

LATVIJAS UNIVERSITĀTE  
LU Hidroekoloģijas institūts

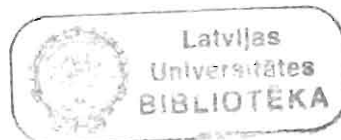
Maija Balode

**FITOPLANKTONS KĀ RĪGAS LĪČA VIDES  
KVALITĀTES RĀDĪTĀJS**

**THE USE OF PHYTOPLANKTON FOR  
ASSESSMENT OF ENVIRONMENTAL QUALITY  
OF THE GULF OF RIGA**

**ФИТОПЛАНКТОН КАК ПОКАЗАТЕЛЬ  
КАЧЕСТВА СРЕДЫ РИЖСКОГО ЗАЛИВА**

publicētie darbi



Rīga, 1998

## PUBLICĒTO DARBU SARAKSTS

### LIST OF PUBLICATIONS СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ

1. BALODE M., 1981. Effect of changes in the composition of microcomponents of marine environment on the development of monocultures of single-celled algae in the Gulf of Riga. *Experimental water toxicology*, Fasc.7, Riga, Zinatne, 142-157 (in Russian, abstract in English).
2. BALODE M., 1982a. Impact of lead on the structural and functional indices of phytoplankton in the Gulf of Riga. *Experimental water toxicology*, Fasc. 8, Riga, Zinatne, 33-50 (in Russian, abstract in English).
3. BALODE M., 1982b. Temperature-dependent toxicity of heavy metals in unicellular algae of the Baltic Sea. - *Experimental water toxicology*, Fasc.8, Riga, Zinatne, 51-58 (in Russian, abstract in English).
4. BALODE M., 1983. Methods for the study of planktonic algae toxic resistance in the Baltic Sea. In: *Development of methods for biological monitoring No 2*. Ed. by Andrushaitis G., Rodinov V., Cimdins P. Riga, Zinatne, 126-138 (in Russian).
5. SAVCHUK O. P., BALODE M., 1983. Biotic components of the Baltic Sea. Phytoplankton. - In: *Project "Baltic", No1* Ed by Davidan I. N., Savchuk O. P., Sustavova J. V., Leningrad, 142-152 (in Russian).
6. BALODE M., TOMSONE S., 1984a. Development of phytoplankton in the southern part of the Gulf of Riga according to the state of mineral nutrition. In: *Hydrology of the Gulf of Riga*. Ed. by Andrushaitis G., Laganovska R., Apine S., Riga, Zinatne, 81-95 (in Russian, abstract in English).
7. BALODE M., TOMSONE S., 1984b. Pigment composition of phytoplankton in the littoral of the Gulf of Riga. In: *Hydrology of the Gulf of Riga*. Ed. by Andrushaitis G., Laganovska R., Apine S., Riga, Zinatne, 96-108 (in Russian, abstract in English).
8. BALODE M., 1986. Application of planktonic algae of the Baltic Sea in toxicity bioassays of waste waters contaminated with heavy metals. *Symposium on ecological investigations of the Baltic Sea environment*, 16-19 March 1983 Riga, Helsinki Commission, 1985, Helsinki, Finland, 226-239.
9. BALODE M., 1987. Changes of structure and functions of marine phytoplankton by intoxication with heavy metals. *Abstracts of the Conference "Actual problems of phytoplankton research"*, 23 - 25 September 1987, Kiev USSR 86 -87 (in Russian).
10. BALODE M., 1989a. Adaptation of unicellular algae of the Baltic Sea to heavy metals. *11th BMB Symposium*, 11-16 September 1989, Szczecin, Poland, 46.
11. BALODE M., 1989b. Ecological situation in the Baltic Sea during the bloom of potentially toxic blue-green algae. *5th international conference on toxic marine phytoplankton*, 26-30 June 1989, Lund, Sweden, 27.
12. SAVCHUK O.P. & BALODE M., 1989. Phytoplankton and primary production. In: *Project "Baltic", No 4*. Ed. by Davidan I. N. & Savchuk O.P., Leningrad, 91-94 (in Russian).

13. BALODE M., 1990a. Adaptation of unicellular algae to the impact of heavy metals. *Experimental water toxicology*, fasc 14., Riga, Zinatne, 98-104 (in Russian, abstract in English).
14. BALODE M., 1990b. Spatial distribution of phytoplankton in the open Baltics and the Gulf of Finland. In: *Plankton of the Baltic Sea*. Ed. by Andrushaitis G., Laganovska R. & Apine S. Riga, Zinatne, 77- 91 (in Russian, abstract in English).
15. BALODE M., 1990c. Results of pigmentary analysis of phytoplankton in the Baltic Sea (September - October 1980). In: *Plankton of the Baltic Sea*. Ed. by Andrushaitis G., Laganovska R. & Apine S. Riga, Zinatne, 92-101 (in Russian, abstract in English).
16. LAGANOVSKA R., SEISUMA Z., APINE S., JURKOVSKA V., BALODE M. LAGZDIŅŠ G., KUĻIKOVA I., FILMANOVIČA R., BOTVA U., KĻAVA B., LEGZDIŅA V., BĒRZIŅA I., 1990. Ecological state of coastal waters and bed of the south-western region of the Baltic Sea. Riga, Zinatne, 124 p. (in Russian, abstract in English).
17. BALODE M., AUZINS A., 1991. The role of phytoplankton in eutrophication of the Gulf of Riga. 1th Congress of the world Latvian scientists, Riga, 9 (in Latvian).
18. ANDRUSHAITIS G., ANDRUSHAITIS A., APINE S., BALODE M., BOTVA U., ZVAIGZNE S., LAGANOVSKA R., LAGZDIŅŠ G., PLATPIRA V., PFEIFERE M., 1991. The present state of coastal ecosystem of the Gulf of Riga. All-Union Congress of Hydrobiological Society, Murmansk, 38-39 (in Russian).
19. BALODE M., 1991. Phytoplankton of the Baltic Sea in spring 1984. *Phytoplankton studies in the monitoring of the seas, with reference to the Baltic Sea*. Moscow, 38-45 (in Russian).
20. BALODE M., 1991. Diurnal changes in Baltic phytoplankton. *Phytoplankton studies in the monitoring of the seas, with reference to the Baltic Sea*. Ed. by Agaronova I., Gupalo E., Moscow, 46- 54 (in Russian).
21. APINE S., BALODE M., BOIKOVA E., LAGANOVSKA R., LAGZDIŅŠ, FILMANOVIČA R., AUZIŅŠ A, PALLO P., GAUMIGA R., 1992. The Baltic Sea and Riga Gulf nearshore area environmental studies. *Proceedings of the 18<sup>th</sup> Conference of Baltic Oceanographers*, November 1992, vol1., St. Peterburg, 77-89.
22. BALODE M. & AUZINS A., 1992. The role of Cyanophyta in formation of phytocenosis in the Riga Gulf. 2th International Symposium on Cyanophyta Research, 4-14 August 1992, Sjoarp, Sweden, 14.
23. ANDRUSHAITIS A., BALODE M. & LAGZDINS G., 1993. Eutrophication of the Gulf of Riga. - Measurement of Primary Production from the Molecular to the Global Scale, Vol.197. Li W.K.W. & Maestrini S.Y. eds., Copenhagen. *Proceedings of ICES Marine Science Symposium*, 21 - 24 April 1992, La Rochelle, France, 260.
24. APINE S., BALODE M., BOIKOVA E., LAGANOVSKA R., LAGZDINS G., FILMANOVICHA R., AUZINS A. & PALLO P., 1993. Eutrophication in the southern part of the Gulf of Riga. 13th BMB Symposium, 1-4 October 1993, Jurmala, Latvia, 29.
25. BALODE M., 1993. Species description and distribution. - Intercalibration and distribution of diatom species in the Baltic Sea., Vol.1, Snoeijis P. eds. *The Baltic Marine Biologists Publication No.16a*, 20; 34; 42; 74, 78, 87, 124 - 125; 128 - 129.
26. BALODE M., 1993. Bloom dynamics of toxic blue-green algae in the Baltic Sea, Gulf of Riga. 6th International Conference on Toxic Marine Phytoplankton, 18 - 22 October 1993, Nantes, France, 27.
27. BOIKOVA E., APINE S., BALODE M., LAGZDINS G., FILMANOVICHA R. AUZINS A., 1993. Ecological investigations of water quality of the Riga city treatment plant outfall area in the Gulf of Riga. 13th BMB symposium, 1- 4 October 1993, Jurmala, Latvia. 6.

28. BALODE M., 1994a. Species description and distribution. - Intercalibration and distribution of diatom species in the Baltic Sea., Vol.2, Snoeijs P. & Vilbaste S.eds. The Baltic Marine Biologists Publication No.16b , 48; 54; 55; 66; 68; 113; 120 - 121; 124 - 125.
29. BALODE M., 1994b. The role of planktonic diatoms in the formation of phytocenosis of the Gulf of Riga. 13th International Diatom Symposium, 1- 7 September 1994, Acquafredda di Maratea, Italy, 105.
30. BALODE M., 1994c. Long-term changes of summer-autumn phytoplankton communities in the Gulf of Riga. A comparative ecological approach of coastal environments and paralic ecosystems, Guelorget O. & A. Lefebvre (Eds.) . Proceedings of the International Congress of the Baltic Sea and Mediterranean Sea. 30 May- 3 June 1994, Montpellier, France, 96-99.
31. BALODE M., 1995. Species description and distribution. - Intercalibration and distribution of diatom species in the Baltic Sea., Vol.3, Snoeijs P. & Potapova M. eds. The Baltic Marine Biologists Publication No.16c , 83; 113; 120 - 121; 124 - 125.
32. BALODE M., 1995. Spatio-temporal distribution of toxic dinoflagellates in the Gulf of Riga, Baltic Sea. Abstracts of the Seventh International Conference on Toxic Phytoplankton, 12-16 July 1995, Sendai, Japan, 38.
33. BALODE M. & PURINA I., 1995. The occurrence of toxic cyanobacteria in the Gulf of Riga. First International Congress on Toxic Cyanobacteria 20-24 August 1995, Ronne, Denmark, 6.
34. BALODE M., 1996. Species description and distribution. - Intercalibration and distribution of diatom species in the Baltic Sea., Vol.4, Snoeijs P. & Kasperoviciene eds. The Baltic Marine Biologists Publication No.16d , 49; 56; 120 -121; 124 - 125.
35. BALODE M. , 1996a. Spatio- temporal distribution of toxic dinoflagellates in the Gulf of Riga, Baltic Sea. NATO Advanced Study Institute. The Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms. 27 May - 6 June 1996, St, Georges, Bermuda, 2.
36. BALODE M, 1996b. Harmful algal blooms in Latvia. Report of the ICES/IOC Working Group on Harmful Algal bloom dynamics. 17 - 20 April 1996, Brest, France, 42 - 49.
37. BALODE M. & BOTVA U., PURINA I. 1996. Phytoplankton community of the nearshore area of the Gulf of Riga. Abstract of the the International PELAG Symposium ||Eutrophication in planktonic ecosystems: Food web dynamics and elemental cycling, 26-30 August 1996, Helsinki, Finland 38.
38. BALODE M.& PURINA I., 1996. Harmful phytoplankton in the Gulf of Riga (the Baltic Sea). Harmful and Toxic Algal Blooms, Yasumoto T., Oshima Y. & Fukuyo, Y. (Eds), IOC of UNESCO, Paris; Proceedings of the Seventh International Conference on Toxic Phytoplankton, 12-16 July 1995, Sendai, Japan 69 - 72.
39. BOIKOVA E., BALODE M., PURINA I., 1996. Relations between blooms of phytoplankton and the "red tide" ciliate *Mesodinium rubrum* in the Baltic Sea. 1st European Phycological Congress, August 11 -18, 1996, Cologne, Germany, 10.
40. BALODE M., 1997a. Spatial and temporal distribution of *Dinophysis spp.* in the Gulf of Riga, Eastern Baltic Sea. Abstracts of the 8th International Conference on Harmful Algae, 25 - 29 June 1997, Vigo, Spain, 32.
41. BALODE M., 1997b. Long-term changes of phytoplankton communities of the Gulf of Riga, Baltic Sea. Abstracts of the International Symposium "The temporal variability of plankton and their physico-chemical environment", 19 -21 March 1997, Kiel, Germany, 2 - 3.
42. BALODE M., MAESTRINI Y. S., BECHEMIN CH., PURINA I., 1997. Ecological aspects of cyanobacterial blooms in the Gulf of Riga, Eastern Baltic Sea. International Conference "Marine Cyanobacteria and related organisms", 22 - 28 November 1997, Paris, France, 38.

43. MAESTRINI Y. S., BALODE M., BECHEMIN CH., PURINA I., VERITE C., 1997. Nutrients limiting the Algal Growth Potential (AGP) in the Gulf of Riga, Eastern Baltic Sea, in spring - summer 1996. *La Mer*, Vol. 35, 49 - 68.
44. SEPPALA J., TAMMINEN T., BABICHENKO S., BALODE M., KAITALA S., LEEBEN A., PORYVKINA L., SALORANTA T., STIPA T., 1998. Nutrients and phytoplankton distribution, dynamics and limitation during four successional stages. Abstracts of the Symposium "The Gulf of Riga Project 1993 - 1998", 10 - 14 May 1998, Jurmala, Latvia, 45.
45. SEPPALA J. & BALODE M., 1998. Spatial distribution of phytoplankton in the Gulf of Riga during spring and summer stages. Abstracts of the Symposium "The Gulf of Riga Project 1993 - 1998" 10-14 May 1998, Jurmala, Latvia, 102.
46. SEPPALA J. & BALODE M., (in print - *Journal Hydrobiologia*). The use of spectral fluorescence methods to detect changes in phytoplankton community. Proceedings of the International PELAG Symposium II Eutrophication in planktonic ecosystems: Food web dynamics and elemental cycling, 26 - 30 August 1996, Helsinki, Finland
47. BALODE M. & PURINA I. (in print - *Journal Vēstis*). Spatial and temporal distribution of phytoplankton in the nearshore area of the Gulf of Riga, Eastern Baltic Sea.
48. BALODE M., PURINA I., BECHEMIN CH., MAESTRINI Y. S., (in print - *Journal of Plankton Research*). Effects of nutrient enrichment on the growth rates and community structure of summer phytoplankton from the Gulf of Riga, Baltic Sea.
49. BALODE M. & MAESTRINI S. Y. (in print - Proceedings of the International symposium "Marine cyanobacteria and related organisms" Summary of session 5 "Harmful blooms and toxins". International symposium on "Marine cyanobacteria and related organisms", 24 - 28 November 1997, Paris, France.
50. SEPPALA J. & BALODE M. (in print - *Journal of Marine Systems*). Spatial distribution of phytoplankton in the Gulf of Riga during spring and summer stages.
51. MAESTRINI Y. S., BALODE M., BECHEMIN CH., PURINA I., BOTVA U. (in print - *Journal Marine Ecology Progress Series*). Nitrogenous organic substances as potential nitrogen sources for summer phytoplankton in the Gulf of Riga, Eastern Baltic Sea.

