6. tab.).

Tomēr biomasas un daļiņveida organiskās vielas pieaugums šajā gadījumā nav skaidrojams ar DOM patēriņu un organiskās vielas uzņemšanu šūnā, jo DOC un DON pārsvarā netika izmantoti. Biomasas pieaugums drīzāk skaidrojams ar oglekļa fiksāciju fotosintēzes ceļā un atomārā N fiksāciju no atmosfēras.

6. tab.

**Nitrātu+nitrītu ( $\text{NO}_{3,2}$ ), amonija ( $\text{NH}_4$ ), izšķīdušo organisko vielu oglekļa (DOC) un slāpekļa (DON) daļiņveida organisko vielu oglekļa (POC) un slāpekļa (PON) patēriņš vai produkcija no eksperimenta 7-tās līdz 10/11-tajai dienai.**

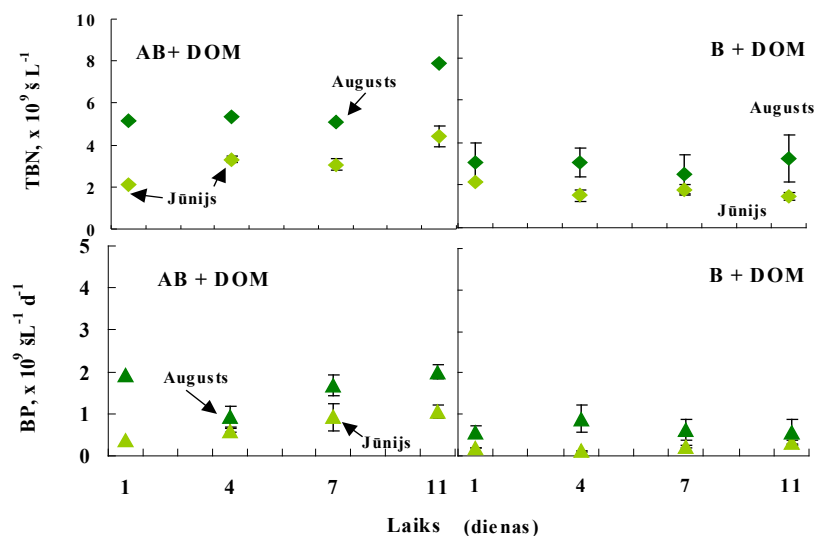
	Jūnijs			Augusts		
	Kontrole	AB+DOM	B+DOM	Kontrole	AB+DOM	B+DOM
<b>NO<sub>3,2</sub></b>	0,04±0,01 +37%	0,9±0,5 +11%	0,4±0,02 +40%	0,0±0,0% 0	0,0±0,0% 0	0,14±0,6 -42%
<b>NH<sub>4</sub></b>	1,7±0,1 +64%	1,3±0,1 -17%	2,8±0,4 +62%	0,5±0,07 -28%	0,5±0,08 -41%	2,1±0,4 +142%
<b>DOC</b>	442±105 +7%	1200±141 +26%	1300±190 +1%	512±80 -17%	774±190 -4%	930±40 +2%
<b>DON</b>	17±1 +15%	33±2 -12%	31±3 +4%	24±1 +1,6%	39±0,1 +2%	39±3 +5%
<b>DOP</b>	0,44±0,1 -14%	0,77±0,16 +48%	0,75±0,14 -2%	0,66±0,04 +22%	0,9±0,16 +67%	0,64±0,07 -33%
<b>POC</b>	25±1 +3%	25±1 +3%	5±2 -8%	64±4 +14%	95±2 +28%	12±2 +19%
<b>PON</b>	4±0,3 +1,6%	5±0,3 -0,6	1±0,3 -9,4%	7±0,5 +12%	10±0,6 +23%	2±0,1 -0,8%

Aiz „±” norādīta standartnovirze starp trim atkārtojumiem.

Ar procentiem ir apzīmēta izšķīdušās vai daļiņveida vielas pieaugums vai samazināšanās procentos.

## Bakterioplanktons

**DOM ietekme uz bakterioplanktonu vasaras sākumā (jūnijs).** TBN un BP skaitliskās vērtības pakāpeniski pieauga tikai fitoplanktona un DOM klātbūtnē (19. att.). Sērijā AB+DOM TBN pieauga par 112%, bet BP par 178 %, t.i., no 2,08 līdz  $4,40 \times 10^9$  šL<sup>-1</sup> un no 0,38 līdz  $1,06 \times 10^9$  šL<sup>-1</sup>d<sup>-1</sup>, sekojoši. Savukārt sērijā, kurā tika inkubēts tikai bakterioplanktons DOM klātbūtnē bez fitoplanktona (B+DOM), TBN būtiski samazinājās par 31 %, t.i., no 2,13 līdz  $1,47 \times 10^9$  šL<sup>-1</sup>, bet BP saglabāja nelielu aktivitāti, mainoties no 0,20 līdz  $0,26 \times 10^9$  šL<sup>-1</sup>d<sup>-1</sup>. Baktēriju ģenerācijas laiks (TT) fitoplanktona un DOM klātbūtnē (AB+DOM) svārstījās no 5,5 līdz 4,1 d, bet humīnvielām bagātā DOM klātbūtnē (B+DOM) baktēriju aprites ātrums saglabājās ļoti lēns, apmēram 10 d.



19. att. Baktēriju kopējā skaita (TBN) un baktēriju produkcijas (BP) izmaiņas laikā no eksperimenta 1-ās līdz 10/11-tajai dienai sērijās AB+DOM un B+DOM. Vertikālie nogriežņi apzīmē standartnovirzi starp trim atkārtojumiem.

**DOM ietekme uz bakterioplanktonu vasaras vidū (augusts).** Baktēriju skaits un aktivitāte sasniedza augstākus rādītājus kā jūnijā fitoplanktona un DOM klātbūtnē (AB+DOM). Jau eksperimenta sākumā TBN uzrādīja divas reizes augstākas skaitliskās vērtības, bet BP piecas reizes augstāku aktivitāti. Fitoplanktona un alohtonās DOM klātbūtnē TBN pieauga par 52%, no 5,18 līdz 7,86 x 10<sup>9</sup> šL<sup>-1</sup>, bet BP par 4%, no 1,91 līdz 1,99 x 10<sup>9</sup> šL<sup>-1</sup>d<sup>-1</sup> (7. tab.). Savukārt TT palēninājās no 2,7 līdz 3,9 d.

Turpretī sērijā, kurā tika inkubēts tikai heterotrofais bakterioplanktons bez fitoplanktona alohtonā DOM klātbūtnē (B+DOM) baktērijas saglabāja gandrīz nemainīgas skaitliskās vērtības - TBN nedaudz izmainījās no 3,07 līdz 3,26 x 10<sup>9</sup> šL<sup>-1</sup>, bet BP saglabājās nemainīga, ap 0,67 x 10<sup>9</sup> šL<sup>-1</sup>d<sup>-1</sup> (19. att.), arī baktēriju ģenerācijas laiks saglabājās nemainīgs, vidēji 5,4 d.

7. tab.

**Kopējā baktēriju skaita (TBN), baktēriju biomasas (BB), un baktēriju produkcijas (BP) izmaiņas laikā no eksperimenta 1-ās līdz 10/11-tajai dienai sērijās AB+DOM un B+DOM.**

	Jūnijs		Augusts	
	AB+DOM	B+DOM	AB+DOM	B+DOM
TBN	2,3	0,7	2,7	0,2
x 10 <sup>9</sup> šL <sup>-1</sup>	(112 %)	(-31 %)	(52 %)	(6 %)
BB	64	-12	42	-34
µg CL <sup>-1</sup>	(94 %)	(-23 %)	(13 %)	(-19 %)
BP	0,68	0,06	0,08	-0,00
10 <sup>9</sup> šL <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup>	(178 %)	(0 %)	(4 %)	(-0.1 %)
BP	12,1	2,4	-16,4	-4,8
µgC L <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup>	(165 %)	(0 %)	(-22 %)	(-23 %)

Baktēriju vērtību pieaugums vai samazināšanās ir norādīta ar (+) vai (-) zīmi. Iekavās norādīta skaitlisko vērtību izmaiņas procentos.

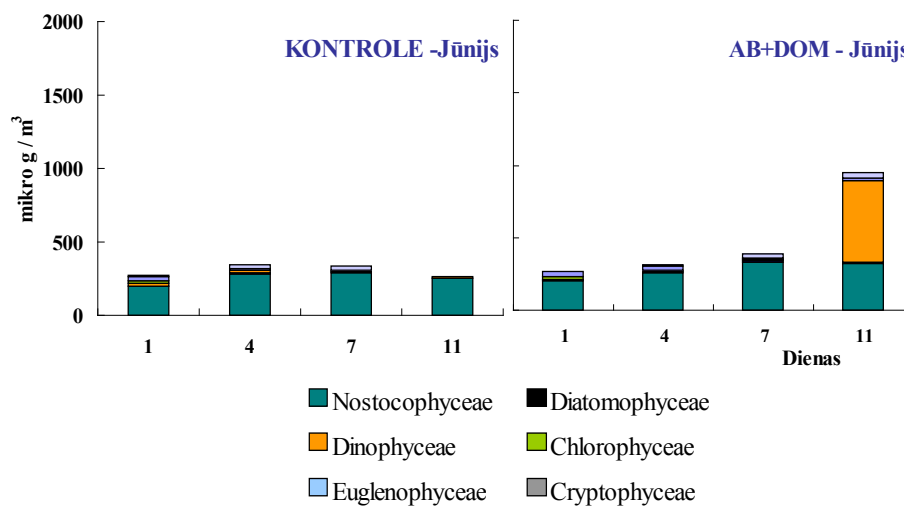
**Fitoplanktons**

**DOM ietekme uz vasaras sākuma fitoplanktona struktūru (jūnijs).**

Eksperimenta sākumā fitoplanktonam bija zema biomasa, 271 µg L<sup>-1</sup>, mitrā svāra, kas ir raksturīga Rīgas līča centrālajai daļai pārejas periodam starp pavasara un vasaras sezonu.



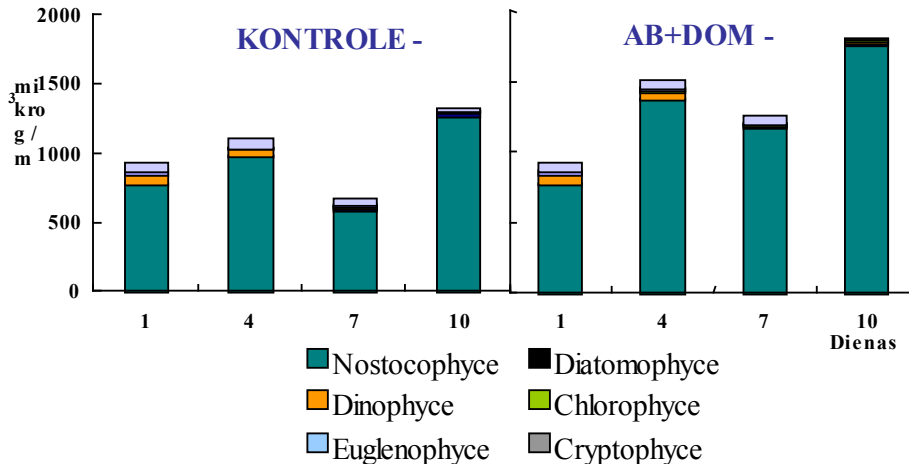
Izejas fitoplanktons sastāvēja galvenokārt no cianobaktērijām (75%), zaļajiem un kriptofītaļģēm (kopā 20%). Eksperimenta laikā Kontrolē fitoplanktona biomasa gandrīz nemainījās, tomēr cianobaktēriju īpatsvars pieauga no 75 līdz 96%. Turpretī alohtonās DOM klātbūtnē, sērijā AB+DOM, pieauga fago/ miksotrofo dinoflagelātu biomasa līdz  $569 \mu\text{g L}^{-1}$  ( $p=0,05$ ), kas eksperimenta beigās veidoja 60% no kopējās fitoplanktona biomasas (20. att.). Alohtonās DOM ietekmē cianobaktēriju biomasa samazinājās no 75 līdz 34%, bet kriptofītaļģu biomasa no 20 līdz 4%.



20. att. Fitoplanktona struktūras izmaiņas DOM klātbūtnē vasaras sākumā mezokosma eksperimentā, laikā no 1-ās līdz 11-tajai dienai, sērijās Kontrolē un AB+DOM.

#### **DOM ietekme uz vasaras vidus fitoplanktona struktūru (augusts).**

Eksperimenta sākumā fitoplanktona izejas biomasa bija 3,4 reizes augstāka kā jūnijā,  $920 \mu\text{g L}^{-1}$ , un izejas fitoplanktona struktūru galvenokārt veidoja cianobaktērijas - 84 % no kopējās biomasas, dinoflagelāti - 8%, kriptofītaļģes - 6%. Eksperimenta laikā Kontrolē fitoplanktona biomasa pieauga 1,4 reizes, līdz  $1270 \mu\text{g L}^{-1}$ , galvenokārt, pateicoties cianobaktērijām, kas eksperimenta beigās veidoja jau 96% no kopējās biomasas (21. att.). Bet ar humīnvielām bagātās DOM klātbūtnē sērijā AB+DOM, cianobaktēriju biomasa pieauga vairāk, sasniedzot  $1760 \mu\text{g L}^{-1}$ .