УДК 577.472(26); 577.475; 546.81+546.56+  
+546.49+546.48

М.И. Галодэ

Институт биологии АН ЛатвССР, Саласпилс

ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ МИКРОКОМПОНЕНТНОГО СОСТАВА  
МОРСКОЙ СРЕДЫ НА РАЗВИТИЕ МОНОКУЛЬТУР  
ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ГИЖСКОГО ЗАЛИВА

При прогнозировании загрязнения водоемов отходами химической и других видов промышленности важное значение имеет определение степени токсичности соединений тяжелых металлов, биокаталитические и токсические свойства которых проявляются при низких уровнях содержания их в водоеме. Высокая изменчивость содержания и состава микрокомпонентов группы металлов в морской среде определяет необходимость исследования биологических последствий, вызванных действием данных соединений. Учитывая, что влияние токсикантов на экосистему осуществляется через отдельные ее звенья, представляло интерес провести эколого-токсикологические исследования с морскими микроскопическими водорослями — основными продуцентами органического вещества в море.

В литературе встречаются лишь отдельные сведения по влиянию солей тяжелых металлов на жизнеспособность микроскопических водорослей Балтийского моря [14, 16], а данные по токсическому действию свинца и кадмия на монокультуры водорослей Балтийского моря отсутствуют.

В нашей работе сделана попытка определить устойчивость одноклеточных водорослей Гижского залива к солям тяжелых металлов с использованием в качестве показателей токсичности интенсивность роста и морфологическое состояние клеток

водорослей.

### Материал и методика

В качестве токоикантов использовали следующие соли тяжелых металлов:  $PbCO_3$ ;  $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$ ;  $CuSO_4 \cdot xH_2O$ ;  $HgCl_2$ . При этом исходили из того, что чаще всего тяжелые металлы встречаются в воде в виде неорганических соединений /6/. Экспериментальным путем были подобраны следующие концентрации металлов: для свинца и меди - I; 10; 100; 1000 мкг/л, для кадмия и ртути - 0,1; 1; 10; 100 мкг/л. Полученные данные были сопоставлены с соответствующими величинами в контрольном варианте. Исследования проводили на шести видах наиболее распространенных в Рижском заливе диатомовых водорослей. Эта группа водорослей составляет более чем 1/3 фитопланктона Рижского залива. В то же время диатомеи представляют собой наиболее важную группу фотосинтезирующих организмов, они синтезируют за год около половины органического углерода на Земном шаре /1/. В проводимых экспериментах в качестве тест-объектов были использованы следующие виды диатомовых водорослей: *Cocconeis* *granii*, *Chaetoceros* *vignanii*, *Diatoma* *elongatum*, *Thalassiosira* *lana*, *Thalassiosira* *baltica*, *Skeletonema* *costatum*. Водоросли выделяли в алгологически чистые культуры из природных популяций, адаптировали к лабораторным условиям и выращивали на питательной среде Гольдберга в модификации Ю.Г.Кабановой /4/. Среду готовили на базе пастеризованной воды Рижского залива. Водоросли культивировали в лабораторных условиях по методике Л.А.Ланской /5/. Учитывая особенности температурного режима Галтийского моря, тест-объекты культивировались в боксе с кондиционной установкой и при искусственном освещении лампами дневного света. Водоросли, выделенные в культуре в осенне-осенний период (У-VI и IX-X), выдерживали в лаборатории при температуре 10-12°C, выделенные в летний период (VII-VIII), - при

температуре 15–17°C. Токсикологические опыты ставили при температуре 12±1°C и интенсивности освещения 5 тыс. лк.

Содержание относительно высоких концентраций органического вещества в Рижском заливе способствовало быстрому размножению микроорганизмов в питательной среде. Учитывая это, культуры перосеивали в свежую среду через каждые 2–3 сут. Во время эксперимента водоросли находились в экспоненциальной фазе роста. Опыты с более крупными водорослями — *Coelastrum granii* и *Diatoma elongatum* — проводили в специально изготовленных счетных камерах из органического стекла, с остальными видами — в колбах Эрленмейера. Объемы растворов, используемых для исследования, соответственно составляли 2,5 и 10 мл. Подсчет клеток более крупных водорослей проводили под стереоскопическим микроскопом МБС-9, более мелких (*Skeletonema costatum*, *Skeletonema wighamii*) — под микроскопом МЭН-15.

#### Результаты и их обсуждение

Результаты токсикологических исследований свидетельствуют о высокой чувствительности микроскопических водорослей Рижского залива к свинцу. Умеренные нагрузки этого металла (1 и 10 мкг/л) в течение 1 сут вызывают стимуляцию роста клеток у всех подопытных культур, что выражается в увеличении числа клеток в среднем на 30% по сравнению с контролем (рис. 1,а). При продолжительности экспозиции до 7 сут у некоторых видов фитопланктона было обнаружено снижение стимуляционного эффекта пропорционально продолжительности действия токсиканта (рис. 2). Кратковременная стимуляция роста клеток водорослей, по-видимому, связана с мобилизацией в организме потенциальных возможностей для сохранения нормального протекания процессов жизнедеятельности, что выражается как реакция на отрицательное воздействие токсиканта. По мере увеличения концентрации свинца в культуральной среде размножение водорослей значительно замедляется.

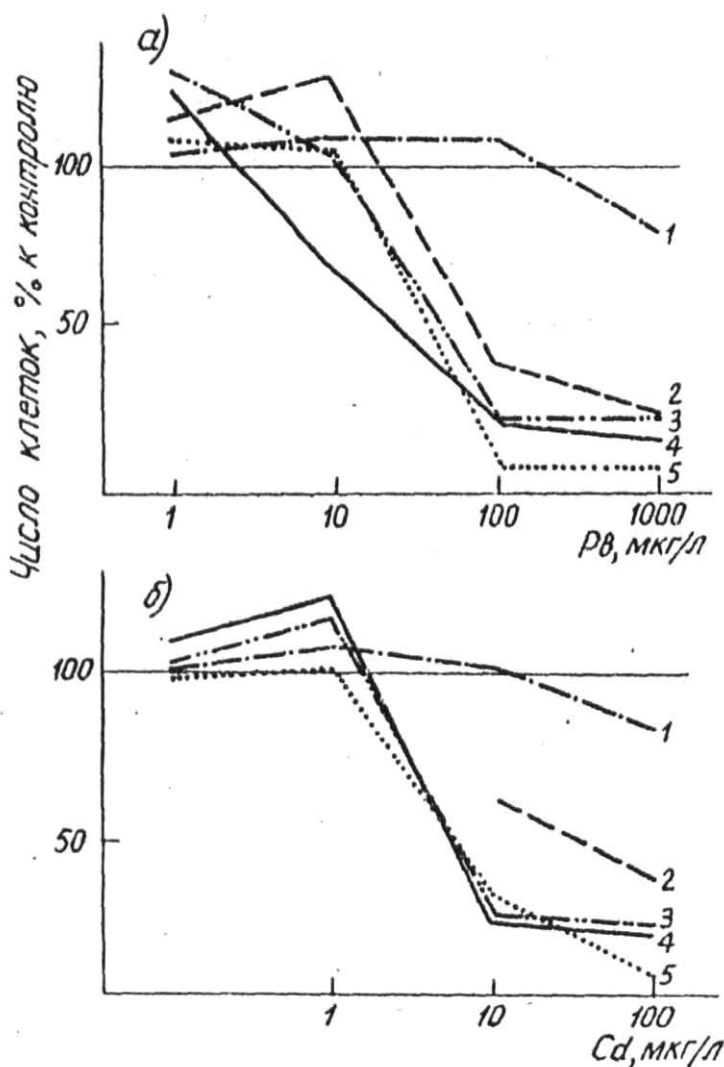


Рис. 1. Устойчивость монокультур водорослей Рижского залива к воздействию свинца (а), кадмия (б), ртути (в) и меди (г) (суточный эксперимент):  
 1 - *Coccinodiscus granii*; 2 - *Diatoma elongatum*;  
 3 - *Skeletonema costatum*; 4 - *Chaetoceros wighamii*;  
 5 - *Thalassiosira lana*.

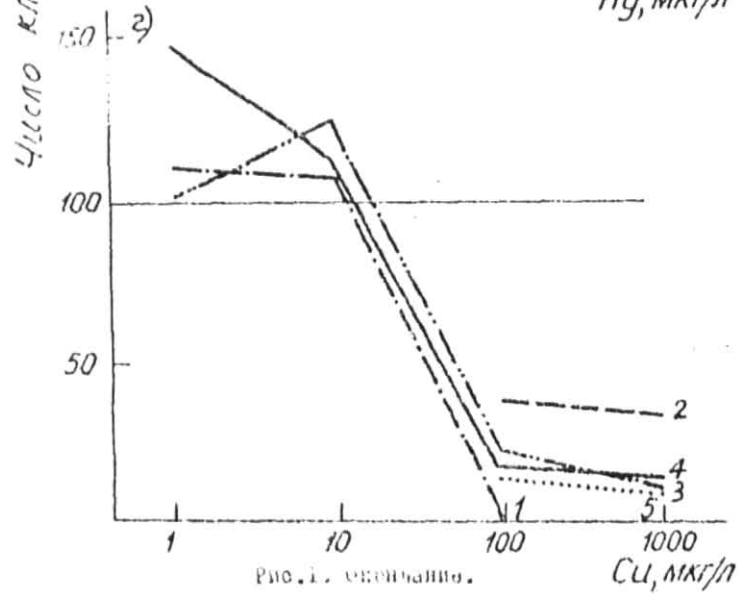
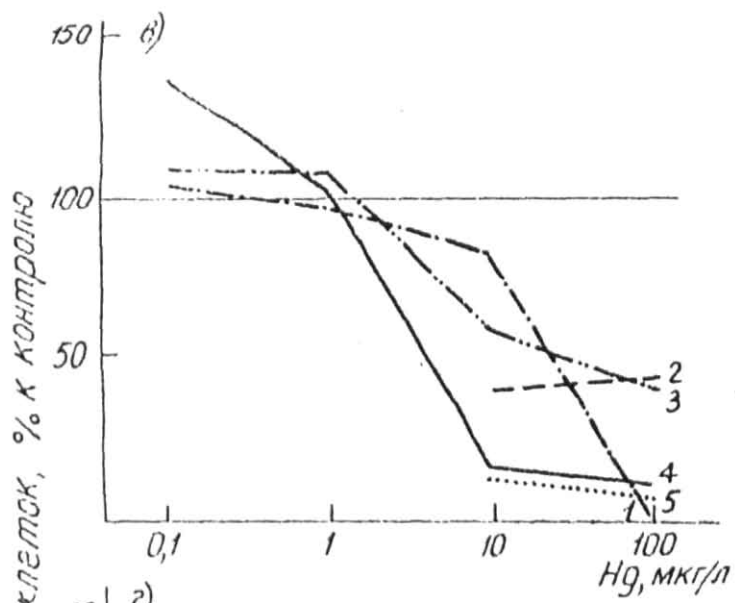


Рис. 1. Океанариум.

При концентрации 100 мкг/л у большинства видов уже наблюдается значительное снижение интенсивности роста клеток — до 93% по сравнению с контрольным вариантом (см. рис. 1,а), а после 1 сут экспозиции число клеток в среднем снижается на 50%.

Опыты показали большие различия в чувствительности одноклеточных водорослей Рижского залива к присутствию тяжелых металлов. Так, например, культуры водорослей *Coccolodiscus granii* и *Thalassiosira baltica* проявили более высокую устойчивость к высоким концентрациям свинца по сравнению с другими культурами. В опытах продолжительностью 7 сут у последних наблюдалась стимуляция роста клеток даже при концентрации свинца 100 мкг/л. Самой высокой чувствительностью к свинцу обладала водоросль *Chaetoceros wighamii*, угнетение роста клеток которой проявлялось уже при концентрации 10 мкг/л (см. рис. 1). В присутствии свинца в концентрациях 100 и 1000 мкг/л через 7 сут опыта наблюдалась 100%-ная гибель клеток *Chaetoceros wighamii* (см. рис. 2).

Кадмий, по сравнению со свинцом, для водорослей Рижского залива более токсичен. При экспозиции 1 сут признаки острой токсичности (уменьшение числа клеток водорослей более чем на 50% по сравнению с контролем) выявились уже при концентрации кадмия 10 мкг/л (рис. 1,б), а при концентрации 100 мкг/л жизнедеятельность всех подопытных культур практически прекращалась через 7 сут (рис. 3,а,б). Стимуляция роста клеток наблюдалась лишь при концентрациях кадмия 0,1 и 1 мкг/л (см. рис. 1,б, 3,а,б) и достигала максимума в конце эксперимента (через 7 сут). Так же, как и в опытах со свинцом, из всех подопытных культур самой высокой токсикорезистентностью обладала культура водорослей *Coccolodiscus granii*. В начале эксперимента рост клеток этой водоросли при концентрации кадмия 10 мкг/л не отличается от контроля. Подавление жизнеспособности при той же концентрации отмечалось лишь после 3 сут экспозиции (см. рис. 5). По-видимому,

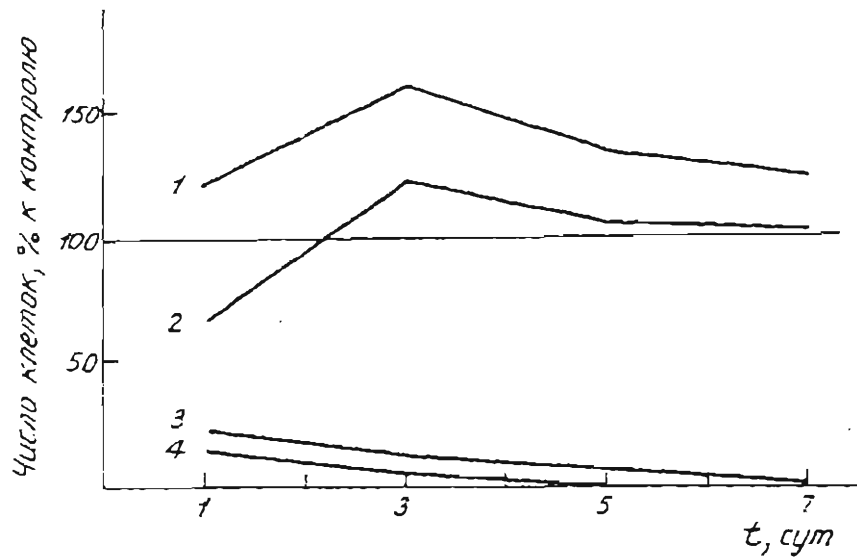


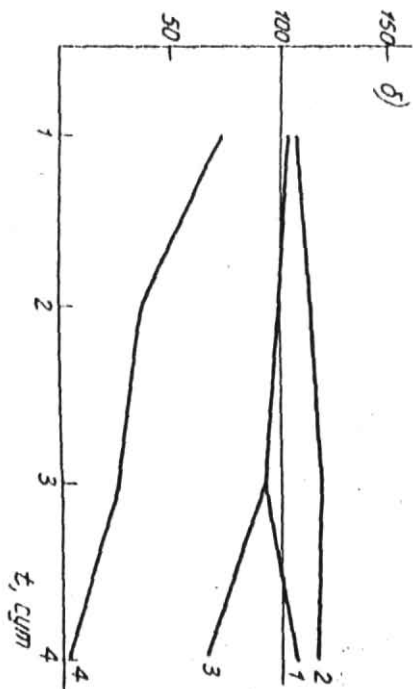
Рис. 2. Действие свинца на *Chironomus tentans* в длительном опыте при концентрациях металла: 1 - 1 мг/л; 2 - 10 мг/л; 3 - 100 мг/л; 4 - 1000 мг/л.

совеподієсив ерчніі также не способна длительное время протавостоять действию высокой концентрации кадмия, и мобилизация всех потенциальных возможностей организма для сохранения нормального протекания жизнедеятельности является кратковременной.

Свинец и кадмий относятся к числу наименее изученных в водной токсикологии элементов. Сведения о действии  $Pb$  и  $Cd$  на морской фитопланктон в литературе встречаются в работах С.А.Патина, А.М.Ибрагима и В.И.Ткаченко /3, 8, 9/. При сравнении наших данных о полученных результатах по исследованию одноклеточных водорослей южных морей оказалось, что микроскопические водоросли Балтийского моря более чувствительны к действию  $Pb$  и  $Cd$ . В краткосрочных опытах с культурами диатомовых водорослей южных морей в диапазоне концентраций  $Pb$  и  $Cd$  от 1 до 1000 мкг/л обнаружена значительная стимуляция роста клеток, достигающая иногда 200% по сравнению с контролем. Ингибирующее действие токсикантов зарегистрировано лишь в конце первой и в начале второй недели начиная с концентрации  $Pb$  и  $Cd$  100 мкг/л.

Влияние ртути на развитие фитопланктона изучено рядом советских и зарубежных авторов. По наблюдению С.А.Патина /8/, клетки водорослей Каспийского моря при концентрации ртути 10 мкг/л погибают к концу первых суток. В опытах с алгологически чистыми культурами морских водорослей было установлено нарастание токсического эффекта при увеличении концентрации  $Hg$  от 1 до 100 мкг/л вплоть до полного прекращения жизнедеятельности клеток. По мнению Нузи, ингибирование роста клеток фитопланктона начинается при концентрации  $Hg$  выше 0,6 мкг/л /15/, а концентрации 60 мкг/л уже является летальной для всех видов фитопланктона. Харрис /13/ установил значительное торможение фотосинтетической активности водорослей при концентрациях  $Hg$  0,1-50 мкг/л (время экспозиции 1-5 сут). Нузи /15/ отмечает снижение фотосинтетической активности на 50% в течение 4 сут у водоросли *Microcystis purpurea* при концентрации 50 мкг/л. При концентрациях

Число клеток, % к контролю



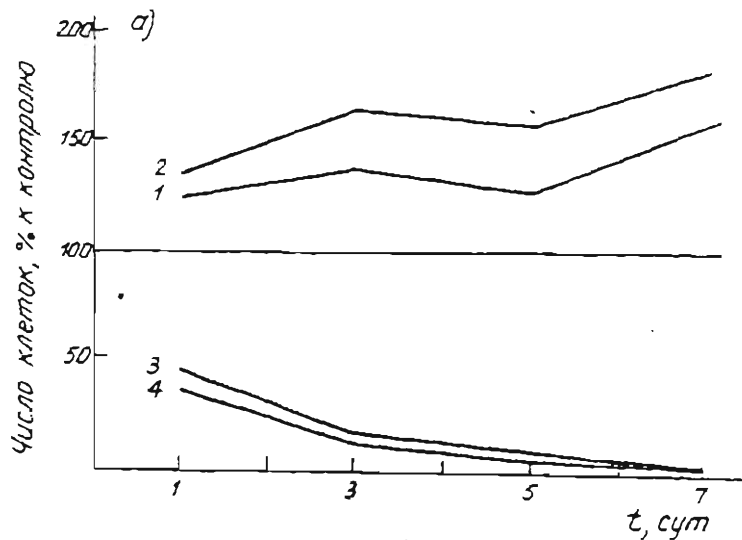


Рис. 3. Действие кадмия на *Chaetoceros wighamii* (а) и *Coscinodiscus centralis* (б) в длительном опыте при концентрации металла: 1 - 0,1 мг/л; 2 - 1 мг/л; 3 - 10 мг/л; 4 - 100 мг/л.

ртути 100 мкг/л и при том же времени экспозиции было отмечено полное отсутствие процессов фотосинтеза.

Согласно результатам наших наблюдений, концентрации ртути 0,1 и 1 мкг/л могут оказывать определенное стимулирующее действие на развитие некоторых опитных культур водорослей Рижского залива (см. рис. 1, в). Данные более длительных опытов подтвердили это мнение. При невысоких концентрациях Hg в среде отмечена выраженная стимуляция роста клеток у дватомовой водоросли *Chaetoceros wighamii* - число клеток при концентрации ртути 0,1 мкг/л достигает 136% по сравнению с контролем.

Увеличение концентрации Hg с 10 и до 100 мкг/л (см. рис. 1, в) задерживало рост клеток всех исследуемых видов водорослей на 50-100%. Через 7 сут при концентрации Hg 100 мкг/л наблюдалось полное прекращение жизнедеятельности всех экспериментальных культур. Высокая токсичность ртути, очевидно, объясняется универсальным биохимическим механизмом ее действия. Hg способна блокировать некоторые функциональные группы белков и ингибировать действие отдельных жизненно важных ферментов /II, 12/.

В небольших дозах медь является необходимым элементом для нормального роста и развития микроорганизмов - бактерий, грибов и водорослей. В повышенных концентрациях она является альгицидом и применяется для уничтожения водорослей в водоемах /10/. Подобно ртути, медь в больших концентрациях является сильным ингибитором клеточного метаболизма.

Данные опытов по изучению влияния меди на развитие водорослей Рижского залива представлены на рис. 1, г. Введение умеренных доз меди (1 и 10 мкг/л) в экспериментальные системы стимулирует рост клеток у *Chaetoceros wighamii* на 150%. При концентрациях меди 100 и 1000 мкг/л у всех подопытных культур наблюдается снижение скорости деления клеток с 60 до 90% по сравнению с контролем (см. рис. 1, г). У *Cocconeis discus granii* и *Thalassiosira weissflogii* при этих же концент-

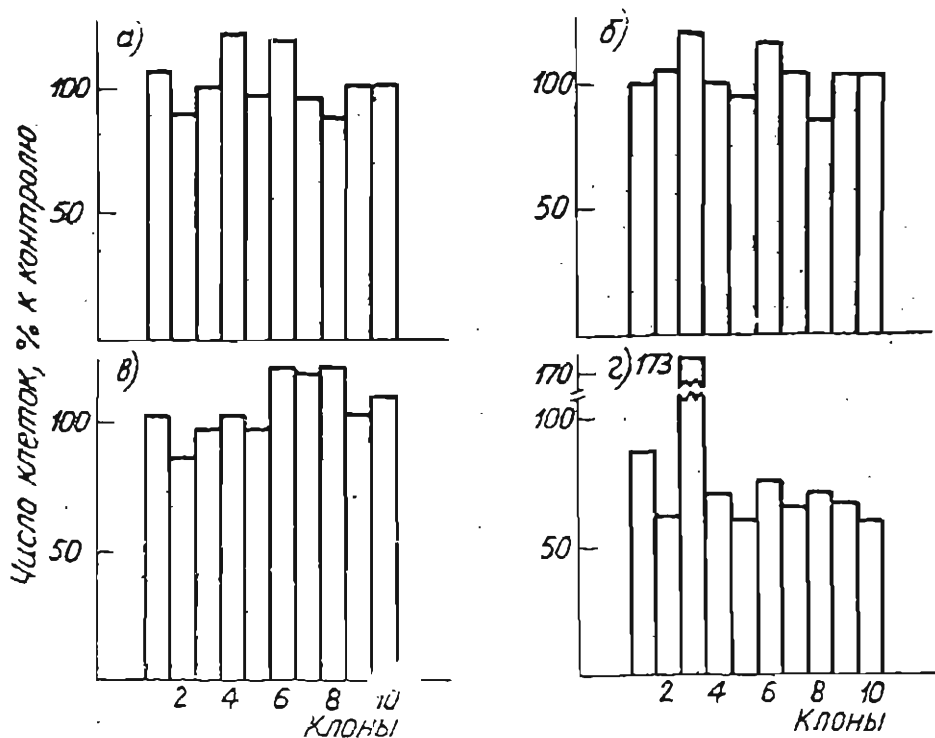


Рис. 4. Устойчивость клонов эвгленеллы гранди к воздействию свинца при концентрации металла (сублетальный эксперимент): а - 1 мг/л; б - 10 мг/л; в - 100 мг/л; г - 1000 мг/л.

у члених меди наблюдается 100%-ная гибель клеток в течение 1 сут. Концентрация меди 1000 мкг/л в начале первой недели оказалась летальной для всех исследуемых видов.

Тяжелые металлы оказывают влияние не только на темп роста и выживаемость клеток водорослей, но и могут стать причиной некоторых морфологических изменений клеток (см. рис. 1, в). Так, например, после хронического действия высоких концентраций  $Cu$ ,  $Hg$  и  $Pb$  наблюдается различие в размерах клеток *Cocconeis granii*: в присутствии 1000 мкг/л  $Cu$  и 100 мкг/л  $Hg$  клетки *Cocconeis granii* уменьшаются в размерах. Кроме того, имеет место изменение окраски водорослей – опытные культуры при действии концентраций  $Hg$  и  $Cu$  бледнеют. Вероятно, это связано с нарушением процесса биосинтеза пигментов в условиях больших концентраций тяжелых металлов: ртути – 100 мкг/л и меди – 1000 мкг/л. В ходе эксперимента при этих же концентрациях у большинства опытных культур наблюдались альбицизация клеток и лизис.

У водоросли *Chaetoceros wighamii*, широко распространенной в водах Черного залива, при больших дозах тяжелых металлов также имело место уменьшение числа клеток в цепочке. Так, например, если в контрольном варианте у *Chaetoceros wighamii* цепочки в большинстве случаев состояли из 15–25 клеток, то при концентрациях свинца и меди 1000 мкг/л и ртути и кадмия 100 мкг/л число клеток в цепочках составило 4–10. Распад длинных цепочек водорослей на более короткие при неблагоприятных для жизни условиях характерен для водорослей *Seratolina setacea* и *Chaetoceros curvicaetus*, что также было подтверждено в работах И.В. Морозовой-Водяницкой, Л.А. Ланской и Л.И. Згуровской [2, 7].

По мнению Кайзера [14], создание культур водорослей разных штаммов позволит образовать несложные сообщества для получения искусственных экосистем, на которых можно будет проводить исследования по влиянию тяжелых металлов на эти экосистемы.