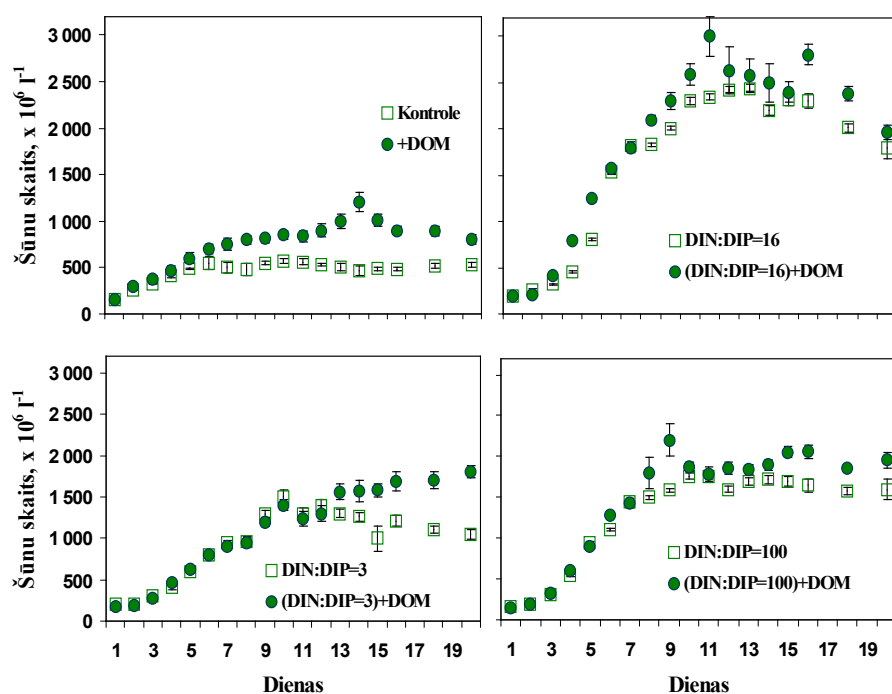


21. att. Fitoplanktona struktūras izmaiņas DOM klātbūtnē vasaras vidus mezokosma eksperimentā, laikā no 1-ās līdz 10-tajai dienai sērijās Kontrole un AB+DOM.

#### 4.4 Cianobaktēriju *Microcystis aeruginosa* attīstība DOM klātbūtnē pie dažādām DIN:DIP attiecībām

##### *Microcystis aeruginosa*

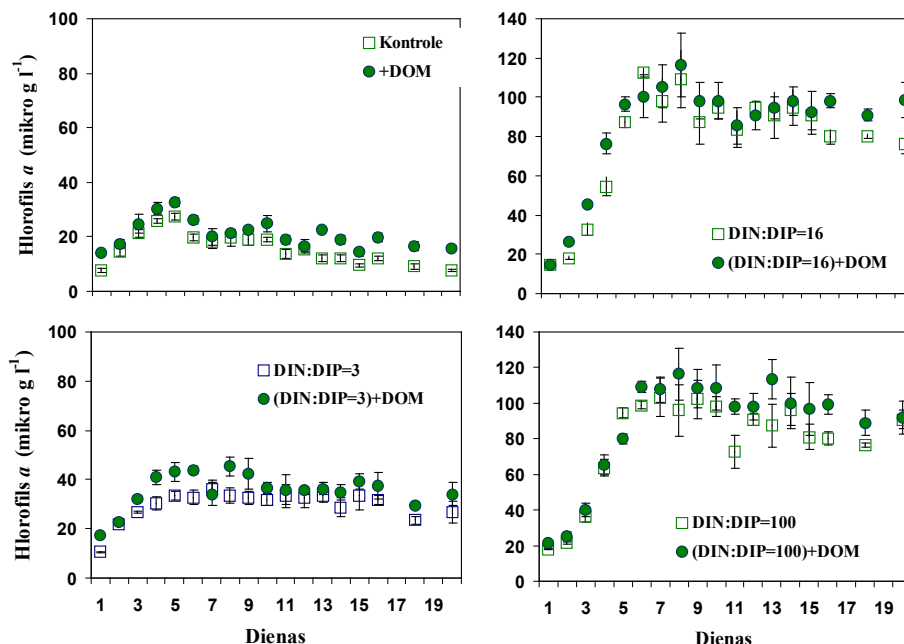
Visās eksperimenta sērijās cianobaktērijas *M. aeruginosa* skaita pieaugums atbilda tipiskai mikroorganismu augšanas līknei. *M. aeruginosa* skaits sāka pieaugt uzreiz pēc eksperimenta sākuma gan Kontrolē, gan sērijā +DOM. Kontrolē tas maksimumu sasniedza jau eksperimenta 6-tajā dienā ( $0,54 \times 10^9$  šL<sup>-1</sup>), bet izšķīdušās organiskās vielas klātbūtnē vēlāk- 14-tajā dienā (+DOM  $0,74 \times 10^9$  šL<sup>-1</sup>, 22. att.). Citās sērijās ar neorganisko un organisko vielu pievienojumiem, cianobaktērijas vispirms ieturēja 1-2 dienu aklimatizācijas pauzi, kam sekoja eksponenciālā augšanas fāze no 3-ās līdz 10-tajai un 11-tajai dienai, pēc tam sekoja šūnu novecošanās un atmiršana (22. att.). Izšķīdušo organisko vielu pievienojumu izraisītās atšķirības kultūru augšanas līknē bija redzamas galvenokārt tikai stacionārās fāzes laikā.



22. att. *Microcystis aeruginosa* skaits eksperimenta laikā no 1. līdz 20. dienai

dažādās eksperimenta sērijās, vertikālie nogriežņi apzīmē standartnovirzi starp trim atkārtojumiem.

Pretēji skaitam, **hlorofila *a* koncentrācija** eksponenciāli pieauga jau no pirmās eksperimenta dienas. Maksimālās koncentrācijas Kontrolē un sērijā +DOM cianobaktērijas sasniedza jau 5-tajā dienā, bet pārējās sērijās ar organisko un neorganisko barības vielu pievienojumiem tās auga ilgāk, sasniedzot maksimumu 6-8 dienu laikā (23. att.).



23. att. Hlorofila *a* koncentrācija no eksperimenta 1. līdz 20. dienai dažādās sērijās, vertikālie nogriežņi norāda standartnovirzi starp trim atkārtojumiem.

### Biogēnu un daļiņveida organiskās vielas izmaiņas

Pievienotie biogēni eksperimenta laikā tika pamazām patērēti. Dažos gadījumos tie tika patērēti ātri, piemēram, nitrātu koncentrācija DIN: DIP sabalansētajā sērijā (DIN:DIP=16) jau 9-tajā dienā bija  $<1 \mu\text{M}$ , bet līdz eksperimenta beigām tā samazinājās līdz noteikšanas robežai. Savukārt, slāpekļa vai fosfora limitējošos apstākļos vai nu nitrāti ( $\text{NO}_3$ ) vai fosfāti ( $\text{PO}_4$ ) līdz galam netika izmantoti.

Visās *M. aeruginosa* sērijās, kas bagātinātas ar barības vielām, cianobaktēriju skaits un biomasa pieauga līdz ar daļiņveida organisko vielu oglekļa (POC), daļiņveida

organiskā slāpekļa (PON) un daļiņveida organiskā fosfora (POP) koncentrācijām, liecinot par biomasas pieaugumu un slāpekļa un fosfora uzņemšanu. Visās paralēlajās sērijās un atkārtojumos POC, PON un POP dati, kas reģistrēti 12-tajā un 15-tajā dienā, bija visaugstākie, tāpēc 15-tās dienas rezultāti tika izvēlēti kā noslēdzošie cianobaktēriju biomasas produkcijas un barības elementu patēriņa aprēķiniem.

#### **N: P sabalansētās sērijas - DIN:DIP=16, (DIN:DIP=16)+DOM**

Nitrātu un fosfātu pievienošana sabalansētā attiecībā izraisīja vislabāko *M. aeruginosa* attīstību. Šajās sērijās tika sasniegts visaugstākais cianobaktēriju skaits, un hlorofila *a* koncentrācija, kā arī POC, PON un POP koncentrācijas ( $790 \pm 39$ ,  $61,2 \pm 0,2$ ,  $3,04 \pm 0,11$   $\mu\text{M}$ , sekojoši). Ar humīnvielām bagātās alohtonās DOM pievienojumi šai eksperimenta sērijai, kas bagātināta ar nitrātiem un fosfātiem sabalansētā attiecībā, vismazāk iespaidoja cianobaktēriju biomasas pieaugumu. DOM pievienojumi izraisīja POC pieaugumu par 7%, PON par 8%, bet POP par 9% (8. tab. ).

8. tab.

**Vidējās daļiņveida organisko vielu oglekļa (POC), slāpekļa (PON), fosfora (POP) koncentrācijas, kā arī PON: POP attiecības, kas reģistrētas 15-tajā dienā. Skaitlis iekavās norāda POC, PON un POP koncentrācijas pieaugumu procentos izšķīdušo organisko vielu ietekmē.**

Sērija	POC ( $\mu\text{M}$ )	PON ( $\mu\text{M}$ )	POP ( $\mu\text{M}$ )	PON: POP
<b>Kontrole</b>	250 $\pm$ 23	12,1 $\pm$ 2,5	0,53 $\pm$ 0,23	22,8 $\pm$ 8,3
<b>+DOM</b>	340 $\pm$ 37 (26%)	17,5 $\pm$ 1,4 (31%)	1,12 $\pm$ 0,09 (53%)	15,6 $\pm$ 1,7
<b>DIN:DIP=100</b>	700 $\pm$ 32	54,9 $\pm$ 1,5	1,28 $\pm$ 0,02	42,8 $\pm$ 1,0
<b>(DIN:DIP =100)+DOM</b>	820 $\pm$ 21 (14%)	62,8 $\pm$ 1,5 (13%)	1,43 $\pm$ 0,03 (10%)	43,9 $\pm$ 1,3
<b>DIN:DIP =16</b>	790 $\pm$ 39	61,2 $\pm$ 0,2	3,04 $\pm$ 0,11	20,1 $\pm$ 0,9
<b>(DIN:DIP =16)+DOM</b>	850 $\pm$ 38 (7%)	66,9 $\pm$ 1,5 (8%)	3,33 $\pm$ 0,17 (9%)	20,2 $\pm$ 1,4
<b>DIN:DIP =3</b>	450 $\pm$ 19	23,7 $\pm$ 2,6	3,02 $\pm$ 0,09	7,8 $\pm$ 0,8
<b>(DIN:DIP=3)+DOM</b>	610 $\pm$ 12 (26%)	26,8 $\pm$ 0,9 (12%)	3,79 $\pm$ 0,25 (20%)	7,1 $\pm$ 0,7

#### **P-limitētas sērijas - DIN:DIP=100, (DIN:DIP=100)+DOM**

Šajās sērijās tika iegūts otrais augstākais cianobaktēriju skaits un hlorofila *a* koncentrācija. Aļģu biomasas pieaugums, ko deva nitrātu un fosfātu pievienošana izraisot P-limitāciju, bija nedaudz zemāks kā DIN:DIP sabalansētajā sērijā, POC pieauga līdz  $700 \pm 32 \mu\text{M}$ , PON līdz  $54,9 \pm 1,5 \mu\text{M}$ , bet POP līdz  $1,28 \pm 0,02 \mu\text{M}$ . Tomēr alohtonās DOM pievienojumi fosfora limitētām cianobaktērijām izraisīja biomasas pieaugumu, kas bija nedaudz lielāks kā pievienojot barības vielas biogēnu sabalansētai sērijai- DOM pievienojumi izraisīja POC pieaugumu par 14%, PON par 13%, bet POP par 10%.

#### **N-limitētas sērijas - DIN:DIP=3, (DIN:DIP=3)+DOM**

Nitrātu un fosfātu pievienošana ierosinot N-limitāciju deva ievērojami zemāku *M. aeruginosa* skaita, hlorofila *a*, POC un PON koncentrācijas pieaugumu kā slāpekļa un fosfora sabalansētajās un fosfora limitētajās sērijās,  $p < 0,05$  (22., 23. att., 8. tab.). Bet tajā pašā laikā N-limitētā sērija bija otra sērija, kurā *M. aeruginosa* augšanu būtiski uzlaboja DOM pievienojumi (8. tab.). Sērijā (DIN:DIP=3)+DOM POP koncentrācija pieauga pat par 20%, salīdzinot ar sēriju DIN:DIP=3,  $p < 0,05$ .

#### **Ar neorganiskām barības vielām nebagātinātas sērijas, Kontrole un +DOM**

Šajās eksperimentālajās sērijās tika iegūts viszemākais šūnu skaits, salīdzinot ar sērijām, kuras tika bagātinātas ar neorganiskiem biogēniem jebkurā attiecībā ( $p < 0,05$ , 22., 23. att., 8. tab.). Tomēr šajā gadījumā DOM pievienošana nebagātinātam jūras ūdenim (Kontrolei) izraisīja būtisku ( $p < 0,01$ ) cianobaktēriju skaita un hlorofila *a* koncentrācijas pieaugumu līdz 2 reizēm. *M. aeruginosa* skaita pieaugumu pavadīja nozīmīgs PON un POP koncentrācijas pieaugums sērijā +DOM, salīdzinot ar nebagātināto Kontroli (8. tab.). DOM pievienojumu iespaidā POP koncentrācija pieauga par 53 % ( $p < 0,05$ ), bet PON koncentrācija par 31% ( $p < 0,05$ ).