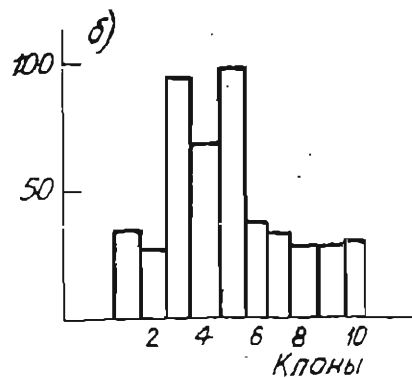
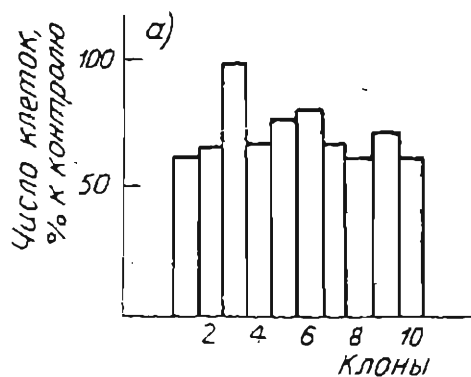


Рис. 5. Устойчивость клонов к гибели в отсутствие размножения клеток при воздействии металлов 100 мкг/мл: а) - в течение 1 сут.; б) - в течение 10 сут.

По мнению многих авторов, для получения полного представления о влиянии токсикантов на развитие водорослей одного вида необходимо ставить опыты с клоновыми культурами одной популяции. Руководствуясь этим, опыты со свинцом, кадмием, ртутью и медью мы проводили с десятью клоновыми культурами *Cocconeidiales granii*. Полученные данные показывают, что в присутствии небольших доз токсиканта существенных различий в токсикорезистентности клоновых культур одноклеточных водорослей не наблюдается. Эти различия начинают проявиться только по мере увеличения концентрации токсиканта и продолжительности эксперимента (рис. 4, 5).

#### С п и с о к л и т е р а т у р ы

1. Барашков Г.К. Сравнительная биохимия водорослей. М., Пищевая промышленность, 1972. 335 с.
2. Згуровская Л.И. Влияние нефтяного ростового вещества на интенсивность фотосинтеза и темп деления клеток *Chaetoceros curvisetus*. - Гидробиол. журн., 1969, т. 5, № 1, с. 1-5.
3. Иеремин А.М. Влияние природных и антропогенных изменений микрокомпонентного состава морской среды на развитие и продукцию одноклеточных водорослей южных морей. Автореф. дис. на соиск. учен. степени канд. биол. наук. М., 1975. 21 с.
4. Кабанова Ю.Г. Органический фосфор как источник питания фитопланктона. Автореф. дис. на соиск. учен. степени канд. биол. наук. М., 1958. 32 с.
5. Ланская Л.А. Культивирование водорослей. - В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей. Киев, Наукова думка, 1971, с. 5-21.
6. Метелев В.В., Канаев А.И., Дзасохова Н.Г. Тяжелые металлы и их сол. - В кн.: Водная токсикология. М., Колос, 1971, с. 100-124.

7. Морозова-Водяницкая Н.В., Ланкоя Л.А. Темп и условия деления морских диатомовых водорослей в культурах. - Тр. Севастоп. биол. станции, 1978, № 12, с. 30-70.
8. Патин С.А., Ткаченко В.Н., Ибрагим А.М., Федотова Л.В. Экспериментальные данные о действии  $Hg$ ,  $Ca$  и растворенных нефтепродуктов на прибрежный фитопланктон Каспийского моря. - Тр. ВНИРО, 1973, т. 94, с. 75-79.
9. Ткаченко В.Н., Мартина С.В., Луканкина Е.В. Методика проведения токсикологических опытов и некоторые результаты действия металлов на морские одноклеточные водоросли. - Тр. ВНИРО, т. 100, 1974, с. 63-67.
10. Упитис В.В., Пакалис Д.С. Медь в культурах микроорганизмов. - В кн.: Биологическая роль меди. М., Наука, 1970, с. 46-52.
11. Уэбб Л. Ингибиторы ферментов и метаболизма, М., Мир, 1966, 862 с.
12. Школьник М.Я. Микроэлементы и нуклеиновые кислоты. - Успехи современной биологии, 1969, т. 67, № 1, с. 3-23.
13. Harris R., White D., Macfarlane R. Mercury compounds reduce photosynthesis by plankton. - Science, 1970, vol. 170, N 3959, p. 736-737.
14. Kauser H. Pollution in coastal waters. - In: An interim report on results of a priority programme of the German research society. 1975, p. 108-118.
15. Nuzzi R. Toxicity of mercury to phytoplankton. - Nature, 1972, vol. 237, N 5349, p. 38-39.
16. Patin S., Avasova L. Ecologo-toxicological aspects of chemical pollution of the Baltic Sea. - In: 3rd Soviet - Swedish Symposium on the pollution of the Baltic. Ambio Spec. Rep. 1977, N 5, p. 59-61.

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
КОМИТЕТ СССР  
ПО ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИИ  
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
ОКЕАНОГРАФИЧЕСКИЙ  
ИНСТИТУТ

USSR STATE COMMITTEE  
FOR HYDROMETEOROLOGY  
USSR STATE OCEANOGRAPHY  
INSTITUTE

ИССЛЕДОВАНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА  
В СИСТЕМЕ МОНИТОРИНГА  
БАЛТИЙСКОГО МОРЯ  
И ДРУГИХ МОРЕЙ СССР

PHYTOPLANKTON STUDIES  
IN THE MONITORING OF THE SEAS,  
WITH REFERENCE  
TO THE BALTIC SEA

Под редакцией  
И. Я. АГАРОВОЙ, Е. Ю. ГУПАЛО

Edited by I. AGAROVA, E. GUPALO



МОСКВА · МОСКОВСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ ГИДРОМЕТЕОИЗДАТА — 1991

HYDROMETEOROIZDAT (MOSCOW DIVISION) — 1991

ФИТОПЛАНКТОН БАЛТИЙСКОГО МОРЯ В МАРТЕ-АПРЕЛЕ 1984 г.

М.Я.БАЛОДЕ (Институт биологии АН ЛатвССР, Рига)

Постоянный контроль состояния экосистемы Балтийского моря крайне важен в связи с усиливающимся за последние десятилетия загрязнением [1,6]. На фитопланктон – один из основных объектов регулярных исследований значительное влияние оказывают фенологические явления. В настоящей работе рассматривается временная динамика и пространственное распределение фитопланктона и концентрации хлорофилла "а" в открытой части Балтийского моря в период, предшествующий весеннему "цветению".

Материал и методы

Исследования проводили в марте-апреле 1984 г. на ГИСУ "Профессор Сергей Дорощев". Район отбора проб охватил открытую часть Балтийского моря (15 станций, расположенных за исключением ст.81 на веком разрезе) и разрез Вентспилса (4 станции)(рис.1, табл.1). Отбор

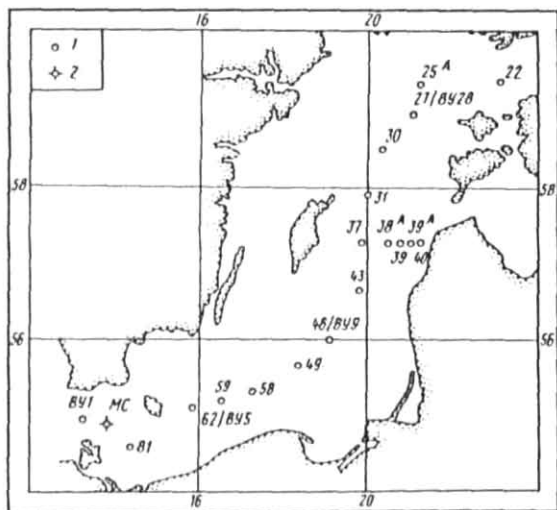


Рис.1. Схема расположения станций:  
1 – дрейфовые станции, 2 – многоточечная станция

Пробы на центральном разрезе проводили дважды: с 19 по 27 марта по направлению с севера на юг, с 31 марта по 4 апреля – с юга на север. Пробы отбирали в эвфотическом слое (0–30 м) через каждые 5–10 м по глубине. Их концентрировали методом обратной фильтрации через ядерные фильтры (размер пор 1,5 мкм), выпускаемые Объединенным институтом ядерных исследований (г. Дубна). Фильтровали 1 л воды. Для фиксации использовали раствор Льюголя с уксусной кислотой. Численность планктонных водорослей определяли методом прямого счета под микроскопом. Биомассу вычисляли методом геометрического подобию [4, 9].

Таблица I  
Некоторые характеристики станций отбора проб фитопланктона

Номер станции	Широта	Долгота	Глубина, м	Прозрачность, м
25а	59°23'	21°11'	125	5,5
27	59 01	21 05	170	10,0
37	57 22	19 57	240	-
38а	57 23	20 38	60	9,0
39	57 23	20 51	55	-
39а	57 23	21 07	70	9,0
40	57 23	21 20	36	6,0
46	56 05	19 10	101	-
49	55 43	18 26	105	15,0
58	55 20	17 20	74	14,0
62	55 10	15 57	93	7,0
81	54 36	14 26	29	-
ВУ-1	55 00	13 18	47	-
МС*	54 53	13 54	44	2,5–10
59	55 12	16 36	62	-
43	56 42	19 52	154	-
31	58 00	19 54	192	-
30	58 37	20 20	110	-
22	59 26	23 09	93	-

\* Многосуточная станция.

Для определения концентрации хлорофилла "а" морскую воду (1,5–2,0 л) фильтровали через ядерные фильтры, покрытые слоем  $\text{BaCO}_3$ . Измерения на спектрофотометре и расчеты выполнены по методикам ЮНЕСКО [7] и Стрикленда и Парсонса [10].

Всего за период исследования отобрано и обработано 112 пробы воды для качественного и количественного анализа фитопланктона и 91 проба для определения содержания хлорофилла "а".

### Результаты и обсуждение

В годовом цикле развития фитопланктона Балтийского моря период развития весеннего "цветения", обычно приходящийся на март-апрель, характеризуется специфическим таксономическим составом фитопланктона и быстрым увеличением темпов развития водорослей [2, 5]. С 19 марта по 4 апреля 1984 г. численность и биомасса фитопланктона на вековом разрезе увеличились в основном в 5-10 раз (табл.2).

Во время первой съемки на вековом разрезе (19-27 марта) видовой состав, численность и биомасса фитопланктона в северной и средней частях Балтийского моря соответствовали характерным для зимнего биологического сезона (табл.2, рис.2). Несмотря на относительно высокие концентрации биогенных элементов (в эвфотическом слое содержалось 83-140 мкг/л  $N-NO_3$  и 16-37 мкг/л  $P-PO_4$ ), интенсивного развития фитопланктона не наблюдали. Это объясняется влиянием низкой температуры воды и слабой освещенности при интенсивном перемешивании, выводящем клетки водорослей за пределы эвфотического слоя [5]. Ассоциация фитопланктона в период первой съемки была представлена синезелеными, перидиниевыми и диатомовыми водорослями. На разрезе Вентспилса встречены также зеленые водоросли. В открытой части моря фитопланктон был представлен небольшим числом видов, из которых в качестве массовых можно отметить *Euxyiaella baltica*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Melovira* sp., *Chaetoceros danicus*. Общая численность фитопланктона северной и средней частей моря (здесь и далее приводятся средневзвешенные значения для слоя 0-20 м) была наибольшей на ст. 40, расположенной в прибрежной зоне моря на изобате 30 м у г.Вентспилса -  $2,6 \cdot 10^4$  экз./л (учитывали число колоний синезеленых водорослей в число клеток остальных групп фитопланктона). На остальных станциях северной и средней части моря численность менялась в пределах  $1 \cdot 10^3$  экз./л (ст. 27) -  $4 \cdot 10^3$  экз./л (ст. 39).

Биомасса фитопланктона в эвфотическом слое в большинстве случаев составляла 3-6 мг/м<sup>3</sup> (пределы колебаний - от 1 до 73 мг/м<sup>3</sup>).

В южной Балтике (станции 81, ВУ-1,МС) уже в конце марта отмечено интенсивное развитие водорослей (рис.2). Об этом свидетельствуют высокие значения количественных характеристик фитопланктона - численность водорослей в слое 0-20 м составляла  $1,4 \cdot 10^4$  (ст. 81) до  $3,5 \cdot 10^6$  экз./л (ст. ВУ-1), биомасса - от 108 мг/м<sup>3</sup> (ст. II) до 685 мг/м<sup>3</sup> (ст. ВУ-1) (табл.2). Фитопланктон в южной части моря был представлен в основном диатомовыми водорослями. По численности пре-

Таблица 2

Сводная таблица количественных характеристик фитопланктона  
Балтийского моря в слое 0-20 м

Дата	Станция	Средне- взвешенная численность, экз./л	Средне- взвешенная биомасса, мг/м <sup>3</sup>	Хлорофилл "а", мг/м <sup>3</sup>
19 III	25а	2900	13,71	0,27
	27	1200	0,79	0,23
20 III	37	3000	6,12	0,24
21 III	38а	2550	5,49	0,21
	39	4100	5,55	0,25
	39а	1700	5,39	0,29
	40	26225	28,52	0,53
22 III	46	1625	5,29	0,22
	49	2050	3,29	0,25
	58	1200	72,89	0,31
23 III	62	1050	4,43	0,35
	81	13800	107,65	0,51
24 III	ВУ-1	352000	685,03	4,01
27 III	МС	54750	356,12	-
28 III	МС	22600	258,32	-
29 III	МС	207900	1185,85	-
30 III	МС	299500	724,22	-
31 III	МС	152000	377,75	-
1 IV	59	12675	21,75	0,77
2 IV	43	7100	21,99	0,63
3 IV	31	3300	10,18	0,37
	30	26700	38,87	0,43
4 IV	22	33500	37,27	0,55