**Iegūtie rezultāti parādīja, - ja vidē nav neorganisko barības elementu *M. aeruginosa* var uzņemt nepieciešamo slāpekli un fosforu no alohtonās izšķīdušās organiskās vielas, kā arī P-limitētos apstākļos sauszemes izcelsmes izšķīdušais organiskais fosfors var daļēji aizvietot izšķīdušo neorganisko vielu fosforu.**

## 5 DISKUSIJA

### 5.1 Biogēno elementu un fitoplanktona ietekme uz Rīgas līča bakterioplanktona sezonālo dinamiku

**Pavasari** augsts baktēriju kopējais skaits (TBN), baktēriju biomasa (BB) un produkcija (BP) (TBN  $2,2 \pm 0,5 \times 10^9$  šL<sup>-1</sup>; BB  $100 \pm 46$  µgCL<sup>-1</sup>; BP  $62 \pm 15 \times 10^6$  š L<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>, 10. att.) konstatēti līča dienvidaustrumu piekrastes reģionos, kurus ietekmē upju notece, alohtonā organiskā viela. Virzienā no Daugavas grīvas uz līča centrālo daļu baktēriju koncentrācija samazinās (TBN  $1,45 \pm 0,56 \times 10^9$  šL<sup>-1</sup>; BB  $56 \pm 10$  µgCL<sup>-1</sup>; BP  $15 \pm 15 \times 10^6$  š L<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>) līdz ar fitoplanktona biomasas pieaugumu (14. att.). Rīgas līča pavasara fitoplanktona masveida savairošanās laikā dominē diatomejas un dinoflagelāti (pieaug līdz 2670 µg L<sup>-1</sup>, 14. att.), kas izkonkurē heterotrofo bakterioplanktonu. Diatomejas attīstās sezonās, kad ir pieejamas augstas silīcija koncentrācijas un ir nitrātu pārpalikums, savukārt dinoflagelāti u.c. fitoplanktona grupas, ir specializējušās izmantot virsmas-specifiskus enzīmus, lai hidrolizētu organiskos slāpekļa savienojumus, kas nav raksturīgi diatomejām (Palenik & Morel, 1990). Arī mūsu pētījumos diatomejas tika konstatētas galvenokārt pavasarī, maijā, kad slāpeklis ūdenī bija pārstāvēts nitrātu veidā. Eksperimentu rezultāti ar iezīmēto slāpekli parādīja, ka diatomejas bija saistītas ar nitrātu patēriņu (lineārā regresijas  $r^2=0,8$   $p=0,04$ ; Berg u.c., 2003). Savukārt, ja diatomejas fitoplanktona sastāvā netika konstatētas, tad citas aļģu grupas nitrātus neizmantoja.

**Pavasaros baktēriju attīstību piegrīvu rajonos veicina upju alohtonā organiskā viela un paaugstināta temperatūra, bet virzienā uz līča atklāto daļu pavasara fitoplanktona masveida savairošanās laikā heterotrofā bakterioplanktona attīstība ir nomākta, jo bakterioplanktona un fitoplanktona starpā pastāv konkurence pēc barības vielām.**

**Vasaras vidū** līča piekrastē, pateicoties paaugstinātai biogēnu un organiskās vielas koncentrācijai, TBN un BP saglabā līdzīgas vērtības kā pavasarī ( $2,4 \pm 0,7 \times 10^9$  šL<sup>-1</sup>;  $178 \pm 50$  µgCL<sup>-1</sup>;  $59 \pm 14 \times 10^6$  š L<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>), bet centrālās daļas virsējā slānī baktēriju skaits un produkcija nozīmīgi pieaug ( $2,8 \pm 1,1 \times 10^9$  šL<sup>-1</sup>;  $83 \pm 21$  µgCL<sup>-1</sup>;  $94,2 \times 10^6$  š L<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>, 12. att.), sekojot vasaras fitoplanktona sugu biomasas un temperatūras pieaugumam. Vasaras sezonai raksturīgā augstā baktēriju produktivitāte virsējos ūdens slāņos un noturīgais kopējais skaits, iespējams, norāda uz intensīvu vīrusu līzes un izēšanas efektu. Jo

produktīvajā sezonā Rīgas līcī ir konstatēta ļoti augsta baktēriju skaita attiecība pret vīrusiem, vidēji uz vienu baktēriju noteikts no 20 līdz 40 vīrusiem. Ir konstatēts, ka vīrusu līzes ceļā tiek patērēti no 55 līdz >100% no kopējās baktēriju produkcijas, savukārt, heterotrofais nanoplanktons patērē no 6 līdz 50% (Tuomi u.c., 1999).

Padziļinoties piknoklīnam tika novērots būtisks pavedienveida cianobaktēriju biomasas pieaugums virzienā no Daugavas grīvas uz līča atklāto daļu, pat līdz 100 reizēm (14. att.). Proporcionāli pavedienveida cianobaktēriju biomasas pieaugumam pieauga arī baktēriju TBN un biomasas (BB) virzienā no Daugavas grīvas uz līča centrālo daļu un Irbes šaurumu, skat. 12., 14. att. ( $r=0,65$ ,  $n=10$ ), norādot, ka laikā kad biogēno vielu koncentrācija ir zema, nozīmīgs baktēriju barības vielu avots ir izšķīdušais organiskais slāpeklis (DON), ko izdala cianobaktērijas. Ir konstatēts, ka jaunu cianobaktēriju filamentu reti ir kolonizēti ar heterotrofiem mikroorganismiem, bet pieaugot cianobaktēriju vecumam pieaug baktēriju attīstībai piemērots ar barības vielām bagāts substrāts (Heinänen u.c., 1995), tāpēc *Nodularia spumigena* masveida savairošanās laikā baktēriju skaits var pieaug pat tūkstoškārt (Hoppe, 1981).

Samazinoties upju notecei un biogēnu koncentrācijai, pavasarim raksturīgās diatomejas atkāpjas uz upju grīvu rajoniem, kas bagāti izšķīdušo organisko un neorganisko slāpekli, dodot vietu kriptofītalģēm (Balode u.c., 1998; Berg u.c., 2001, Lewitus & Kana 1994) bet rajonos, kuri atrodas tālu no upju ietekām, savairojās pavedienveida cianobaktērijas (Balode & Purina, 1996; Seppälä & Balode, 1999; Balode u.c., 1998). Diatomeju „izzušana” saistīta ar nitrātu koncentrācijas samazināšanos līdz noteikšanas robežai un zemu nitrātu uzņemšanas ātrumu (no 5 līdz 8% no kopējā slāpekļa patēriņa). Mūsu rezultāti liecina, ka nitrātu trūkums iniciē tādu fitoplanktona organismu attīstību, kas izmanto citus slāpekļa avotus. Rezultāti sakrīt ar iepriekšējiem novērojumiem, jo pēdējās dekādēs ir konstatēts, ka Rīgas līcī ir palielinājušās kriptofītu un cianobaktēriju biomasas vasaras mēnešos (Balode & Purina, 1996; Seppälä & Balode, 1999), kas acīmredzami korelē ar vispārēju upju noteces un biogēnu samazināšanos līcī (Laznik, u.c., 1999; Yurkovskis u.c., 1999).

Eksperimentu rezultāti ar radioaktīvo slāpekli liecina, ka jūlija beigās fitoplanktona un bakterioplanktona sabiedrības, līdzīgi kā kriptofīti, par slāpekļa avotu izmanto amoniju un urīnvielu, tomēr dominējošām cianobaktērijām *Nodularia* spp., *Aphanizomenon* spp., *Anabaena* spp. piemīt spēja fiksēt atmosfēras molekulāro slāpekli. Tā kā šīs sugas veidoja 80-95% no kopējās fitoplanktona biomasas, tad, par atlikušo ļoti



augsto amonija un urīnvielas patēriņu ( $0,032 \pm 0,003 \mu\text{M h}^{-1}$ ) bija atbildīgi citi planktona organismi, kas attīstās šajā laikā, iespējams, asociētās heterotrofās baktērijas vai pikocianobaktērijas. Arī citi autori ir konstatējuši, ka cianobaktērijas, eikariotiskais pikoplanktons un autotrofie flagelāti, korelē ar augstām reducētā slāpekļa savienojumu formām (Carlsson & Granéli, 1998; Balode u.c., 1998; Maestrini u.c., 1999).

**Mūsu pētījumi apstiprina hipotēzi, ka vasaras fitoplanktona maksimuma laikā asociētās heterotrofās baktērijas attīstās patērējot cianobaktēriju izdalīto DON, urīnvielu un amoniju.**

**Rudens sezonā** pazeminoties temperatūrai, atmirstot un izgulsnējoties vasaras fitoplanktonam, - TBN, BB un BP vērtības samazinās apmēram divas līdz trīs reizes, salīdzinot ar vasaru (TBN  $1,7 \pm 0,5 \times 10^9 \text{ šL}^{-1}$ ; BB  $100 \pm 31 \mu\text{gCL}^{-1}$ ; BP  $8,4 \pm 4,5 \times 10^6 \text{ šL}^{-1}\text{h}^{-1}$ ). Sajaucoties ūdens slāņiem tiek izjaukta līča termiskā stratifikācija, un bakterioplanktons vienmērīgi izlīdzinās ūdens kolonnā. Ar augstākām baktēriju skaitliskām vērtībām rudenos turpina izcelties piegrīvu rajoni (TBN  $2,4 \pm 0,5 \times 10^9 \text{ šL}^{-1}$ ; BB  $92 \pm 19 \mu\text{gCL}^{-1}$ ; BP  $11,1 \pm 0,7 \times 10^6 \text{ šL}^{-1}\text{h}^{-1}$ ), bet līča centrālā daļā baktēriju rādītāji paliek zemi (TBN  $1,5 \pm 0,8 \times 10^9 \text{ šL}^{-1}$ , BB  $87 \pm 7 \mu\text{gCL}^{-1}$ ; BP  $5,5 \pm 1,3 \times 10^6 \text{ šL}^{-1}\text{h}^{-1}$ ) Arī S. Apine 1980.- 1981. gadu rudenī maksimālās vērtības ir konstatējusi līča dienviddaļas piekrastes rajonos no  $1,1$  līdz  $2,36 \times 10^9 \text{ šL}^{-1}$ , savukārt līča atklātajā daļā pie Irbes šauruma 12-14 reizes mazākas vērtības – no  $0,1$  līdz  $0,2 \times 10^9 \text{ šL}^{-1}$  (Апине, 1984). Ir konstatēts, ja rudenos bakterioplanktonam ir pieejamas organiskās vielas, ko dod atmirstošais fitoplanktons un paaugstināta upju notece, TBN vērtības var saglabāties tik pat augstas kā vasarās, kaut arī ūdens temperatūra ir nokritusies līdz  $2,6-6^\circ\text{C}$ . Tomēr tad, kad organiskā viela ir izgulsnējusies, baktēriju skaits visā līcī samazinās līdz  $0,13-2,25 \times 10^9 \text{ šL}^{-1}$  (Апине & Марцинкевича, 1987).

## 5.2 Alohtonās DOM bioloģiskā izmantojamība Rīgas līča piekrastes heterotrofo baktēriju klātbūtnē, kas asociētas ar cianobaktēriju *M. aeruginosa*

Izšķīdušo organisko vielu slāpekļa (DON) bioloģiskā izmantojamība Baltijas jūrā pieaug vasaras sezonā, kad izšķīdušā neorganiskā slāpekļa rezerves ir izsmeltas (Stepanauskas u.c., 1999). Izšķīdušais organiskais slāpekļlis caurmērā sastāda 70% no upju pienestām izšķīdušām organiskām vielām gan Rīgas līcī, gan citur pasaulē (Meybeck, 1982; Laznik u.c., 1999; Stålnacke u.c., 1999), tomēr pirmprokciju ierobežo zemā DON bioloģiskā izmantojamība gan jūrās, gan saldūdeņos. DON izmantojamība Baltijas jūras sateces baseina upēs ir ļoti dažāda, tā svārstās starp 8-72%. Eiropas Ziemeļaustrumu daļā, kur upju sateces baseinus veido galvenokārt kūdras purvi, DON bioloģiskā izmantojamība ir zemāka, 8-14%, bet Eiropas Dienvidrietumu daļas līdzenumu upēs tā ir lielāka, 29-72% (Stepanauskas u.c., 2002). Tomēr mūsu gadījumā kā bioloģiski labili un izmantojami ir novērtējami vairāk par 50% no humīnvielām bagātās Pērnavas upes DON, pierādot, ka ar cianobaktēriju *M. aeruginosa* asociētām baktērijām piemīt augstas potenciālās spējas mineralizēt alohtono DOM.