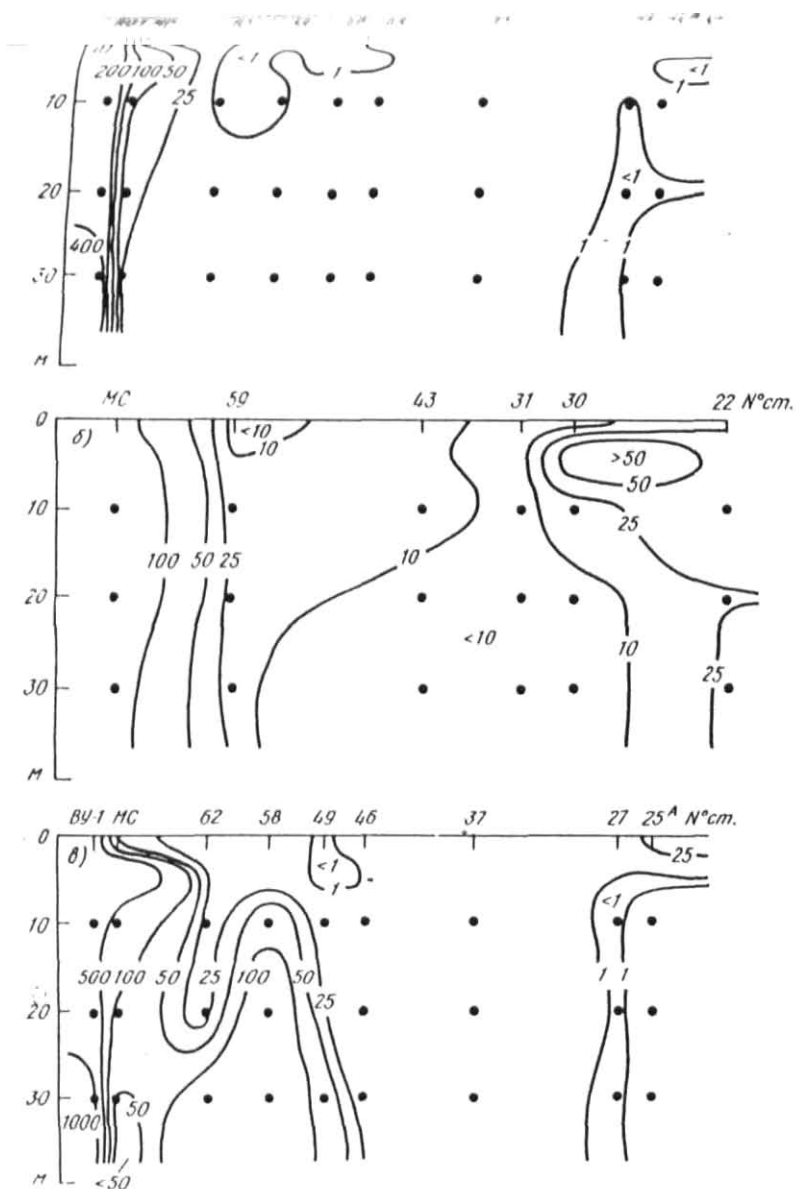


Рис. 2. Распределение общей численности фитопланктона (тыс. экз./л) 19 - 27 III (а), 31 III - 4 IV (б), а также общей биомассы фитопланктона (мг/м<sup>3</sup>) 19 - 27 III 1984 (в) на вековом разрезе Балтийского моря

— ~~обладая высокой скоростью, по биомассе — *Thalassiosira* во главе. Массовыми были *Cyclotella*, *Chaetoceros*, *Chaetoceros* sp.~~  
 Большинство перечисленных видов характеризуется низким световым оптимумом [5]. Диатомеи составляли 50–100% общей численности и 95–100% общей биомассы фитопланктона. Доминирующие виды и количественные характеристики фитопланктона Южной Балтики в конце марта были характерны для периода начала весеннего цветения [2,3,8].

Во время повторной съемки векового разреза (в начале апреля) формирование весенней ассоциации фитопланктона отмечено в северной и средней частях моря, где, по сравнению с первой съемкой, возросла общая численность и биомасса фитопланктона при увеличении роли диатомовых водорослей (до 100%). В районе о.Готланд интенсивно развивались также синезеленые водоросли *A.flova-aquae* и *Gomphosphaeria lacustris*. Численность и биомасса фитопланктона северной и центральной части моря во время 2-й съемки в эвфотическом слое укладывались в пределы (7–34)  $10^3$  экз./л и 10 – 39  $мг/м^3$ .

Вертикальное распределение водорослей в период исследования было относительно равномерным. Отсутствие четких тенденций концентрирования водорослей на определенных горизонтах (рис.2,3), очевидно, связано с отсутствием стратификации.

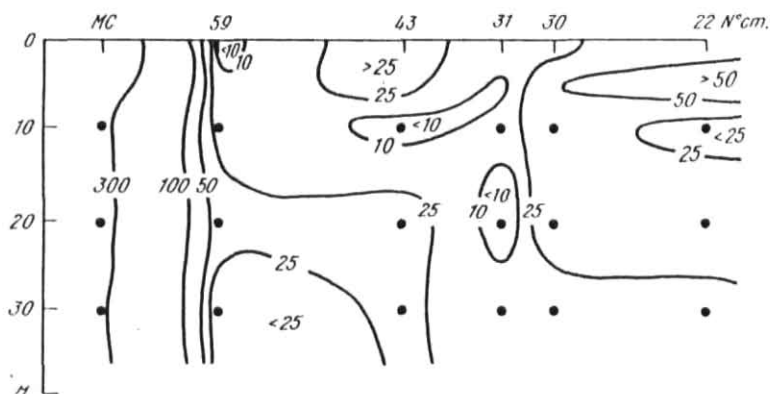


Рис.3. Распределение общей биомассы фитопланктона ( $мг/м^3$ ) на вековом разрезе Балтийского моря 31 Ш – 4 IV 1984

Концентрация хлорофилла "а" во время исследования практически укладывалась в пределы 0,21 (ст.37а) – 0,77 (ст.59)  $мг/м^3$ , за исключением ст.ВУ–I, где его концентрация составила 4,01  $мг/м^3$  (табл.2). Необходимо отметить, что различия концентраций хлорофилла "а" для северной и южной частей моря менее выражены, чем различия численности и биомассы фитопланктона. Некоторое увеличение значений этого показателя (в 2–3 раза) в северной и средней части моря во время

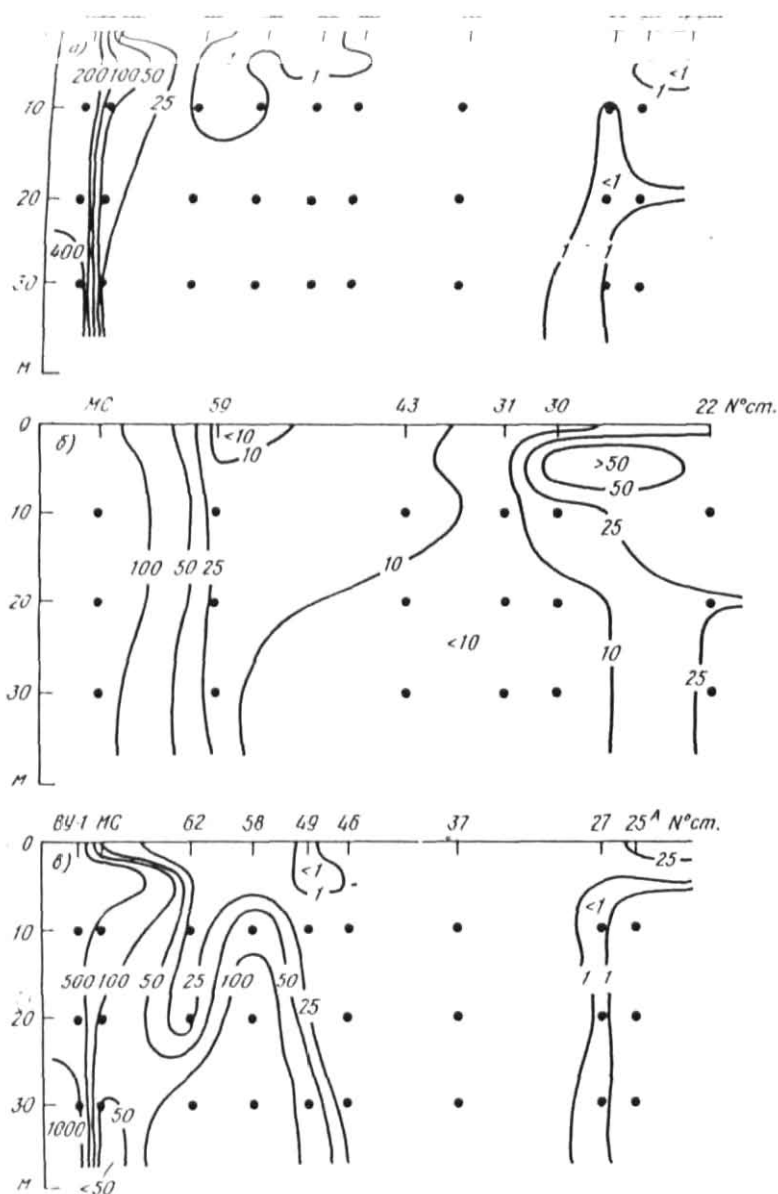


Рис. 2. Распределение общей численности фитопланктона (тыс. экз./л) 19 - 27 III (а), 31 III - 4 IV (б), а также общей биомассы фитопланктона (мг/м<sup>3</sup>) 19 - 27 III 1984 (в) на вековом разрезе Балтийского моря

tica. Массовыми были *Ch. danicus*, *Ch. helveticus*, *Chaetoceros* sp. Большинство перечисленных видов характеризуется низким световым оптимумом /5/. Диатомеи составляли 50–100% общей численности и 95–100% общей биомассы фитопланктона. Доминирующие виды и количественные характеристики фитопланктона Южной Балтики в конце марта были характерны для периода начала весеннего цветения [2,3,8].

Во время повторной съемки векового разреза (в начале апреля) формирование весенней ассоциации фитопланктона отмечено в северной и средней частях моря, где, по сравнению с первой съемкой, возросла общая численность и биомасса фитопланктона при увеличении роли диатомовых водорослей (до 100%). В районе о. Готланд интенсивно развивались также синезеленые водоросли *A. flos-aquae* и *Gomphosphaeria lacustris*. Численность и биомасса фитопланктона северной и центральной части моря во время 2-й съемки в эвфотическом слое укладывались в пределы (7–34)  $10^3$  экз./л и 10 – 39  $мг/м^3$ .

Вертикальное распределение водорослей в период исследования было относительно равномерным. Отсутствие четких тенденций концентрирования водорослей на определенных горизонтах (рис.2,3), очевидно, связано с отсутствием стратификации.

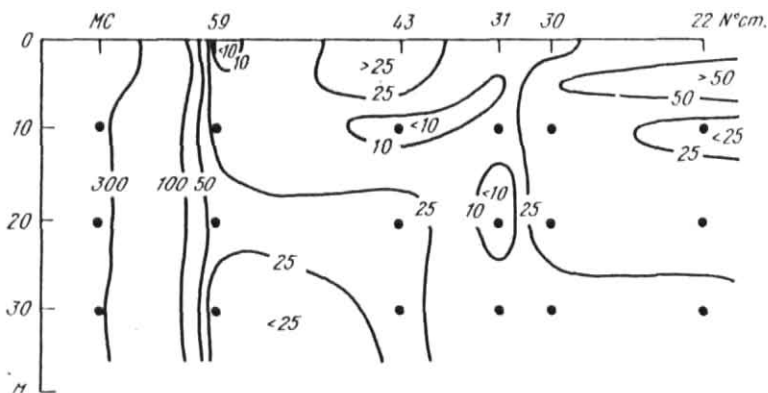


Рис.3. Распределение общей биомассы фитопланктона ( $мг/м^3$ ) на вековом разрезе Балтийского моря 31 III – 4 IV 1984

Концентрация хлорофилла "а" во время исследования практически укладывалась в пределы 0,21 (ст.37а) – 0,77 (ст.59)  $мг/м^3$ , за исключением ст.1У–1, где его концентрация составила 4,01  $мг/м^3$  (табл.2). Необходимо отметить, что различия концентраций хлорофилла "а" для северной и южной частей моря менее выражены, чем различия численности и биомассы фитопланктона. Некоторое увеличение значений этого показателя (в 2–3 раза) в северной и средней части моря во время

второй съемки, по-видимому, может рассматриваться как косвенное свидетельство интенсификации процессов первичного продуцирования органического вещества в период начала весеннего цветения фитопланктона.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. В о й л и о А. Современные тенденции изменения химических и биологических характеристик Балтийского моря. - Труды XIII конф. Балтийских океанографов и XII совещания экспертов по водному балансу Балтийского моря, Л., Гидрометеоиздат, 1981, с.75-84.
2. К а л в е к а Б.Я. О сезонных циклах развития фитопланктона в открытой части Балтики и в Рижском заливе в 1976 г. - В кн.: Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Вып.18. Рига, Авотс, 1980, с.36-45.
3. Н и к о л а е в И.И. Арктический комплекс в фитопланктоне Балтийского моря. - Труды Всесоюзн. гидробиол.общества, М., 1951, т.3, с.194-203.
4. Р у к о в о д с т в о по методам биологического анализа морской воды и донных отложений. - Л.: Гидрометеоиздат, 1983.-191 с.
5. С а в ч у к О.П., Б а л о д е М.Я. Фитопланктон. - В кн.: Проект Балтика. Вып.1. Экосистема и ее компоненты. Л., Гидрометеоиздат, 1983, с.142-152.
6. К р к о в с к и й А.К. Некоторые соображения о состоянии и направленности изменений в химических и биологических системах Балтийского моря. - Рига: Зинатне, 1975, с.60-65.
7. D e t e r m i n a t i o n of photosynthetic pigments in sea water. Monographs on oceanic methodology. - UNESCO, Paris, 1966.- 69 p.
8. K e l l V. Das phytoplankton der Ostsee. - Geodatische und Geophysikalische Veroff., 1981, 4, N 33, p.3-26.
9. R e c o m e n d a t i o n s for marine biological studies in the Baltic Sea. - ВМВ, 1979, N 5, p.5-25.
10. S t r i c k l a n d I.D.H., P a r v o n e T.R. A practical handbook of seawater analysis. - Bull. Fish. Res. Board, Canada, 1968, vol.167, p.185-205.