*Microcystis aeruginosa* pārsvarā attīstās saldūdeņos ar augstu organisko vielu saturu, tomēr to bieži novēro arī piekrastes ūdeņos (Kononen & Sellner, 1995). Rīgas līča piekrastē labvēlīgos apstākļos bieži tiek iniciēta *M. aeruginosa* masveida savairošanās (Balode & Purina, 1996; Seppälä & Balode, 1999). *Microcystis aeruginosa* nepieder pie N-fiksējošām cianobaktērijām. Ir noteikts, ka labākais N avots tām ir nitrāti un amonijs. Tomēr ja neorganiskais N vidē nav pieejams, *M. aeruginosa* par N avotu izmanto urīnvielu, glicīnu, hipoksantīnu, putrescīnu un spermīnu (Maestrini u.c., 1999; Berman & Chava, 1999). Tomēr tā kā iepriekš minētajos eksperimentos izmantotās cianobaktērijas nebija aksēniskas, tad nav zināms baktēriju ieguldījums DOM mineralizācijā.

Ar *M. aeruginosa* agregātiem asociētām baktērijām, ir nozīmīga ietekme piekrastes ūdeņu oglekļa apritē vasaras mēnešos tieši to daudzskaitlības un metaboliskās aktivitātes dēļ. Piemēram, ir konstatēts, ka *M. aeruginosa* masveida savairošanās laikā asociētās baktērijas sastāda pat vairāk par 50% no visas ūdenī konstatētās bakteriālās produkcijas (Worm & Søndergaard, 1998; Bell, u.c., 1983).

Mūsu eksperimentā izmantotās ar *M. aeruginosa* asociētās heterotrofās baktērijas bija piemērotas dzīvei brīvi ūdenī starp aļģēm vai piestiprinoties pie aļģu agregātiem. Kā barības vielu tās varēja izmantot gan upju pienesto alohtono organisko vielu, gan arī patērēt organisko vielu ko producē cianobaktērijas. Fakts, ka šīs heterotrofās baktērijas patērēja upes DON, samazinot tā koncentrāciju līdz pusei no izejas koncentrācijas, parāda, ka šīs heterotrofās baktērijas ir piemērotas šāda veida organiskam substrātam. Šie rezultāti atšķirās no eksperimenta par DOM ietekmi uz Baltijas jūras atklātās daļas bakterioplanktonu un fitoplanktonu (skat. uz priekšu) kur bakterioplanktons, kas izolēts no Rīgas līča atklātās daļas, alohtono upes DOM gandrīz neizmantoja.

**Pētījumi apstiprina hipotēzi, ka baktērijām, kas izolētas no piekrastes iesāļiem ūdensbaseiniem cianobaktēriju masveida savairošanās laikā ir 50 reizes lielāka kapacitāte mineralizēt alohtono DOM, nekā Rīgas līča atklātās daļas bakterioplanktonam.**

Izšķīdušā organiskā slāpekļa mineralizācijas rezultātā vidē tika izdalīti neorganiskie slāpekļa savienojumi (sērija B+DOM). Reducētā slāpekļa savienojuma amonija izdalīšanas laikā tika atbrīvotas vai producētas arī oksidētās slāpekļa savienojumu formas. Nitrātu koncentrācija pieauga par 186%, bet nitrītu koncentrācija par 82% (4. tab.). Stacionārās fāzes laikā baktērijas izdalīja arī amoniju, kas vēlāk tika daļēji patērēts. Ir pierādīts, ka ja slāpekļa avots ir organiska vielas (piemēram, aminoskābes, olbaltumvielas u.c.) baktērijas vidē izdala amoniju (Goldman & Dennet, 1991). Baktērijas var mineralizēt izšķīdušās organiskās vielas līdz amonijam arī tad, ja vienlaicīgi ir augsts amonija patēriņš un kad C:N attiecības modeļi neparedz amonija produkciju (Tupas & Koike, 1991). Mūsu rezultāti parāda, ka heterotrofās baktērijas, kas atdalītas no *M. aeruginosa* vidē izdala amoniju, nitrātus un nitrītus tikai tad, kad maksimālā baktēriju biomasa ir sasniegta. Acīmredzot līdz tam slāpeklis ir vajadzīgs šūnu biomasas veidošanai. Amonija izdalīšana bakteriālās darbības rezultātā ir parasta parādība saldūdeņos un iesāļos ūdeņos, tomēr vienlaicīga amonija, nitrātu un nitrītu izdalīšana vidē literatūrā ir reti diskutēta. Tikai Berman un Chava (1999) ir izteikuši viedokli, ka bakteriālās organisko vielu degradācijas rezultātā var izdalīties amonijs, un/vai urīnviela, un iespējams arī nitrāti, ko pēc tam, patērē fitoplanktons. Mūsu eksperimenta rezultāti apstiprina šo hipotēzi. To papildina arī fakts, nitrāti un amonijs ir vislabākais cianobaktērijai *M. aeruginosa* N avots, ko apstiprina mūsu eksperimenta “Alohtonās DOM ietekme uz *M. aeruginosa* pie dažādām DIN:DIP attiecībām” rezultāti, un literatūras dati (Maestrini u.c. 1999).

Paralēli N patēriņam DIN formā *M. aeruginosa* vidē izdalīja DON, kas kopā sastādīja 3,43 μM (stacionārās augšanas fāzē starp 6-to un 12-to dienu). Vieni pētījumi fitoplanktona organiskās vielas izdalīšanu uzskata par nepārtrauktu procesu (Larsson & Hagström, 1979), bet citi uzskata, ka organiskās vielas izdalīšana ir atbildes reakcija uz stresa apstākļiem vai barības vielu limitāciju (Lancelot 1983). Obernosterer un Herndl ir izteikuši viedokli, ka fitoplanktona fotosintēzes ārpusšūnas izdalījumi parādās pie augstas (N:P=100) fosfora limitētas pirmprodukcijas (Obernosterer & Herndl, 1995). Mūsu gadījumā papildus izšķīdušo organisko vielu izdalīšanos vidē var izskaidrot ar *M. aeruginosa* PON un POP sastāva maiņu, t.i., pāreju no P-limitētām (PON: POP=21,5) uz N:P sabalansētām šūnām (PON: POP=15,6), jo liekais N tika izdalīts vidē DON formā. DOM veicināja šūnu PON koncentrācijas samazināšanos par 18%, bet POP pieauga par 53%.

**Pētījumu rezultāti apstiprina hipotēzi, ka ar cianobaktēriju *Microcystis aeruginosa* asociētās baktērijas piekrastes iesāļos ūdeņos, izmanto alohtono izšķīdušo organisko slāpekli. Kā mineralizācijas galaprodukti vidē izdalās amonijs, nitrāti un nitrīti, nodrošinot cianobaktēriju ar vienkāršiem un viegli izmantojamiem slāpekļa savienojumiem, kas ir svarīgākie *M. aeruginosa* slāpekļa avoti. Savukārt, cianobaktērija *M. aeruginosa* no DOM patērēja izšķīdušo organisko fosforu, izmantojot vai nu virsmas aktīvos enzīmus vai arī asociēto baktēriju palīdzību.**

**Pētījumi apstiprina hipotēzi, ka ar humīnvielām bagātā DOM ir nozīmīgs barības vielu avotu iesāļās piekrastes ekosistēmās. Cianobaktēriju masveida savairošanās laikā var tikt bioloģiski degradēta lielākā daļa no humīnvielām bagātas upes DOM.**

### 5.3 Alohtonās DOM bioloģiskā izmantojamība Rīgas līča centrālās daļas bakterioplanktona un fitoplanktona klātbūtnē

Vasaras sākumā, pārejas posmā no pavasara uz vasaras fitoplanktona sabiedrību, Rīgas līča atklātās daļas fitoplanktona struktūrā dominēja cianobaktērijas (75%), tomēr mezokosma eksperimentā ar humīnvielām bagātās DOM noteica citas fitoplanktona grupas, fago-/ miksotrofo dinoflagelātu, *Dinophysis acuminata*, *Protoperdinium brevipes* un *Prorocentrum baltica* attīstību, sasniedzot 60% no kopējās fitoplanktona biomasas (20. att; Purina u.c., 2004). Dominējošo grupu nomaīņa notika arī tāpēc, ka eksperimenta sākumā vidē bija pieejami nitrāti un fosfāti, kas neļāva attīstīties Rīgas līča centrālajai daļai raksturīgajām slāpekli fiksējošām cianobaktērijām.

Dabīgos apstākļos, bez barības vielu pievienojumiem (Kontrole), palielinājās vasaras sezonai raksturīgo cianobaktēriju īpatsvars līdz 96% pateicoties slāpekli fiksējošām *Aphanizomenon flos-aqua* un *Nodularia spumigena*, kā arī slāpekli nefiksējošai miksotrofajām *Microcystis spp.*

DOM un fago-/ miksotrofo dinoflagelātu klātbūtnē tika stimulēta baktēriju skaita, produkcijas attīstība, kā arī paātrinājās baktēriju ģenerācijas laiks. Ar humīnvielām bagātā alohtonā DOM praktiski netika bioloģiski izmantojama ko apliecina organiskās vielas uzkrāšanās DON, DOP un DOC veidā. Acīmredzot fitoplanktons sevi nodrošināja ar oglekli galvenokārt fotosintēzes ceļā vai fagotrofi, bet slāpekli tika uzņemts izmantojot DIN, savukārt līča atklātās daļas baktērijas, ir piemērotas izmantot labilo, autohtono organisko vielu, kas rodas fitoplanktona vielmaiņas procesu rezultātā.

Alohtonā DOM izraisīja Rīgas līča atklātās daļas bakterioplanktona produkcijas inhibāciju un skaita samazināšanos. Tas skaidrojams ar to, ka līča atklātās daļas baktērijas, iespējams, ir specializējušās izmantot labilo, autohtono organisko vielu, kas rodas fitoplanktona un zooplanktona vielmaiņas procesu rezultātā, bet tās nav piemērotas izmantot ar humīnvielām bagātu upju refraktoro organisko vielu. Iespējams, ka alohtonā DOM netika izmantota arī tāpēc, ka tā neapmierināja baktēriju prasības pēc barības elementiem. Pēc Goldman u.c. (1987) C:N:P attiecība baktēriju šūnās jūrās un okeānos ir 45:9:1. Baktēriju izmēri ir mazāki par fitoplanktona šūnām un to blīvums ir lielāks, kas nosaka augstāku nepieciešamību pēc slāpekļa un fosfora uz vienu oglekļa vienību, kā tas

ir raksturīgs fitoplanktonam, kam C:N:P attiecība ir 106:16:1 (Redfield, 1934). Organiskās vielas mineralizācija ūdenī var notikt tad, ja substrāta C:N:P attiecība ir zemāka kā baktēriju šūnās. Tā kā C:N:P attiecība atklātajās jūrās pārsvarā ir augstāka nekā baktēriju šūnās, tāpēc barības vielu mineralizācija ir šeit ir niecīga (Goldman u. c., 1987). Piemēram, ir konstatēts, ka Botnijas jūrā, vasaras sezonā notiek labilās organiskās vielas uzkrāšanās, pateicoties fosfora limitējošiem apstākļiem un upēm, kas ienes ar humīnvielām bagātu DOM (Zweifel u. c., 1995).

Arī mūsu eksperimenta rezultāti pierādīja šo likumsakarību. Alohtonā DOM pastiprināja fosfora deficītu, jo pievienotā organiskā viela bija izteikti fosfora limitēta, DON:DOP=136. Mezokosma eksperimenta laikā izteikti pieauga gan fosfora, gan slāpekļa limitācija, jo vides C:N:P attiecība mainījās no 1089:99:1 līdz 1560:120:1. DOM pievienojumi nesabalansētā C:N:P attiecībā izraisīja bakterioplanktona aktivitātes inhibīciju – negatīvi iespaidojot baktēriju skaita un produkcijas pieaugumu. Par baktēriju šūnu skaita samazināšanos liecina arī POC koncentrācijas samazināšanās, bet par šūnu lizēšanos - vidē izdalītais DIN, DON un DOC (4. tab.).

Labilās organiskās vielas uzkrāšanās piekrastes ekosistēmās liecina par ar biogēniem elementiem nesabalansētu organiskās vielas ieplūdi. Tas ir noteikts gan Rīgas līcī, gan arī citur Pasaules okeānā (Zweifel u.c., 1995; Søndergaard & Middelboe, 1995).

**Baktērijas, kas pavada Baltijas jūras fitoplanktonu pārejas posmā starp pavasara un vasaras maksimumu ir piemērotas organiskās vielas patēriņam, ko vielmaiņas procesu rezultātā izdala fitoplanktons. Šajā gadījumā heterotrofais bakterioplanktons sadarbojās ar fago-/ miksotrofajām dinoflagelātu aļģēm, acīmredzot fitoplanktona izdalītās organiskās vielas C:N:P attiecība apmierināja bakterioplanktona prasības pēc barības elementiem, bet alohtonās Pērnavas upes izšķīdušās organiskās vielas to attīstību kavēja.**

Vasaras fitoplanktona masveida savairošanās sākumā, Rīgas līča atklātajā daļā pie Irbes šauruma dominēja cianobaktērijas (līdz 95%). Dominējošā cianobaktēriju suga bija miksotrofā *Microcystis spp.* (32 % no kopējās fitoplanktona biomasas) un slāpekli fiksējošā suga *Aphanizomenon flos-aquae* (līdz 30%), bet *Nodularia spumigena* veidoja tikai 9% no kopējās fitoplanktona biomasas.

Dabīgos apstākļos bez biogēnu pievienošanas cianobaktēriju biomasa pieauga divas reizes galvenokārt pateicoties *Microcystis spp.* Savukārt humīnvielām bagātā DOM

izraisīja cianobaktēriju biomasas pieaugumu vairāk, par 2,3 reizēm, pateicoties sugām *Microcystis spp.*, *Aphanothece clathrata* un *Oscillatoria tenuis*. DOM pievienojumi un nitrātu klātbūtne, noteica miksotrofās *Microcystis spp.* īpatsvara saglabāšanos 32 % apmērā un slāpekli fiksējošo cianobaktēriju sugu īpatsvara samazināšanos no 38% līdz 16% no kopējās fitoplanktona biomasas. Savukārt, cianobaktērijas *Oscillatoria tenuis* īpatsvars pieauga no 3 līdz 18%, bet *Aphanothece clathrata* pieauga no 5 līdz 18 % (21. att.).

Fitoplanktona attīstībai sekoja arī baktēriju skaita un produkcijas pieaugums, liecinot, ka baktērijas, kas pavada Rīgas līča atklātās daļas fitoplanktonu pirms vasaras maksimuma sasniegšanas, ir piemērotas organiskās vielas patēriņam, ko vielmaiņas procesu rezultātā izdala fitoplanktons, šoreiz cianobaktērijas.

Savukārt alohtonā ar humīnvielām bagātā DOM inhibēja līča atklātās daļas bakterioplanktona aktivitāti, jo arī šoreiz substrāta C:N:P attiecība neapmierināja baktēriju vajadzības pēc slāpekļa un fosfora. Baktēriju šūnu C:N:P attiecība jūrās caurmērā ir 45:9:1 (Goldman u. c., 1987), bet organiskās vielas pievienojumu rezultātā krasi pieauga gan slāpekļa, gan fosfora deficīts, jo vides C:N:P izmainījās no 989:43:1 līdz 1155:21:1. Šie apstākļi nepamierināja prasības pēc biogēniem un noteica baktēriju augšanas inhibīciju un lizēšanos, ko apstiprināja arī amonija, urīnvielas, fosfātu un DON izdalīšanās.

**Alohtonā Pērnavas upes DOM inhibē heterotrofo bakterioplanktonu, kas pavada Rīgas līča atklātās daļas cianobaktērijas to masveida savairošanās sākumā, jo tā ir bioloģiski grūti izmantojama un neapmierina bakterioplanktona prasības pēc slāpekļa un fosfora. Baktērijas, kas pavada Baltijas jūras fitoplanktonu vasaras masveida savairošanās sākumā ir piemērotas autohtonās organiskās vielas patēriņam, ko vielmaiņas procesu rezultātā izdala cianobaktērijas.**

## 5.4 Alohtonās DOM ietekme uz cianobaktēriju *Microcystis aeruginosa* pie dažādām DIN: DIP attiecībām

Ilgu laiku uzskatīja, ka DOM utilizāciju gan saldūdeņos, gan sālsūdeņos veic galvenokārt tikai baktērijas, kamēr Paerl (1991) uzdeva fundamentālu jautājumu: kā tas var būt, ka relatīvi augsts aktīvi augošs pikoplanktona organismu skaits var izdzīvot un periodiski savairoties masveidā ūdeņos, kuros ir pilnīgi iztukšotas izšķīdušo neorganisko vielu slāpekļa rezerves? Viņš bija pirmais, kas konstatēja, ka gaisma stimulē autotrofās *Synechococcus* sugas aļģes izmantot aminoskābes. Citi pētījumi parādīja, ka upju humīnvielu klātbūtnē ir nozīmīgi augstāka aļģu biomasa un fosfatāzes aktivitāte nekā ja vide ir bagāta tikai ar neorganiskiem biogēniem (Carlsson un Granéli 1993). DOM veicina cianobaktēriju biomasas pieaugumu (Panosso un Granéli, 2000), savukārt DOM sastāvā saistītā dzelzs apmierina aļģu prasības pēc dzelzs (Stolte u.c., 2007).

Mūsu rezultāti vēlreiz uzskatāmi parādīja, ka visaugstākais *M. aeruginosa* šūnu skaits, hlorofila *a* koncentrācijas, kā arī ar šūnu POC, PON un POP koncentrācijas pieaugums tiek sasniegts ja izšķīdušais neorganiskais slāpekļlis un fosfors tiek pievienots **sabalansētā attiecībā,  $DIN:DIP=16$  un  $(DIN:DIP=16)+DOM$** . Ja DIN: DIP attiecība ir 16: 1, tad tā atbilst attiecībai kādā fitoplanktons patērē nitrātu slāpekli attiecībā pret fosfātu fosforu, ko novērojis Redfilds jau 1934. gadā (Redfield, 1934). Savukārt Flemings (1940) ir novērojis, ka ja vides DIN: DIP attiecība, ir lielāka par 16, tad tā atbilst P limitētai videi, bet ja šī attiecība ir mazāka par 16, tad vide ir N limitēta. N un P vienlaicīgi nevar būt limitējošie faktori. Ja vidē notiek novirzīšanās no optimālās attiecības, tad aļģu attīstību limitē vai nu P, vai N. Gadījumos ja viens no abiem elementiem ir pastāvīgā limitējošā stāvoklī, tad tas aļģu šūnās tiek noturēts noteiktā koncentrācijā, kamēr otrs, ne-limitējošais elements tiek akumulēts (Rhee, 1978). Mūsu eksperimentā PON:POP attiecība cianobaktēriju šūnās, ko ieguva DIN: DIP sabalansētajās sērijās bija nedaudz lielāka par Redfilda attiecību, apmēram 20 (8. tab.), tomēr mēs uzskatām, ka šajā sērijā *M. aeruginosa* šūnas nebija ne slāpekļa, ne fosfora limitētas, jo pāreja no viena limitējoša elementa uz otru ir specifiska katrai individuālai sugai. Piemēram, zaļajai *Skeletonema costatum*, tā ir pie PON:POP=23 (Sakshaug & Holm-Hansen, 1977). Viens no galvenajiem *M. aeruginosa* augšanu noteicošiem faktoriem ir DIN un DIP pievienošana sabalansētā attiecībā. Ja videi jau ir pievienoti



nitrāti un fosfāti sabalansētā attiecībā tad papildus DOM pievienojumi būtiski nemaina šūnu PON: POP attiecību, jo tad *M. aeruginosa* izšķīdušo organisko vielu gandrīz neizmanto.

**Fosfora limitētos apstākļos, (DIN:DIP=100 un (DIN:DIP=100)+DOM)**, *M. aeruginosa* sasniedz zemākas vērtības, kā DIN: DIP sabalansētās sērijās un šūnu sastāvs kļūst izteikti fosfora limitēts,  $42,8 \pm 1,0$  un  $43,9 \pm 1,3$ , sekojoši (8. tab.). Alohtonās DOM pievienojumi palielina *M. aeruginosa* šūnu PON un POP saturu, tomēr PON: POP attiecība kļūst vēl lielāka, norādot, ka izšķīdušais organiskais fosfors nekompensē fosfātu iztrūkumu, gadījumā ja videi jau ir pievienots neliels daudzums fosfātu. Mūsu rezultāti sakrīt ar Panosso un Graneli (2000) rezultātiem, kas parādīja, ka cianobaktērija *Nodularia spumigena*, kas audzēta DIP limitētos apstākļos neizmanto DOM kā fosfora avotu.

*M. aeruginosa*, kas audzēts **slāpekļa limitējošos apstākļos (DIN:DIP=3 un (DIN:DIP=3)+DOM)** kļūst izteikti slāpekļa limitēts, jo iegūtā šūnu PON:POP attiecība samazinās līdz  $7,8 \pm 0,8$  un  $7,1 \pm 0,7$ . Arī DOM pievienojumi slāpekļa limitētos apstākļos neuzlabo šūnu PON: POP attiecību, norādot, ka cianobaktērijas nespēj izmantot DON, ja videi jau ir pievienots neliels daudzums nitrātu. Šie rezultāti atšķiras no Panosso un Graneli (2000) rezultātiem, kuri novēroja, ka alohtonā DON pievienojumi var nodrošināt cianobaktērijas *Nodularia spumigena* šūnas ar slāpekli, ja vidē ir izteikts slāpekļa deficīts. Tomēr šīs atšķirības rezultātos iespējams ir radušās tāpēc, ka pieminētā pētījumā tika izmantoti atšķirīgi barības vielu pievienojumu protokoli, tika lietots kritisks slāpekļa un fosfora deficīts (DIN: DIP  $0,02 \mu\text{M}$  un  $643 \mu\text{M}$ ), kā arī ļoti augsta DOM pievienojumu koncentrācija, kamēr mūsu eksperimentā DOM tika pievienots dabīgās *in-situ* koncentrācijās.

Cianobaktērija *M. aeruginosa* izmanto P un N no sauszemes izcelsmes alohtonās DOM tikai tādā gadījumā, ja jūras ūdenī nav pieejami neorganiskie biogēni (**Kontrole un +DOM**). DON un DOP patēriņš izraisīja būtisku PON: POP attiecības samazināšanos cianobaktērijās par 32%, t.i., izraisīja pāreju no P-limitētām šūnām uz N: P sabalansētām šūnām PON:POP=16 (8. tab.). Šajā sērijā vides DON: DOP attiecība bija 9,2, un mēs uzskatām, ka šeit cianobaktērijas proporcionāli vairāk patērēja izšķīdušo organisko fosforu nekā organisko slāpekli. Mūsu rezultātus apstiprina dati no literatūras, jo ir pierādīts, ka cianobaktērijai *M. aeruginosa* piemīt augsta organiskā fosfora mineralizēšanas kapacitāte (Giraudet u.c., 1997).

Mūsu pētījumi liecina, ka cianobaktērijas *M. aeruginosa* izmanto upju ienestās izšķīdušās organiskās vielas tad, ja vidē nav pieejams izšķīdušais neorganiskais fosfors un slāpeklis. Tomēr tā kā cianobaktēriju kultūra nebija aksēniska, tāpēc mēs nevaram skaidri pateikt, ka *M. aeruginosa* slāpekli un fosforu no alohtonās DOM uzņēma tieši bez citu mikroorganismu palīdzības. Tomēr mūsu pētījumu rezultāti uzskatāmi parāda, ka DOM palielina cianobaktēriju *M. aeruginosa* biomasu un izmaina šūnu sastāvu. Daļa no uzņemtā slāpekļa cianobaktēriju šūnās nonāk DOM mikrobiālās mineralizācijas rezultātā, un iespējams, ka arī miksotrofijas rezultātā.

**Pētījumi apstiprināja hipotēzi, ka vasarā, kad izšķīdušais neorganiskais slāpeklis un fosfors iesāļos piekrastes ūdeņos ir patērēts, cianobaktērija *Microcystis aeruginosa* var uzņemt slāpekli un fosforu no humīnvielām bagātās alohtonā izšķīdušās organiskās vielas.**

## 5.5 Bakterioplanktona daudzgadīgās izmaiņas Rīgas līča centrālajā daļā un piekrastē

Intensīvi zinātniski pētījumi Rīgas līcī par sugu sastāvu un vides faktoru ietekmi sākās laika periodā no 1914. līdz 1940. gadam Latvijas Universitātes Hidrobioloģijas stacijas paspārnē. Pēc Otrā Pasaules kara zinātniski-pētnieciskā darbība turpinājās zivsaimniecības un okeanogrāfijas zinātniski-pētnieciskos institūtos (Лагановска & Качалова, 1990), bet nopietni mikrobioloģijas darbi, kā arī antropogēnā piesārņojuma ietekmes pētījumi uz jūras biotopiem aizsākās pagājušā gadsimta 70-os gados, kad tika izveidota Jūras pētniecības laboratorija ZA Bioloģijas institūta paspārnē. Mūsu pētījumi papildina literatūrā pieejamos datus par mikroorganismu izplatību Rīgas līcī (Мелберга & Вавере, 1974; Апине, 1984; Апине & Марцинкевича, 1987; Апине & Ботва, 1982; Apine & Pfeifere, 1995; u.c.), ar jaunām atziņām par mikroorganismu izplatību un aktivitāti Rīgas līcī.