PHYTOPLANKTON OF THE BALTIC SEA IN SPRING 1984  
M. PALOUE

Phytoplankton samples were collected from 0-30 m layer at 19 stations. In S. Baltic the beginning of spring bloom was recorded in the end of March, *Skeletonema costatum*, *Thalassiosira Baltica* and *Chaetoceros* species were dominating. In central and N. Baltic in the end of March there was a winter phytoplankton association including *A. Flos-aquae*, *Melosira* sp., *Ch. danicus*. Spring bloom began in April. Diatoms and also blue-green algae *A. flos-aquae* and *Gomposphaeris lacustris* were abundant. Chlorophyll "a" concentration was less variable than phytoplankton abundance and total cell volume. Maximal value recorded was about 4 mg/m<sup>3</sup> (mean for the 0-20 m layer).

18. Школьник М.Я. Микроэлементы и нуклеиновые кислоты.-Успехи современной биологии, 1969, т.67, № I, с.3-23.
19. Daley A.A. Potential bioassay of natural seawater and influence of certain trace elements on the growth of phytoplankton organisms.-Helgoländer wiss. Meeresunters., 1970, Bd.20, N 1-4, S.229-248.
20. Brüggemann L. Zur Verteilung einiger Schwermetalle in der Ostsee.-Acta hydrochem. hydrobiol., 1977, Bd.5, N 1, p. 3-21.
21. Determination of photosynthetic pigments in sea water. UNESCO, 1966, 63 p.
22. Gupta R.S. On some metals in the Baltic.-AMBIO, 1972, vol.1, N 6, p.226-230.
23. Ericsson S.J. Toxicity of copper to *Thalassiosira pseudonana* in enriched inshore sea water.-J. Phycol., 1972, vol.8, p. 318-323.
24. Harris R.C., White D.B., Macfarlane R.B. Mercury compounds reduce photosynthesis by phytoplankton.-Science, 1970, vol. 170, N 3959, p. 736-737.
25. Hartung R. Biological effects of heavy metal pollutants in water.- In: Metal ions biological systems. London, 1973, vol.40, p.161-172.
26. Krenling K. Voltametrische Messungen über die Verteilung von Zink, Cadmium, Blei und Kupfer in der Ostsee.-Kieler Meeresforschungen, 1973, Bd.29, S.77-84.
27. Parsons T.R., Strickland I.D.H. A manual of sea water analysis. Ottawa, 1960, p.107-112.
28. Parsons T.R., Strickland I.D.H. A practical handbook of seawater analysis. Ottawa, 1968, 311 p.
29. Patin S.A., Ajvasova L.E. Ecologo-toxicological aspects of chemical pollution of the Baltic Sea.-Ambio Special Report, 1977, N 5, p. 57-59.

УДК 582.26:53.096:546.3

М.И. Балодэ

Институт биологии АН Латвийской ССР, Рига

ТОКСИЧНОСТЬ ИОНОВ НЕКОТОРЫХ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ  
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ПРИМЕРЕ  
ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

Среди множества факторов, определяющих ход и характер ингибирующего действия токсикантов, важную роль играет температура среды. Рядом исследователей наряду с увеличением ингибирующего действия различных соединений в условиях повышенной температуры [6,7,13] отмечено снижение токсического эффекта [3,14] или относительно независимая реакция организма [4,6,15]. Сведения о влиянии температурного фактора на устойчивость водных организмов в присутствии тяжелых металлов весьма ограничены [1,2,9,11,12,14,15]. Почти полное отсутствие экспериментальных работ, посвященных влиянию температуры на развитие морских одноклеточных водорослей при наличии тяжелых металлов в культивируемой среде, обусловило необходимость проведения опытов с целью выявить специфику действия ингибирующего количества свинца и меди на интенсивность роста микроскопических водорослей Балтийского моря в зависимости от температуры среды их обитания.

Материал и методика

В лабораторных условиях изучено токсическое действие азотнокислого свинца и сернокислой меди на интенсивность роста двух видов одноклеточных водорослей Балтийского моря. Диапазон исследуемых концентраций: для свинца - 50-100 и для меди - 25-75 мкг/л. Ингибирующее действие металлов оценива-

лось при температурах 6, 12, 18 и 25°C. В экспериментах использованы альгологически чистые культуры массово распространенных видов весеннего фитопланктона *Skeletonema costatum* и *Thalassiosira baltica*. С учетом решающей роли адаптации при анализе температурных зависимостей /10/ подопытные культуры подвергались предварительной адаптации к каждой из исследуемых температур. Культуры выращивались на питательной среде Гольдберга в модификации А.Г. Кабановой /5/. Культивирование водорослей и постановка опытов осуществлялись в люминесценте с кондиционной установкой, которая обеспечивала необходимый температурный режим.

Продолжительность экспозиции в присутствии токсиканта 3-5 сут. Количество повторностей в каждой серии опытов составляло 5, что обеспечивало воспроизводимость результатов с ошибкой на более 1%.

#### Результаты и их обсуждение

Температура - один из факторов, определяющих горизонтальное и вертикальное распределение фитопланктона в море. В связи с приспособлением к разнообразным температурным условиям одноклеточные водоросли претерпевают ряд изменений, затрагивающих основные стороны их жизнедеятельности /8, 10/. Результаты проведенных экспериментов показали существенные различия в токсикорезистентности диатомовых водорослей Балтийского моря в условиях разных температур среды. Более высокая устойчивость фитопланктонных организмов к воздействию металлов отмечена при относительно низких температурах воды (6, 12°C). По мере увеличения температуры среды до 25°C токсикорезистентность водорослей резко снижается (табл. 1, 2). Концентрация меди 75 мкг/л, являющаяся летальной дозой для культуры *Thalassiosira baltica* при 25°C, при более низких температурах среды (6, 12, 18°C) не приводит к 100%-ной гибели водорослевых клеток (см. табл. 2). Более существенные колебания устойчивости водорослей в условиях различных температур среды выявлены при высоких

Т а б л и ц а 1

Рост культуры микроскопических водорослей *Chlorella vulgaris* под воздействием свинца в условиях различной температуры среды (продолжительность эксперимента 3 сут)

Температура воды °С	Контроль	Концентрация свинца, мкг/л		
		50	75	100
6 ± 1	<u>884 ± 18,2</u>	<u>372 ± 15,7</u>	<u>798 ± 20,6</u>	<u>704 ± 29,0</u>
	100	98,6	50,3	79,6
12 ± 1	<u>986 ± 28,0</u>	<u>752 ± 10,7</u>	<u>708 ± 6,8</u>	<u>566 ± 15,4</u>
	100	79,3	71,6	57,4
18 ± 2	<u>642 ± 30,1</u>	<u>495 ± 18,2</u>	<u>440 ± 12,4</u>	<u>310 ± 14,3</u>
	100	77,3	68,5	45,3
25 ± 2	<u>550 ± 26,4</u>	<u>401 ± 21,6</u>	<u>345 ± 17,4</u>	<u>263 ± 14,3</u>
	100	75,7	65,1	36,9

П р и м е ч а н и е : Здесь и в табл. 2 в числителе указаны средняя величина числа клеток в 1 мл и ошибка среднего значения ( $\pm \sigma$ ), в знаменателе - число клеток в % к контролю.

Т а б л и ц а 2

Рост культуры микроскопических водорослей *Skeletonema costatum* под воздействием меди в условиях различной температуры среды (продолжительность эксперимента 5 сут)

Температура воды, °С	Контроль	Концентрация меди, мкг/л		
		25	50	75
6 ± 1	<u>9410 ± 112,8</u> 100	<u>9940 ± 240,1</u> 105,6	<u>8990 ± 291,6</u> 95,5	<u>5860 ± 199,2</u> 62,2
12 ± 1	<u>10800 ± 504,3</u> 100	<u>9340 ± 412,9</u> 86,5	<u>7540 ± 314,2</u> 69,8	<u>4990 ± 194,3</u> 46,2
18 ± 2	<u>4320 ± 129,6</u> 100	<u>3864 ± 116,4</u> 89,4	<u>2140 ± 98,6</u> 49,5	<u>1060 ± 63,1</u> 24,5
25 ± 2	<u>3650 ± 130,0</u> 100	<u>2010 ± 91,3</u> 55,1	<u>1814 ± 51,4</u> 49,7	Отмирают

концентрациях токсиканта - меди 75 мкг/л и свинца 100 мкг/л. При температуре 25°C альгицидное действие свинца в концентрации 100 мкг/л более чем вдвое превысило токсичность  $Pb^{++}$  при температуре 6°C (см. табл. I). Подобная картина наблюдалась также и в экспериментах с медью. Ингибирующее действие  $Cu^{++}$  при температуре среды 25°C было значительно сильнее действия меди при температуре 6°C. Различия интенсивности роста культуры *Thalassiosira baltica* в пределах колебаний температуры составило более 30%.

В контроле наиболее интенсивный рост водорослей исследуемых культур отмечен при температуре 12°C. Однако упомянутая температура оказалась не самой благоприятной в отношении снижения токсического эффекта. Полученные результаты позволяют заключить, что расхождения токсикорезистентности водорослей в условиях различных температур сред определяются не только интенсивностью развития данных организмов /14/, но и целым рядом других факторов. Причиной снижения токсического эффекта при низкой температуре среды, по мнению Л.П. Брагинского и Л.А. Сиренко, может служить действие различных защитных приспособлений, выработанных водорослями в ходе эволюции: снижение интенсивности обмена, образование покоящихся стадий, цист, зигот с толстой оболочкой, через которую химические соединения не проникают, смена форм размножения с переходом от стадий, более чувствительных к внешним воздействиям, к стадиям, менее чувствительным /1/. Наиболее четкие результаты токсикологических экспериментов, по мнению авторов /1/, могут быть получены при температурных интервалах, соответствующих массовой вегетации водорослей, поскольку с повышением температуры среды усиливается токсичность действия препаратов и, соответственно, снижается эффект воздействия токсиканта при более низких температурах. Исходя из этого исследования ингибирующего действия различных токсикантов на развитие диатомовых водорослей *Skeletonema costatum* и *Thalassiosira baltica* рекомендуется проводить при температуре 12±1°C, оптимальной для развития указанных водорослей в лабораторных условиях и соответствующей температуре, при которой наблюдается их массовое развитие в фитопланктоне Балтийского моря.

Результаты исследований позволяют заключить, что:

1) диатомовые водоросли весеннего комплекса фитопланктона Балтийского моря более устойчивы к воздействию тяжелых металлов при относительно низких температурах среды ( $6, 12^{\circ}\text{C}$ ). По мере увеличения температуры (до  $25^{\circ}\text{C}$ ) токсикорезистентность водорослей снижается;

2) интенсивность роста водорослей не является основной причиной различий ингибирующего действия токсиканта в условиях различных температур среды;

3) колебания токсикорезистентности одноклеточных водорослей в условиях разных температур воды усиливаются с повышением концентрации токсиканта;

4) исследования токсического действия металлов на жизнеспособность диатомовых водорослей весеннего фитопланктона Балтийского моря рекомендуется проводить при температуре  $12-1^{\circ}\text{C}$ , оптимальной для развития данных водорослей в условиях монокультуры и природных сообществ.

#### С п и с о к л и т е р а т у р ы

1. Брагинский Л.П., Спренко Л.А. Методика токсикологического эксперимента на сине-зеленых водорослях. - В кн.: Методика биологических исследований по водной токсикологии. М., Наука, 1971, с. 191-205.
2. Брагинский Л.П., Щербань Э.П. Острая токсичность тяжелых металлов для водных беспозвоночных при различных температурных условиях. - Гидробиол. журн., 1978, т. 14, № 6, с. 86-92.
3. Воронова Л.Д., Попова Г.В., Пушкарь И.Г. Загрязнение водоемов пестицидами. - В кн.: Обшая экология, биоценология, гидробиология. М., ВНИИТИ, 1976, с. 48-80.
4. Гуданавичене Н.А., Душаускаене - Дух Р.И., Марчюленене Д.П. и др. Действие температурного фактора среды на физиологическое состояние водорослей, а также на уровни накопления  $^{90}\text{Sr}$  в гидробонтах. - В кн.: Изучение и освоение водоемов Прибалтики и Белоруссии. Рига, Зинатне, 1979, ч. 2, с. 82-85.

5. К а б а н о в а Ю.Г. Органический фосфор как источник питания фитопланктона. Автореф. дис. на соиск. учен. степени канд. биол. наук, М., 1958. 32 с.
6. К о р д е Б.А., К о к и н а И.Я., Г а л к о в с к а я Г. А. , Е р е м о в а Н.Г. Влияние гербицида 2,4D-Na на интенсивность обмена у *Daphnia magna* в эмбриогенезе и постэмбриональном периоде.-В кн.: Экспериментальная водная токсикология. Рига, Зинатне, 1976, вып.6, с. 125-131.
7. К о р д е Б.А., Б и р з и н я Р.В. Изучение влияния 4,4' ДДТ на выживаемость и суммарный метаболизм *Eurytemora hirsutoides*. - В кн.: Изучение и освоение водоемов Прибалтики и Белоруссии. Рига, Зинатне, 1979, ч.2, с. 72-75.
8. М о р о з о в а - В о д я н и ц к а я Н.В., Л а н с - к а я Л.А. Темп и условия деления морских диатомовых водорослей в культурах.-Тр. Севастопольской биол.ст., 1959, вып. 12, с. 30-70.
9. Щ е р б а н ь Э.П. Токсичность ионов некоторых тяжелых металлов для *Daphnia magna* Straus в зависимости от температуры.-Гидробиол. журн., 1977, т.13, № 4, с.86-91.
10. Экологическая физиология морских планктонных водорослей (в условиях культуры). Киев, Наукова думка, 1971. 207 с.
11. С и г г с J., Н о у т х А.С., Р о к к е р В.С. The effects of temperature upon the toxicity of chemicals to aquatic organisms.-Hydrobiologie, 1975, Bd. 47, N 1, p. 135-171.
12. J o n e s M.B. Synergetic effects of salinity, temperature and heavy metals on mortality and osmoregulation in marine and estuarine isopods.-Marine Biol., 1975, N 30, p. 15-20.
13. M a s e r K.J., H u t c h i n s o n C., C o p e O.B. The effects of temperature on the susceptibility of bluegills and rainbow trout to selected pesticides.-Bull. Environmental Contamination Toxicol., 1969, vol.3, p. 174-183.
14. M a c I n n e s J.R., С и л а б р е с о А. Response of embryos of the American oyster *Crassostrea virginica*, to

heavy metals at different temperatures.-In: *Physiol., Behaviour Marine Organisms*. Proc. 12th Europ. Symp. Marine Biol. Oxford, 1978, p. 195-202.