Salīdzinot mūsu pētījumu rezultātus, kas iegūti 90-to gadu beigās ar agrākiem pētījumiem, tika konstatētas interesantas likumsakarības baktēriju skaita ilglaicīgā dinamikā. Jūras monitoringa darbinieces L. Dakša un J. Kostričkina laikā no 70-to gadu beigām līdz 80-to gadu beigām ir konstatējušas skaidri izteiktu TBN un BB pieauguma tendenci līča centrālās daļas 119. stacijā pavasaros (maijā) un rudenos (oktobrī). Pavasaros TBN pieaugums konstatēts no 1,73 līdz  $3,92 \times 10^9$  šL<sup>-1</sup> un BB no 84 līdz 138  $\mu\text{gC L}^{-1}$ , bet rudenos no 1,98 līdz  $3,19 \times 10^9$  šL<sup>-1</sup> un no 101 līdz 123  $\mu\text{gC L}^{-1}$  ( $r^2=0,77$ ,  $p=0,002$  un  $r^2=0,86$ ,  $p=0,001$ , sekojoši) (HELCOM, 1996). TBN un BB vērtību pakāpeniska pieaugšana aukstajās sezonās no 70-to gadu beigās līdz 1990. gadam stacijā, kas atrodas 30 km no Daugavas grīvas, norāda uz pakāpenisku līča eitrofikāciju ar alohtono mikrobiālo piesārņojumu, kas ienests no sauszemes, jo tradicionāli šajā laikā ūdens temperatūra ir zema, no 3 līdz 6°C, un baktēriju fizioloģiskā aktivitāte ir nomākta, tāpēc baktēriju skaits un biomasa bez ietekmes no sistēmas ārpusē šeit palielināties nevarēja. Mūsu vēlākie novērojumi turpina datu rindu un liecina par TBN un BB vērtības pakāpenisku samazināšanos vēlākā laika posmā. 90-to gadu vidū 119. stacijā maijā tika konstatētas vairs  $2,97 \times 10^9$  šL<sup>-1</sup> un 207  $\mu\text{gC L}^{-1}$ . Pēc tam, līdz 90-to gadu beigām, turpinājās TBN un BB skaita samazināšanās līdz  $1,83 \times 10^9$  šL<sup>-1</sup> un 63  $\mu\text{gC L}^{-1}$ , t.i., līdz

vērtībām, kas 119. stacijai bija raksturīgas 70-to un 80-to gadu mijā (9. tab.) un ir raksturīgas līča centrālajai daļai.

9. tab.

**Ilglaicīga baktēriju kopējā skaita (TBN), baktēriju biomasas (BB) saprofito baktēriju skaita dinamika 119. stacijas 0,5m horizontā .**

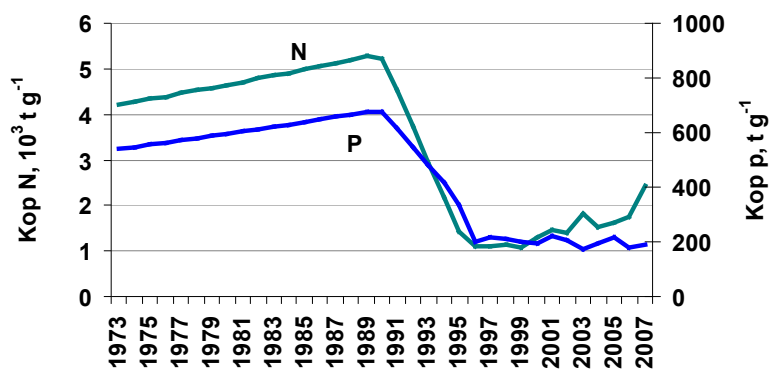
	<b>Gads</b>	<b>TBN</b> <b>x 10<sup>9</sup> šL<sup>-1</sup></b>	<b>BB</b> <b>µgCL<sup>-1</sup></b>
<b>Maijs</b>	1979-83 *	1,73	84
	1984-88 *	2,75	162
	1989-90 *	3,92	214
	1995	2,97	207
	1997	1,27	59
	1999	1,83	63
<b>Oktobris</b>	1979-83 *	1,98	101
	1984-88 *	2,15	122
	1989-90 *	3,19	183
	1995	1,65	115
	1997	1,54	87

\* - Daksha & Kostrichkina , HELCOM (1996).

TBN un BB skaita pieaugums laika periodā no 70-to gadu beigām līdz 90-tiem gadiem skaidrojams ar to, ka padomju laikā Latvijas pilsētās notika intensīva rūpniecības un attīstība, ko pavadīja augoša mēslojumu, pesticīdu un herbicīdu izmantošana lauksaimniecībā lauku rajonos. Šajā laikā reāli nedarbojās valstiski ierobežojumi

notekūdeņu noplūdes ierobežošanai. Pirmās vides pasliktināšanās pazīmes Rīgas līcī esot novērotas jau pagājušā gadsimta 50-tos gados, kad ar Daugavu, Lielupi, Gauju, Salacu, Pērnavas u.c. upēm Rīgas līcis katru gadu saņēma neattīrītus notekūdeņus no Latvijas un Igaunijas, ko papildināja piesārņojums no gaisa un no kuģiem (Ojaveer, 1995). Līdz 1991. gadam, kad darbu sāka Rīgas notekūdeņu attīrīšanas iekārtas, Rīgas pilsēta bija vislielākais piesārņojuma avots Rīgas līča sateces baseinā. Municipālie, industriālie un lietus notekūdeņi no Rīgas tika tieši iepludināti Daugavā, kas pēc tam nonāca līcī. Pēc Vides aizsardzības aģentūras datiem Rīga katru gadu iepludināja  $224 \times 10^6 \text{ m}^3$  notekūdeņus, no kuriem tikai  $<5,6\%$  bija bioloģiski attīrīti. Rīga viena pati līcī ienesa 59% labilo organisko vielu, 24% kopējo fosforu un 5,1% kopējo slāpekli. Par līča eitrofikāciju liecināja arī pieaugoša pirmprodukcija un augstais piesārņojums ar fekālajiem mikroorganismiem (Ojaveer, 1995, Apine & Pfeifere, 1995).

No 1991. gada rudens veiksmīgi ir sākušas darbu Rīgas attīrīšanas iekārtas Daugavgrīvā. Tam sekoja ekonomiskā recesija, kad par 50% samazinājās barības vielu piensums līcim (HELCOM, 1996, 1997), kas kopā daudzkārtīgi samazināja antropogēno slodzi uz Rīgas līci, skat. 24. attēlu. Samazinoties antropogēnajai slodzei, samazinājās arī TBN un BB vērtības līča centrālās daļas 119. stacijā laika periodā no 90-to gadu vidus līdz 90-to gadu beigām.



24. att. Slāpekļa un fosfora piensums Rīgas līcim ar komunālajiem notekūdeņiem laikā no 1973. līdz 2007. gadam (izmantoti SVA dati; Kirstuka, 2008; Müller-Karulis & Aigars, npublicēti dati).

Uz krasu mikrobiālā stāvokļa pasliktināšanos laika periodā no 70-to gadu beigām līdz 80-to gadu beigām norāda arī sanitārās mikrobioloģijas rādītāji, jo 80-to gadu beigās Rīgas līča dienviddaļas piekrastē posmā no Jaunķemeriem līdz Skultei tika noteikts ļoti augsts bakteriālais piesārņojums, kad sanitārās stāvoklis Rīgas līča rekreācijas zonā bija **neapmierinošs gandrīz visa gada garumā pierādot nepietiekoši attīrītu notekūdeņu ieplūšanu līcī**. Par to, ka vēlākā periodā sanitārais stāvoklis līcī uzlabojās liecina mūsu pētījumi, kas notika 90-to gadu beigās, vasaras vidū, un bijušo Nacionālā valsts veselības centra un Sabiedrības veselības aģentūras, kā arī Veselības inspekcijas peldūdens monitoringa ikgadējās atskaites un pārskati (Anonīms, 2009, 2010). Pēdējos gados jūras peldvietu mikrobioloģiskā kvalitāte kopumā ir laba. Pēc Sabiedrības veselības aģentūras datiem 2005. gadā Baltijas jūras un Rīgas līča peldvietās neatbilstība pēc mikrobioloģiskajiem rādītājiem konstatēta tikai 3,5 % paraugos, bet 2008. gadā 9 % paraugu. 2009. gadā mikrobioloģiskās kvalitātes prasībām ilglaicīgā perspektīvā neatbilda 11 % (Anonīms, 2010).

Par darbu vides kvalitātes uzlabošanas jomā liecina arī Latvijas valsts politika, jo 2004. gada 31. martā ir pieņemta EK Rīcības programma "Par komunālo notekūdeņu un bīstamo vielu radītā virszemes ūdeņu piesārņojuma samazināšanu laikposmā no 2004. līdz 2020. gadam". Savukārt Eiropas Kopienas padomes 1991. gada 21. maija direktīvas "Par komunālo notekūdeņu attīrīšanu" (91/271/EEC) ieviešanai ir noteikts pārejas periods līdz 2015. gadam, kad plānots sakārtot ūdenssaimniecību 88 Latvijas pilsētās un lielākajās apdzīvotajās vietās. Rīcības programmas mērķis ir samazināt piesārņojumu, kas radies komunālo notekūdeņu novadīšanas dēļ, un bīstamo vielu radīto virszemes ūdeņu piesārņojumu. Viens no sagaidāmajiem rezultātiem ir lai virszemes ūdeņu kvalitāte atbilstu vides kvalitātes normatīviem. Un lai apdzīvotajās vietās, kurās ir vairāk nekā 2000 iedzīvotāju, 95 % komunālo notekūdeņu tiktu savākti un attīrīti atbilstoši normatīvo aktu prasībām. Šo pasākumu rezultātā Rīgas līča un Baltijas jūras piekrastē ūdens kvalitāte pagaidām turpina saglabāties laba.

**Samazinoties antropogēnajai slodzei uz Rīgas līča ekosistēmām, ir notikusi sanitāri mikrobiālā stāvokļa uzlabošanās piekrastē, kā arī iespējams, ka baktēriju kopējā skaita un biomasas atgriešanās pie vērtībām, kas centrālās daļas 119. stacijai bija raksturīgas 70-to gadu beigās.**

## 6 SECINĀJUMI

Rīgas līča piekraste atšķiras no atklātās daļas ar augstu baktēriju skaitu un aktivitāti, jo heterotrofo baktēriju attīstību veicina paaugstināta alohtonās organiskās un neorganiskās vielas notece no upēm

Vasarās, baktēriju skaitu un produkciju līcī ietekmē augstā ūdens temperatūra, bet reģionos, kuros biogēnu rezerves ir izsmeltas, baktēriju kopējais skaits un biomasas pieaug proporcionāli pavedienveida cianobaktēriju biomasas pieaugumam virzienā no Daugavas grīvas uz līča atklāto daļu

Rīgas līča atklātās daļas bakterioplanktona skaita un produkcijas attīstību veicina autohtonais DOM, kas veidojas ekosistēmas iekšienē fitoplanktona ekskrecijas, vielmaiņas, šūnu lizēšanās u.c. procesos

Alohtonā, ar humīnvielām bagātā DOM inhibē Rīgas līča atklātās daļas bakterioplanktona un vasaras fitoplanktona attīstību, kas saistīts ar neatbilstošām C, N un P proporcijām, kas pastiprina biogēnu limitāciju, kā arī ar Pērnavas upes DOM refraktoro raksturu un ķīmisko stabilitāti

Slāpekļa un fosfora limitējošos apstākļos ar humīnvielām bagātā alohtonā DOM veicina piekrastes cianobaktēriju *Micricystis aeruginosa* skaita, biomasas, *in vivo* fluorescences un hlorofila *a* pieaugumu, pateicoties bakteriālai darbībai

Alohtonā DOM labvēlīgi ietekmē *M. aeruginosa* šūnu ķīmisko sastāvu, izmainot slāpekļa un fosfora proporcionālo attiecību no fosfora limitētām uz sabalansētām attiecībām

Cianobaktēriju *Microcystis aeruginosa* masveida savairošanās laikā ar tām asociētais heterotrofais bakterioplanktons patērē ar humīnvielām bagātu upju ienesto izšķīdušo organisko vielu veic tās biodegradāciju. Eksperimentālā sistēmā tika pierādīts, ka vairāk par 50 % no alohtonā DON ir bioloģiski izmantojami

Ar cianobaktērijām asociētās heterotrofās baktērijas mineralizē alohtono DOM, atbrīvojot vienkāršus, viegli izmantojamus slāpekļa savienojumus (nitrātus, nitrītus un amoniju), tādējādi nodrošinot *M. aeruginosa* ar viegli izmantojamiem slāpekļa savienojumiem



## 7 IZMANTOTĀ LITERATŪRA

Andrushaitis A., Seisuma Z., Legzdina M., Lensh E., 1995. River load of eutrophying substances and heavy metals into the Gulf of Riga. In: *Ecosystem of the Gulf of Riga between 1920 and 1990* (E. Ojaveer, red.), Estonian Academy Publishers, Tallinn, 32-41.

Anonīms, 2010. Pārskats par peldvietu ūdens kvalitāti 2009. gada peldsezonā. <http://www.vi.gov.lv/>.

Anonīms, 2009. Pārskats par peldvietu ūdens kvalitāti 2005-2008. gadu peldsezonās. <http://sva.vi.gov.lv/>.

Anonīms, 2003. Pinnaveekogude ökoloģilise klasifikācijas vāļatōōtamine ja sūsteemi kontroōo looduses. Tallinn, 33 lpp.

Anonīms, 2006. Lōhe Eesti jōgedes. Tartu, 100 lpp.

Anonīms, 1999. Pārnu River Basin Management Plan, Phare/Tacis CBC project BSPF/9803/096. 64 lpp.

Apine S., Pfeifere M., 1995. Quantitative dynamics of coliform bacteria in the southern coastal area of the Gulf of Riga. In: *Ecosystem of the Gulf of Riga between 1920 and 1990*, (E. Ojaveer, red.), Estonian Academy Publishers, Tallinn, 160-163.

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.

Azam F., Malfatti F., 2007. Microbial structuring of marine ecosystems. *Nat. Rev. Microbiol.*, 5: 782-791.

Balode M., 1999. *Fitoplanktons kā Rīgas līča vides kvalitātes rādītājs*, Dis.tēzes LU, Rīga, 65 lpp..

Balode M., Purina I., 1996. Harmful phytoplankton in the Gulf of Riga (the Baltic Sea). In: *Harmful and Toxic Algal Blooms* (Yasumoto T., Oshima Y., Fukuyo Y., red.). Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, 69-72.

Balode M., Purina I., Béchemin C., Maestrini S.Y., 1998. Effects of nutrient enrichment on the growth rates and community structure of summer phytoplankton from the Gulf of Riga, Baltic Sea. *J. Plankt. Res.*, 20: 2251-2272.

Barnes R.S.K., Hughes R.N., 1999. An Introduction to Marine Ecology. Blackwell, *Science*, 286 lpp..

Bauer J.E., Williams P.M., Druffel E.R.M., 1992. C14 activity of dissolved organic carbon fractions in the North-Central Pacific and Sargasso Sea. *Nature*, 357: 667-670.

Bell W.H., 1983. Bacterial utilization of algal extracellular products. 3. The specificity of algal-bacterial interaction. *Limnol. Oceanogr.*, 28: 1131-1143.

Bell W.H., Sakshaug E., 1980. Bacterial utilization of algal extracellular products. 2. A kinetic study on natural population. *Limnol. Oceanogr.*, 25: 1021-1033.

Bell R.T., Ahlgren G.M., Ahlgren I., 1983. Estimating bacterioplankton production by measuring [3H]thymidine incorporation in a eutrophic Swedish lake. *Appl. Environ. Microbiol.*, 45: 1709-1721.

Benner R., Biddanda, B., Black, B., McCarthy, M., 1997. Abundance, size distribution, and stable carbon and nitrogen isotopic compositions of marine organic matter isolated by tangential-flow ultrafiltration. *Mar. Chem.*, 57: 243-263.

Berg G.M., Balode M., Purina I., Bekere S., Bèchemin C., Maestrini S., 2003. Plankton community composition in relation to availability and uptake of oxidized and reduced nitrogen. *Aquat. Microb. Ecol.*, 30: 2163-274.

Berg GM, Glibert PM, Jørgensen NOG, Balode M, Purina I., 2001. Variability in inorganic and organic nitrogen uptake associated with riverine nutrient input in the Gulf of Riga, Baltic Sea. *Estuaries*, 24: 204-214.

Berman T., Bèchemin C., Maestrini S.Y., 1999. Release of ammonium and urea from dissolved organic nitrogen in aquatic ecosystems. *Aquat. Microb. Ecol.*, 16: 295-302.

Berman T., Chava S., 1999. Algal growth on organic compounds as nitrogen sources. *J. Plankton Res.*, 21: 1423-1437.

Berman T., Chava S., Kaplan B., Wynne D., 1991. Dissolved organic substrates as phosphorus and nitrogen sources for axenic batch cultures of freshwater green algae. *Phycologia*, 30: 339-345.

Bertilsson S., Jones J.B., 2003. Supply of dissolved organic matter to aquatic ecosystems: autochthonous sources. In: *Aquatic Ecosystems: Interactivity of Dissolved Organic Matter* (Findlay S.T., Sinsabaugh R.L. red.), 3-25.

Bērziņš V., 1995. Hydrobiology. In: *Ecosystem of the Gulf of Riga Between 1920 and 1990*. (E.Ojaveer, red.), Estonian Academy Publishers, Tallinn, 7-32.

Bjørnsen P.K., 1986. Bacterioplankton growth yield in continuous seawater cultures. *Mar. Eco. Prog. Ser.*, 30: 191-196.

Brand L.E., Guillard R.R.L., Murphy L.S., 1981. A method for rapid and precise determination of acclimated phytoplankton reproduction rates. *J. Plankton. Res.*, 31: 193-201.

Bratbak G., Thingstad T.F., 1985. Phytoplankton-bacteria interactions: an apparent paradox? Analysis of a model system with both competition and commensalism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 25: 23-30.

Bushaw-Newton K., Moran M.A., 1999. Photochemical formation of biologically available nitrogen from dissolved humic substances in coastal marine environments. *Aquat. Microb. Ecol.*, 18: 285-292.

Carlsson P., Granéli E., 1993. Availability of humic bound nitrogen for coastal phytoplankton. *Estuar. Coastal and Shelf Sci.*, 36: 433-447.

Carlsson P., Zuleika S. A., Graneli E., 1993. Nitrogen bound to humic matter of terrestrial origin- a nitrogen pool for coastal phytoplankton? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 97: 105-116.

Carlsson P., Granéli E., 1998. Utilization of dissolved organic matter (DOM) by phytoplankton, including harmful species. In: *Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms* (Anderson D.M., Cembella A.D., Hallegraeff G.M. red.). Springer-Verlag, Berlin; NATO-ASI Series, Vol. G41: 509-524.

Carlsson P.E., Granéli E., Tester A., Boni L., 1995. Influences of riverine humic substances on bacteria, protozoa, phytoplankton and copepods in a coastal plankton community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 127: 213-221.

Chirac C., Casadevall E., Largeau C., Metzger P., 1985. Bacterial influence upon hydrocarbon production of the green alga *Botryococcus braunii*. *J. Phycol.*, 21: 380.

Choi J.W., Sherr B.S., Sherr E.B., 1999. Dead or alive? A large fraction of ETC-inactive marine bacterioplankton cells, as assessed by reduction of CTC, can become ETS-active with incubation and substrate addition. *Aquat. Microb. Ecol.*, 18: 105-115.

Cottrell M.T., Kirchman D.L., 2000. Natural assemblages of marine Proteobacteria and members of Cytophaga-Flavobacter cluster consuming low and high molecular weight DOM. *Appl. Environ. Microb.*, 66: 1692-1697.

Danger M., Oumarou C., Benest D., Lacroix G., 2007. Bacteria can control stoichiometry and nutrient limitation of phytoplankton. *Funct. Ecol.*, 21: 202-210.

Daufresne T., Loreau M., 2001. Ecological stoichiometry, primary producer-decomposer interactions, and ecosystem persistence. *Ecology*, 82: 3069-3082.

DeLong E.F., Franks D.G., Alldredge A.L., 1993. Phylogenetic diversity of aggregate- attached vs. free-living marine bacterial assemblages. *Limnol. Oceanogr.*, 38: 924-934.

DeMott W.R., Dhawale S., 1995. Inhibition of *in vitro* protein phosphatase activity in three zooplankton species by microcystin-LR, a toxin from cyanobacteria. *Arch. Hydrobiol.*, 134: 417-424.

Edler L., 1979. Recommendations on the methods for marine biological studies in the Baltic Sea phytoplankton and chlorophyll. Dept. of Marine Botany, University of Lund. *Lund Publ. of the Baltic Marine Biologists*, 5: 1-38.

Elser J.J., Elser M.M., MacKay N.A., Carpenter S.R., 1988. Zooplankton-mediated transitions between N- and P-limited algal growth. *Limnol. Oceanogr.*, 33: 1-14.

Fleming R.H. 1940. The composition of plankton and units for reporting populations and production. *Proceedings of the 6th Pacific Scientific Congress*, California, 1939: 535-540.

Furman J.A., Azam F., 1980. Bacterioplankton secondary production estimates for coastal waters of British Columbia, Antarctica, and California. *Appl. Environ. Microbiol.*, 39: 1085-1095.

Giraudet H., Berthon J.L., Buisson B. 1997. A comparison of the daily alkaline phosphatase activity of a cyanobacterium (*Microcystis aeruginosa*) and a diatom (*Synedra capitata*). *C. R. Acad. Sci. III*, 320: 451-458.

Goldman J.C., Caron D.A., Dennet M.R., 1987. Regulation of gross growth efficiency and ammonium regeneration in bacteria by C:N ratio. *Limnol. Oceanogr.*, 32: 1239-1252.

Goldman J.C., Dennett M.R., 1991. Ammonium regeneration and carbon utilization by marine bacteria grown on mixed substrates. *Mar. Biol.*, 109: 369-378.

Gran H., 1931. On the conditions for the production of plankton in the sea. *Rap. Proces.*, 75: 37-46.

Granéli E., Edler L., Gedziorowska D., Nyman U., 1985. Influence of humic and fulvic acids on *Prorocentrum minimum* (Pav.). J. Schiller. In: *Toxic Dinoflagellates* (Anderson D. M., White A. W. and Baden D. G., red.). Elsevier Science Publishing Co., Inc. North-Holland, 201-206.

Granéli E., Johansson N., Panosso, R., 1998. Cellular toxin contents in relation to nutrient conditions for different groups of phycotoxins. In *Harmful Algae*. (Reguera B., Blanco J., Fernandez M. L. and Wyatt T. red.), Xunta de Galicia and Intergovern. Oceanographic Comm. of UNESCO, 321-324.

Guillard R.R.L., Ryther J.H., 1962. Studies on marine planktonic diatoms I. *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervacea* (Cleve) Gran. *Can. J. Microb.*, 8: 229-239.

Haines K.C., Guillard R.R.L., 1974. Growth of vitamin B12 requiring marine diatoms with vitamin B12 producing marine bacteria. *J. Phycol.*, 10: 245-252.

Heinänen A., Kononen K., Kuosa H., Kuparinen H., Mäkelä K., 1995. Bacterioplankton growth associated with physical fronts during cyanobacterial bloom. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 16: 233-245.

HELCOM (2007). *Thematic Assessment Climate Change in the Baltic Sea Area*, Helsinki commission, Somija, 54 lpp..

HELCOM, 1996. *Third Periodic Assessment of the State of the Marine Environment of the Baltic Sea*, No 64 B, 1989-1993. Helsinki, 251.

HELCOM, 1997. *Overview on activities 1996*. In: *Baltic Sea Environment Proceedings 65*, Helsinki Commission, Helsinki: 22 lpp.

Hensell D.A., Carlson C.A., 2001. Marine dissolved organic matter and carbon cycle. *Oceanography*, 14: 41-49.

Hobbie, J.E., Daley, R.L., Jasper, S., 1977. Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.*, 33; 1225-1228.

Hoppe H.G., 1981. Blue-green algae agglomeration in surface water: a microbiotope of high bacterial activity. *Kieler Meeresforsch.*, 5: 291-303.

Jespersen A.M., Christofersen K., 1987. Measurements of chlorophyll-*a* from phytoplankton using ethanol as extraction solvent. *Arch. Hydrobiol.*, 109: 445-454.

Jiirgens K., Gude H., 1994. The potential importance of grazing-resistant bacteria in planktonic systems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 112: 169-188.

Jørgensen N.O.G., Tranvik L.J., Berg G.M., 1999. Occurrence and bacterial cycling of dissolved nitrogen in the Gulf of Riga, the Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 191: 1-18.

Kahru M., Horstmann U., Rud O., 1994. Satellite detection of increased cyanobacteria blooms in the Baltic Sea: natural fluctuation or ecosystem change? *Oceanology*, 23: 469-472.

Karner M., Herndl G.J., 1992. Extracellular enzymatic activity and secondary production in free-living and marine-snow-attached bacteria. *Mar. Biol.*, 113: 341-347.

Kirchman D., Mitchell R., 1982. Contribution of particle-bound bacteria to total microheterotrophic activity in five ponds and two marshes. *Appl. Environ. Microbiol.*, 40: 200-209.

Kirstuka I., 2008. *Piesārņojuma slodzes uz Baltijas jūru samazināšanai un jūras ūdeņu kvalitātes uzlabošanai veikto notekūdeņu attīrīšanas pasākumu Latvijas piekrastes teritorijā efektivitātes novērtējums*, VentEko, 112 lpp..

Kļaviņš M., Rodinovs V., 2007. Long-term changes of river discharge regime in Latvia. In: *Climate Change in Latvia* (Kļaviņš M., red.). University of Latvia, Riga, 21–36.

Kļaviņš M., Rodinovs V., Kokorīte I., 2002. *Chemistry of surface waters in Latvia*, University of Latvia, Riga, 285 lpp.

Kļaviņš M., 1997. *Aquatic humic substances: characterization, structure and genesis*. Rīga, 234 lpp.

Kononen K., Sellner K.G., 1995. Toxic cyanobacteria blooms in marine, estuarine and coastal ecosystems. In: *Harmful Marine Algal Blooms, 6th Internat. Conf. Toxic Mar. Phytoplankton* (Lassus P., Arzul G., Erard-Le Denn E., Gentien P. & Marcaillou-Le Baut C., red.), Nantes, France, 858-860.

Koroleff F., 1976. Determination of ammonia. In: *Methods of Seawater Analyses* (Grasshoff K., Ehrhardt M., Kremling K., red.). Verlag Chemie, Weinheim, Germany, 126-133.

Lancelot C., 1983. Factors affecting phytoplankton extracellular release in the Southern Bight of the North Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 12: 115-121.

Larsson U., Hagström Å. 1979. Phytoplankton exudate release as an energy source for the growth of pelagic bacteria. *Mar. Biol.*, 2: 199-206.

Laznik M., Stålnacke P., Grimvall A., Wittgren H.B. 1999. Riverine inputs of nutrients to the Gulf of Riga- temporal and spatial variations. *J. Mar. Syst.*, 23: 11-25.