15. Wooley M.L., Levin R.A. Effects of Pb on respiration and photosynthesis of *Thalassiosira weissflogii* (Bacillariophyta).-*Water, Air, Soil Pollution*, 1976, vol.6, p. 25-31.

УДК 546.49+578.084.2(474.3):595.18+595.324+595.34+  
+582.2+576.8

Э.К.Сейсума, Д.Р.Ведзис, С.Я.Марцинкевича,  
А.И.Рудзюга, Г.П.Лидрушайтис

Институт биологии АН Латвийской ССР, Рига

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВЛИЯНИЯ ЦИНКА НА  
ЭКОСИСТЕМУ МОРСКОЙ ПЕЛАГИАЛИ

Цинк является элементом, необходимым для жизнедеятельности живых организмов, но в то же время он может действовать токсично на организмы планктона, если его концентрации в воде повышены. При сравнительной оценке действия на веслоногих и ветвистоусых рачков разных токсикантов последние можно распределить по нескольким группам. К группе наиболее токсичных веществ относятся кетилртуть и ртуть. Далее следует группа из трех металлов: цинк, кадмий и медь. Величина  $LC_{50}$  цинка в лабораторных опытах длительностью 96 ч для веслоногого рачка *Mesocyclops edax* — 1450 мкг/л /6/, а для ветвистоусого рачка *Daphnia magna* — 100 мкг/л в опытах длительностью 48 ч /6/. Имеется много работ, посвященных изучению влияния цинка на отдельные виды и группы планктона /6/, особенно фитопланктона в лабораторных условиях. Так, в /11/ указано, что цинк, как и медь, в количестве до 5 мкг/л стимулирует фотосинтез планктонных организмов; при более высоких концентрациях скорость фотосинтеза резко снижается. Цинк менее токсичен для микропланктона, чем для нанопланктона. Авторами работы /8/ установлено, что тяжелые металлы, в том числе и цинк, в малых концентрациях стимулируют, а в больших подавляют рост биомассы морских диатомовых водорослей. По данным /13/, смесь тяжелых металлов из 10 компонентов, в том числе и цинка, вызывает значительное снижение числа клеток и первичной продукции планктонных водорослей из

Совет экономической взаимопомощи  
Координационный центр по проблеме  
"Глобальная система мониторинга  
окружающей среды (ГСМОС)"  
Институт биологии АН Латвийской ССР

**РАЗРАБОТКА  
И ВНЕДРЕНИЕ  
на комплексных  
фоновых станциях  
методов  
БИОЛОГИЧЕСКОГО  
МОНИТОРИНГА**

В 2-х томах

Том 2



Рига "Зинатне" 1983

УДК 581.522.4.074:578.083

М.И.Балоде

Институт биологии АН ЛатвССР

## МЕТОДИЧЕСКИЙ ПОДХОД

К ИЗУЧЕНИЮ ТОКСИКО-РЕЗИСТЕНТНОСТИ  
ПЛАНКТОННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ  
ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ

При разработке биологического мониторинга состояния морских экосистем несомненный интерес представляет Балтийское море, которое по своему гидрологическому и гидрохимическому режиму занимает особое место в системе морей, омывающих берега Европы. Ограниченная связь с Северным морем, двухслойная структура вод, затрудняющая вертикальный водообмен между слоями /5/, приводит к накоплению загрязняющих веществ в нижних слоях Балтийского моря, к дефициту кислорода и ослаблению процессов самоочищения.

В общей проблеме загрязнения Балтийского моря одно из ведущих мест занимают тяжелые металлы /8/. Обладая способностью к аккумуляции в многочисленных компонентах экосистемы и активному участию в различных миграционных циклах элементов, они способны вызвать глубокие экологические нарушения окружающей среды. В отличие от органических загрязнителей, которые со временем утилизируются в водоеме, соединения металлов способны сохранять токсичность практически бесконечно, так как даже при их превращениях основной компонент соединения - металл - остается без изменений /4/. Попадая в водоем, тяжелые металлы влияют на экосистему в целом через отдельные ее звенья. Особый интерес в морской экотоксикологии представляют исследования влияния различных металлов на развитие одноклеточных водорослей - чувствительных индикаторов возникновения новых химических условий в морской среде. Простота структуры, высокий темп размножения, короткий жизненный цикл - особенности одноклеточных водорослей, позволяющие использовать их в качестве тест-объектов при проведении токсикологических экспериментов. Методическая

оторона проведения эколого-токсикологических экспериментов с морскими микроскопическими водорослями неоднократно обсуждалась в работах О.Г.Миронова, С.А.Патина и В.И.Ткаченко с соавт. /6, 8, 9/, однако постановки экспериментов с однолеточными водорослями Балтийского моря имела свою специфику. В настоящем сообщении приводятся методические указания по культивированию фитопланктонных организмов Балтийского моря и проведению лабораторных экспериментов с целью определения реакции планктонных водорослей на воздействие тяжелых металлов.

Культивирование планктонных водорослей Балтийского моря. С целью получения сравнительных данных при проведении токсикологических экспериментов требуется определенная стандартизация условий выращивания водорослей. Из факторов внешней среды существенную роль играют температура среды, освещенность и условия питания. Для проведения сравнительных серий эколого-токсикологических опытов культуры необходимо выращивать на одной стандартной питательной среде. Для культивирования диатомовых и перидиниевых водорослей Балтийского моря рекомендуется применить среду Гольдберга в модификации Ю.Г.Кабановой /2/, приготовленную из фильтрованной, неоднократно пастеризованной до 80°C морской воды соленостью 5-7‰ и с pH 7,5-8,8. "Нагрузка"alloхтонной органики в Балтийском море /II/ способствует интенсивному размножению микроорганизмов и жгутиковых в питательной среде при длительном ее хранении, поэтому среду рекомендуется готовить незадолго до ее употребления и хранить при температуре, не превышающей +5°C. Относительно высокие концентрации органического вещества в Балтийском море /II/ являются также причиной частых (через каждые 2-3 дня) пересевов водорослевых культур. У видов, не приспособленных к постоянному пересеву, во время культивирования отмечены признаки, указывающие на неблагоприятные для жизни условия /I, 7/: распад длинных цепочек водорослей на более короткие, альбицизация и деформация клеток, лизис, что должно быть учтено при выборе тест-объектов.

Выращивание водорослей необходимо проводить в условиях постоянной температуры и равномерного освещения. Оптимальная интенсивность освещения для культивирования водорослей Балтий-

ского моря составляет 3000–5000 лк. Учитывая особенности температурного режима Балтийского моря, водоросли культивируют в терморегулирующей установке, обеспечивающей температурный диапазон от 5 до 17°C. После выделения из морской воды культуры водорослей определенное время выдерживают в температурных условиях, максимально приближенных к естественным. Культуры, полученные в весенне-осенний период (У, УІ, ІХ–ХІ), выращиваются при температуре 5–12°C, в летний период (УІІ, УІІІ) – при температуре 15–17°C. Далее осуществляется постепенная адаптация водорослей к температуре 12°C ± 1°C, при которой происходят токсикологические эксперименты (для сравнимости полученных результатов).

Постановка эколого-токсикологических экспериментов. Основными факторами, определяющими выбор тест-объектов для проведения токсикологических опытов с одноклеточными водорослями, являются пространственность вида, высокий темп деления клеток, способность водорослей развиваться в условиях клональной, моно- и смешанной культуры, приспособленность к регулярному пересеву. Важным условием при постановке опыта является выбор в качестве тест-объектов региональных видов, доминирующих в изучаемом водоеме. Индикаторные виды должны представлять основные систематические группы фитопланктона данного водоема. Одноклеточные водоросли Балтийского моря в основном являются представителями двух систематических групп Bacillariophyta и Pyrrophyta, что легло в основу выбора следующих тест-объектов для проведения токсикологических экспериментов: из диатомовых водорослей – *Coccinodiscus granii*, *Thalassiosira nana*, *Thalassiosira baltica*, *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros wighamii*, *Diatoma elongatum*, из перидиниевых – *Gonyaulax catenata*, *Dinophysis baltica*. Исходная плотность культуры устанавливается по результатам предварительных экспериментов и соответствует особенностям развития данного вида в условиях культуры. Так, например, для крупной водоросли *Coccinodiscus granii* оптимальное исходное количество клеток соответствует нескольким клеткам на 1 мл, для остальных культур – колеблется в пределах от 300 до 1500 клеток на 1 мл.

Т а б л и ц а I

Величины  $EC_{50}$  (мкг/л) тяжелых металлов для морских и солоноватоводных одноклеточных водорослей Балтийского моря

Токсикант	Вид	$EC_{50}$ *	Величины угловых коэффициентов
Pb	<i>Coscinodiscus granii</i>	>1000	-
	<i>Dinophysis baltica</i>	>1000	-
	<i>Thalassiosira baltica</i>	>1000	-
	<i>Diatoma elongatum</i>	234	0,30
	<i>Sceltonema costatum</i>	107	0,30
	<i>Chaetoceros wighamii</i>	96	0,19
	<i>Thalassiosira nana</i>	50	0,25
Cd	<i>Coscinodiscus granii</i>	912	0,18
	<i>Thalassiosira baltica</i>	100	-
	<i>Gonyaulax catenata</i>	100	-
	<i>Diatoms elongatum</i>	74	0,13
	<i>Thalassiosira nana</i>	32	0,11
	<i>Chaetoceros wighamii</i>	28	0,14
Cu	<i>Coscinodiscus granii</i>	1259	0,18
	<i>Gonyaulax catenata</i>	234	0,20
	<i>Diatoma elongatum</i>	234	0,22
	<i>Thalassiosira baltica</i>	159	0,24
	<i>Sceltonema costatum</i>	132	0,43
	<i>Thalassiosira nana</i>	63	0,35
	<i>Chaetoceros wighamii</i>	20	0,18
Hg	<i>Coscinodiscus granii</i>	347	0,12
	<i>Dinophysis baltica</i>	100	-
	<i>Thalassiosira baltica</i>	100	0,11
	<i>Diatoma elongatum</i>	91	0,14
	<i>Thalassiosira nana</i>	25	0,16
	<i>Sceltonema costatum</i>	10	0,17
	<i>Chaetoceros wighamii</i>	8,9	0,35

\*  $EC_{50}$  определена по критерию снижения прироста клеток после суточной экспозиции.

Действие тяжелых металлов на одноклеточные водоросли Балтийского моря целесообразно оценить по следующим показателям: интенсивность роста, относительная скорость ассимиляции углерода и морфологическое состояние клеток микроводорослей. Высокая чувствительность одноклеточных водорослей к присутствию ингибитора по характеристике фотосинтетической активности позволяет установить ингибирующее действие металла при относительно низком уровне загрязнения. Результаты экспериментов показали избирательное действие тяжелых металлов по отношению к исследуемым видам водорослей (табл. I). Различная степень чувствительности одноклеточных водорослей к присутствию тяжелых металлов установлена не только у представителей отдельных систематических групп фитопланктона, но и в пределах рода, вида и даже особой одной популяции. Среди множества факторов, определяющих ход и характер ингибирующего действия исследуемых металлов, немаловажную роль играют физиологическое состояние тест-объектов, плотность экспериментальной культуры, наследственные особенности водорослей одной популяции, межвидовые отношения фитопланктона и длительность воздействия токсиканта.

Для выявления различий в токсико-резистентности водорослей моновидных культур в зависимости от "эффекта биомассы" были проведены эксперименты по влиянию токсиканта на интенсивность развития водорослей в условиях различной плотности культурной среды. Результаты опытов указывали на зависимость ингибирующего действия ртути от количества клеток подопытных культур (рис. I). Повышение плотности экспериментальной суспензии сопровождается снижением интоксикации водорослей. По мере увеличения концентрации токсиканта в среде "эффект биомассы" проявляется менее четко.

В целях изучения отдаленных последствий интоксикации целесообразно проводить опыты с клоновыми культурами одной популяции. В хронических экспериментах нами изучалась устойчивость десяти клоновых культур одноклеточной водоросли *Scoleciodiscus kuetzingii* к воздействию свинца, кадмия и ртути. Однородность токсико-резистентности отдельных клонов более четко проявляется в условиях воздействия относительно невысоких доз токсикан-

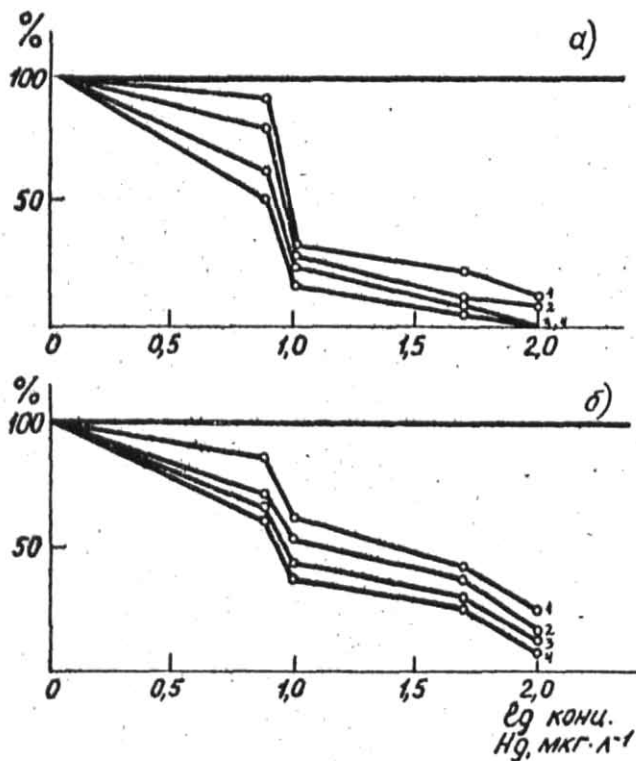


Рис. I. Влияние ртути на интенсивность фотосинтеза (% от контроля) одноклеточных водорослей в зависимости от исходного количества клеток в подопытной культуре.