Lignell R., 1990. Excretion of organic carbon by phytoplankton: its relation to algal biomass, primary productivity and bacterial secondary productivity in the Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 68: 85-99.

Maestrini S.Y., Balode M., Béchemin C., Purina I., Verite C., 1997. Nutrients limiting the Algal Growth Potential (AGP) in the Gulf of Riga, eastern Baltic Sea, in spring and early summer. *La Mer*, 35: 49-68.

Maestrini S.Y., Balode M., Béchemin C., Purina I., 1999. Nitrogenous organic substances as potential nitrogen sources, for summer phytoplankton in the Gulf of Riga, eastern Baltic Sea. *Plankton Biol. Ecol.*, 46: 8-17.

Manage M., Kawabata Z., Nakano S., 2001. Dynamics of cyanophage-like particles and algicidal bacteria causing *Microcystis aeruginosa* mortality. *Limnology*, 2: 73-78.

Martinez J., Smith D. C., Steward G. F., Azam F., 1996. Variability in ectohydrolytic enzyme activities of pelagic marine bacteria and its significance for substrate processing in the sea. *Aquat. Microb. Ecol.*, 10: 223-230.

Maruyama T., Kato K., Yokoyama A., Tanaka T., Hiraishi A., Park H.D., 2003. Dynamics of microcystin-degrading bacteria in mucilage of *Microcystis*. *Microbial Ecol.*, 46: 279-288.

Meybeck M., 1982. Carbon, nitrogen, and phosphorus transport by World Rivers. *Am. J. Sc.*, 282: 401-450.

Moran M.A., Hodson R.E., 1990. Bacterial production on humic and nonhumic components of dissolved organic carbon. *Microbial Ecol.*, 13: 13-29.

Murphy J., Riley J.P., 1962. A modified single solution method for determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim Acta.*, 27: 31-36.

Obernosterer I., Herndl G.J. 1995. Phytoplankton extracellular release and bacterial growth: dependence on the inorganic N: P ratio. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 116: 247-257.

Ojaveer E., 1995. Large-scale processes in the ecosystem of the Gulf of Riga. In: *Ecosystem of the Gulf of Riga between 1920 and 1990* (E. Ojaveer, red.) Estonian Academy Publishers, Tallinn, 268-277.

Orr P.T., Jones G.J., 1998. Relationship between microcystin production and cell division rates in nitrogen-limited *Microcystis aeruginosa* cultures. *Limnol. Oceanogr.*, 43: 1604–1614.

Paerl H.W., 1976. Specific associations of the bluegreen algae *Anabaena* and *Aphanizomenon* with bacteria in freshwater blooms. *J. Phycol.*, 12: 432-435.

Paerl H.W., 1988. Nuisance of phytoplankton blooms in coastal, estuarine and inland waters. *Limnol. Oceanogr.*, 33: 823-828.

Paerl H.W., 1991. Ecophysiological and trophic implication of light-stimulated amino acid utilization in marine picoplankton. *Appl. Environ. Microbiol.* 57: 473–479.

Palenik B., Kieber D.J., Morel F.M.M., 1988/1989. Dissolved organic nitrogen use by phytoplankton: the role of cell-surface enzymes. *Biological Oceanography*, 6: 347-354.

Palenik B., Morel F.M.M., 1990. Comparison of cell-surface l-amino acid oxidases from several marine phytoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 59: 195-201.

Panosso R., Granéli E., 2000. Effects of dissolved organic matter on the growth of *Nodularia spumigena* (Cyanophyceae) cultivated under N or P deficiency. *Mar. Biol.*, 136: 331-336.

Parker B.C., Bold N.C., 1961. Biotic relationships of soil algae and other microorganisms. *Amer. J. Bot.*, 143: 185- 197.

Pinhassi J., Zweifel U.L., Hagstrom A., 1997. Dominant marine bacterioplankton species found among colony-forming bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.*, 63: 3359-3366.



Platpīra V., 1995. Heterotrophic bacteria. In: *Ecosystem of the Gulf of Riga between 1920 and 1990* (E. Ojaveer, red.) Estonian Academy Publishers, Tallinn, 139-159.

Pomeroy L.R., 1974. The ocean's food web, a changing paradigm. *Bioscience*, 24: 499-504.

Porter K., Freig Y.S., 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.*, 25: 943-948.

Prince N.M., Cochlan W.P., Harrison P.J., 1985. Time course of uptake of inorganic and organic nitrogen by phytoplankton in the Strait of Georgia: comparison of frontal and stratified communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 27: 39-53.

Pujo-Pay M., Raimbault P., 1994. Improvement of the wet-oxidation procedure for simultaneous determination of particulate organic nitrogen and phosphorus collected on filters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 105: 203-207.

Purina I., Balode M., Béchemin C., Poder T., Vérité C., Maestrini S., 2004. Influence of dissolved organic matter from terrestrial origin on the changes of dinoflagellates composition in the Gulf of Riga, Baltic Sea. *Hydrobiologia*, 514: 127-137.

Puriņa I., 2008. Organisko un neorganisko biogēnu ietekme uz Rīgas līča fitoplanktona struktūru un potenciāli toksisko aļģu attīstību. Dis.tēzes LU, Rīga, 81 lpp..

Rahm L., Conley P., Sanden F., Wulf F., Stalnacke P., 1996. Time series analyses of nutrient inputs to the Baltic Sea and changing DSi:DIN ratios. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 130: 221-228.

Redfield A.C., 1934. On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton. In: *James Johnstone Memorial Volume* (Daniel R.J., red.), The University Press, Liverpool, 176-192.

Rhee G.Y., 1978. Effects of N:P atomic ratios and nitrate limitation on algal growth, cell composition and nitrate uptake. *Limnol. Oceanogr.*, 23: 10-25.

Richardson L.L., Stolzenbach K.D., 1995. Phytoplankton cell size and the development of microenvironments. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 16: 185-192.

Riemann L., Steward G. F., Azam F., 2000. Dynamics of bacterial community composition and activity during a mesocosm diatom bloom. *Appl. Environ. Microbiol.*, 66: 578-587.

Rodriguez G. G., Phipps D., Ishiguro K., Ridgway H. F., 1992. Use of a fluorescent redox probe for direct visualization of actively respiring bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.*, 58: 1801–1808.

Sakshaug E., Holm-Hansen O., 1977. Chemical composition of *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve and *Pavlova (Monochrysis) lutheri* (Droop) Green as a function of nitrate-, phosphate-, and iron-limited growth. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 29: 1–34.

Schöllhorn E., Granéli E., 1996. Influence of different nitrogen to silicic acid ratios and artificial mixing on the structure of a summer phytoplankton community from the Swedish west coast (Gullmar Fjord). *J. Sea Res.*, 35: 159-167.

Seppälä J., Balode M., 1999. Spatial distribution of phytoplankton in the Gulf of Riga during spring and summer stages. *J. Marine Syst.*, 23: 51-67

Simon M., Alldredge A.L., Azam F., 1990. Bacterial carbon dynamics on marine snow. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 65: 205-211.

Smith D.C., Azam F., 1992. A simple, economical method for measuring bacterial protein synthesis rates in seawater using <sup>3</sup>H-leucine. *Mar. Microb. Food Webs.*, 6: 107-114.

Solomon P.S., Janson S., Granéli E., 2003. Molecular identification of bacteria associated with filaments of *Nodularia spumigena* and their effect on the cyanobacterial growth. In: *Harmful algae*, 2: 261-372.

Søndergaard M., Middelboe M., 1995. A cross-system analysis of labile dissolved organic carbon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 118: 283-294.

Stålnacke P., Grimvall A., Sundblad K., Tonderski A., 1999. Estimation of riverine loads of nitrogen and phosphorus to the Baltic Sea, 1970-1993. *Environ. Monit. Assess.*, 58: 173-200.

Stepanauskas R., Jørgensen N.O.G., Eigaard O.R., Zvikas A., Tranvik L.J., Leonardson L. 2002. Summer inputs of riverine nutrients to the Baltic Sea: Bioavailability and eutrophication relevance. *Ecol. Monogr.*, 72: 579-597.

Stepanauskas R., 2000. Utilization of terrestrially derived dissolved organic nitrogen by aquatic bacteria. Dis. tēzes, Lundas univesritāte, Zviedrija, 118 lpp..

Stepanauskas R., Leonardson L., Tranvik L.J. 1999. Bioavailability of wetland-derived DON of freshwater and marine bacterioplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 44: 1477-1485.

Stolte W., Balode M., Carlsson P., Grzebyk D., Janson S., Lips I., Panosso R., Ward C.J., Granéli E. 2007. Stimulation of nitrogen-fixing cyanobacteria in a Baltic Sea plankton community by land-derived organic matter or iron addition. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 327: 71-82.

Tamminen T., Irmisch A., 1996. Urea uptake kinetics of midsummer planktonic community on the SW coast of Finland. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 130: 201-211.

Thomas R.H., Walsby A.E., 1986. Buoyancy regulation in a strain of *Microcystis*. *J. Gen. Microbiol.*, 131: 799–809.

Tonk L., Bosch K., Visser P.M., Huisman J., 2007. Salt tolerance of the harmful cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. *Aquat. Microb. Ecol.*, 46: 117-123.

Tuomi P., Kuuppo P., 1999. Viral lysis and grazing loss of bacteria in nutrient- and carbon-manipulated brackish water enclosures. *J. Plankton Res.*, 21: 923–937.

Tuomi P., Suominen K., Autio R., 1999. Phytoplankton and bacterioplankton production and bacterial biomass in a fjord like bay- open sea gradient. *Hydrobiologia*, 393: 141-150.

Tuomi P., Torsvik T., Heldal M., Bratbak G., 1997. Bacterial population dynamics in a meromictic lake. *Appl. Environ. Microb.*, 63: 2181-2188.

Tupas L., Koike I. 1991. Simultaneous uptake and regeneration of ammonium by mixed assemblages of heterotrophic marine bacteria. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 70: 273-282.

Uthermöl H., 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplanktonmethodik. *Mitt. Int. Ver. Limnol.*, 9: 1–38

Valderrama J.C. 1995. Methods of nutrient analysis. In: *Manual on Harmful Marine Microalgae, IOC Manuals and Guides N° 33* (Hallegraeff M.G., Anderson D.M., Cembella A.D., eds.), UNESCO, Paris, pp. 251-282.

Wasmund N., Nausch G., Matthaüs W. (1998). Phytoplankton spring blooms in the southern Baltic Sea - spatio-temporal development and long-term trends. *J. Plankton Res.*, 20: 1099-1117.

Williams P.J., 2005. In *Microbial Production and the Decomposition of Organic Material* Ch. 3 (eds. Kaiser, M., Attrill, M., Jennings, S., Thomas, D.N. & Williams, P.J.le B) (Oxford Univ. Press).

Worm J., Søndergaard, 1998. Dynamics of heterotrophic bacteria attached to *Microcystis* spp. (Cyanobacteria). *Aquat. Microb. Ecol.*: 14, 19-28.

Young K., Docherty K., Maurice P., Bridgham S., 2005. Degradation of surface-water dissolved organic matter: influences of DOM chemical characteristics and microbial populations. *Hydrobiol.*, 539: 1-11.

Yurkovskis A., Kostrichkina E., Ikauniece A., 1999. Seasonal succession and growth of plankton community of the Gulf of Riga in relation to the long-term dynamics. *Hydrobiologia*, 393: 83-87.

Zimmermann H., Kausch H., 1996. Microaggregates in the Elbe Estuary: structure and colonisation during spring. *Adv. Limnol.*, 48: 85-92.

Zweifel U.L., 1999. Factors controlling accumulation of labile dissolved organic carbon in the Gulf of Riga. *Estuarine, Coast. Shelf S.*, 48: 357-370.

Zweifel U.L., Hagström Å., 1995. Total counts of bacteria include a large fraction of non-nucleoid-containing bacteria. *Appl. Environ. Microb.*, 61: 2180-2185.

Zweifel U.L., Wikner J., Hagström Å., Lundberg E., Norman B., 1995. Dynamics of dissolved organic carbon in a coastal ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, 40: 299-305.

Апине С.О. 1984. Численность и продукция бактериопланктона в Рижском заливе. *Гидробиология Рижского залива*, Рига, Зинатне, 28-39.

Апине С.О., Ботва У.Я., 1982. Санитарное состояние приустьевой зоны Рижского залива по микробиологическим показателям. *Среда и гидробиоценозы Рижского залива*, Рига, Зинатне, 123-130.

Апине С.О., Марцинкевича С.Я., 1987. Микробиологические исследования и районирование прибрежной части Балтийского моря, Рижского и Финского залива, Рига, Зинатне, 29-39.

Балоде М., Томсоне С., 1984. Развитие фитопланктона южной части Рижского залива в зависимости от условий минерального питания. *Гидробиология Рижского залива*, Рига, Зинатне, 81-95.

Лагановска Р.Ю., Качалова О.Л., 1990. *Гидробиологические исследования Балтийского моря*, Рига, Зинатне, 1-291.

Мелберга А.Г., Вавере А.К., 1974. Микроорганизмы как фактор самоочистения устьевого района реки Даугава, Рига, Зинатне, 27-40.

Романенко В.И., Кузнецов С.И., 1974. Экология микроорганизмов пресных водоемов: Лабораторное руководство, Наука, Ленинград, 194 стр..