а - *Chaetoceros wighamii*: 1 - 314 500; 2 - 43 010;  
 3 - 3940; 4 - 409 кл.мл;  
 б - *Skeletonema costatum*: 1 - 384 100; 2 - 43 500;  
 3 - 4200; 4 - 320 кл.мл.

та (1-100 мкг Pb /л, 0,1-10,0 мкг Cd /л, 0,1-1,0 мкг Hg/л). По мере увеличения концентрации металлов и длительности воздействия токсиканта отмечены более существенные различия степени интоксикации исследуемых клонов (рис.2, 3). Полученные результаты позволяют сделать вывод о существенных различиях в чувствительности к действию исследуемых металлов между клонами одной популяции. Гетерогенность токсико-резистентности отдельных клонов данной популяции свидетельствует о генетической природе этих различий. В основе генетически обусловленных различий в чувствительности клоновых культур, по мнению ряда авторов, лежат физиологические и биохимические механизмы /3, 10/.

Различия в устойчивости водорослей моновидных культур и природных популяций фитопланктона в присутствии тяжелых металлов обуславливают необходимость исследования токсико-резистентности водорослей в условиях смешанной культуры, которую в какой-то мере можно отнести к естественным популяциям фитопланктона.

В целях изучения динамики процессов интоксикации в условиях смешанной культуры нами была проведена серия опытов по изучению влияния токсических концентраций кадмия на интенсивность фотосинтеза смешанной культуры *Thalassiosira baltica* + *Scletonema costatum* (рис.4). Интенсивность ассимиляции углерода в смешанной культуре подавлялась при более высоких концентрациях кадмия, чем в опытах с моновидными культурами водорослей. Данные о степени интоксикации одноклеточных водорослей Балтийского моря под воздействием тяжелых металлов свидетельствуют о более высокой устойчивости фотосинтезирующих микроорганизмов в условиях смешанной культуры, что, по всей вероятности, можно объяснить изменением межвидовых отношений в присутствии загрязняющего фактора. Дифференцированный подсчет клеток смешанной культуры показал, что по ходу действия токсиканта соотношение численности клеток изменяется в пользу более токсико-резистентного вида *Thalassiosira baltica* (исходное соотношение клеток Th:Sc равно 1:1), тогда как в контроле отмечалось преобладание водорослей *Scletonema costatum*. Следовательно, более интенсивное развитие *Thalassiosira baltica*

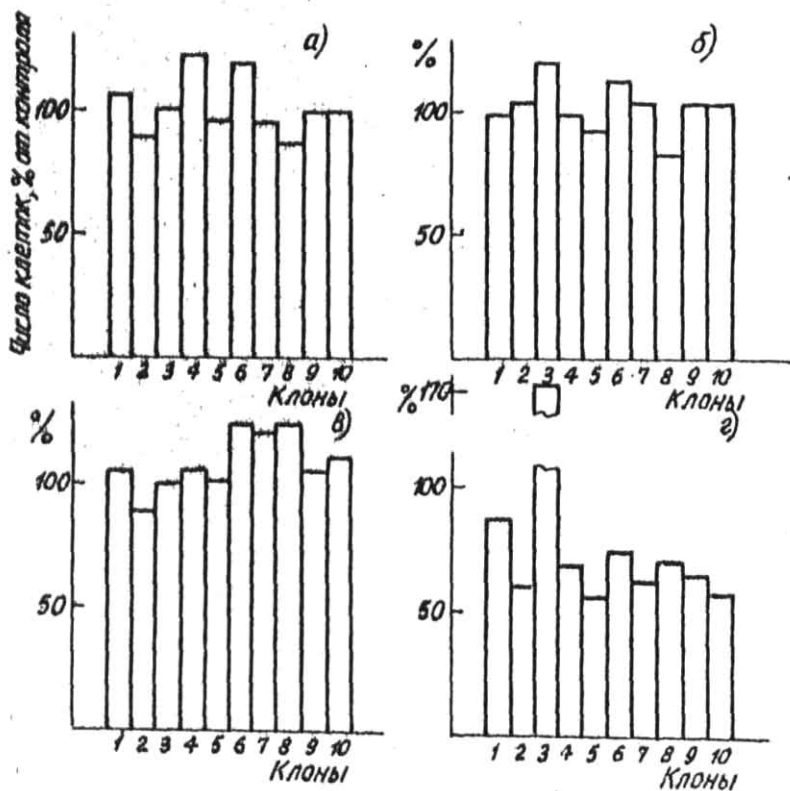


Рис. 2. Сравнительная устойчивость клоновых культур *Clostridium granii* к воздействию свинца в зависимости от концентрации металла в среде (суточный эксперимент).  
 а - 1, б - 10, в - 100, г - 1000 мкг/л.

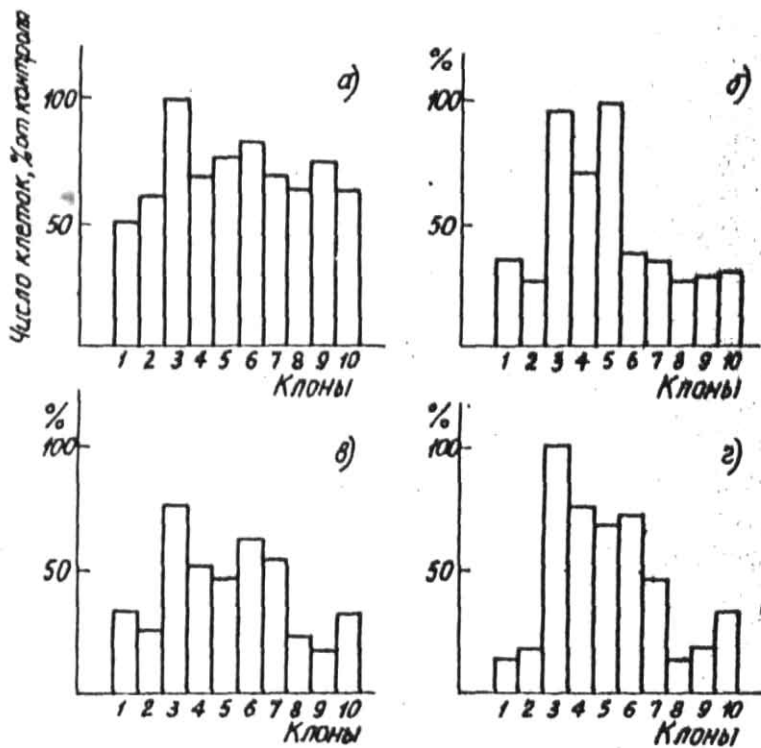
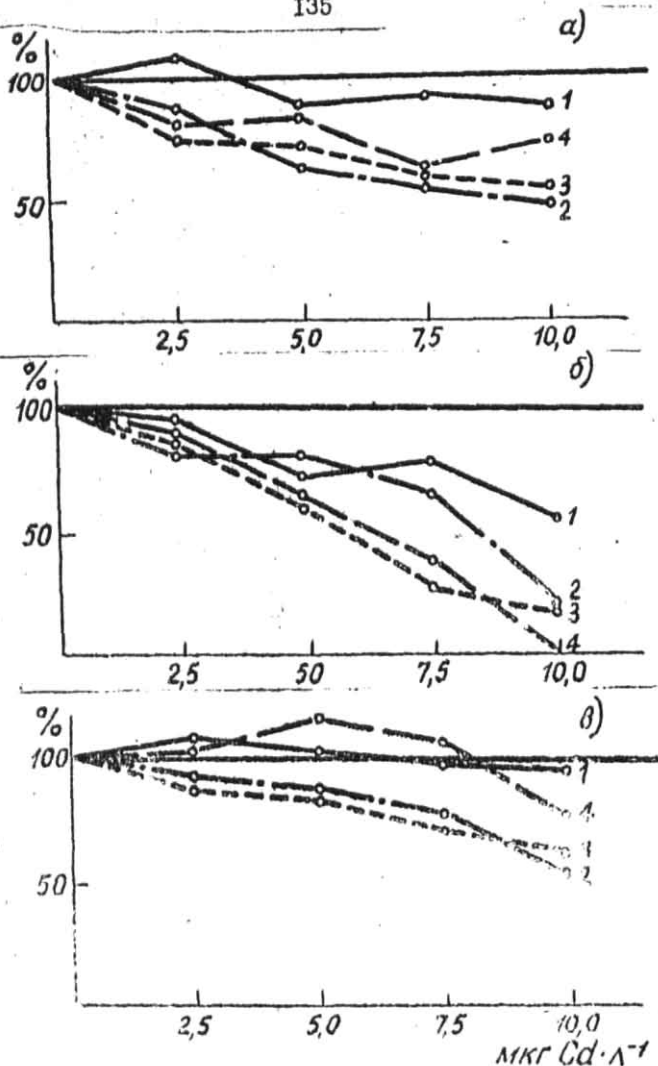


Рис. 3. Сравнительная устойчивость клоновых культур *Sonchidis-sia granii* к воздействию кадмия в концентрации 100 мкг/л в зависимости от времени воздействия металла.  
а - 1, б - 3, в - 5, г - 10 сут.



но.4. Действие кадмия на относительную интенсивность ассимиляции углерода (% от контроля) одноклеточных водорослей *Halosira baltica* (а) и *Skeletonema costatum* (б) в условиях моновидовой и смешанной культуры (в) при разной продолжительности эксперимента:

1 - 1, 2 - 3, 3 - 5, 4 - 7 сут.

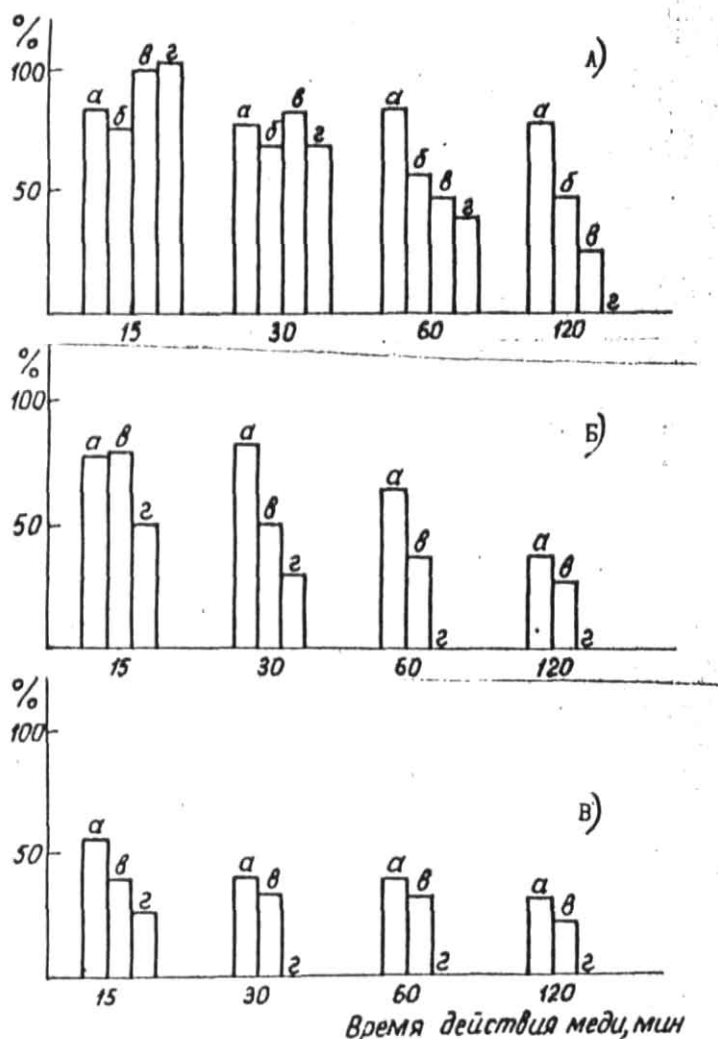


Рис.5. Интенсивность роста (количество клеток в % от контроля) одноклеточных водорослей *Thalassiosira baltica* при кратковременном влиянии разных концентраций меди:

А - 50, Б - 100, В - 1000 мкг/л.

Продолжительность развития в чистой морской воде: а - 1 б - 3, в - 5, г - 10 сут.

происходит за счет угнетения роста водорослей, менее устойчивых к данному виду загрязнения. Сказанное свидетельствует о возможности изменения межвидовых взаимоотношений в фитопланктонных сообществах под воздействием антропогенного фактора.

В условиях моря контакт морских организмов с вредным агентом может носить временный характер /6/. В связи с этим возникает необходимость изучения кратковременного воздействия токсиканта (с последующим наблюдением за состоянием водорослей в чистой морской воде). Эти исследования представляют интерес в связи с оценкой репаративных способностей одноклеточных водорослей после снятия токсического эффекта. Нами проводились исследования динамики интенсивности роста *Thalassiosira baltica* после 15–120-минутного контакта с морской водой, содержащей 50, 100 и 1000 мкг Си /л – концентрации, являющиеся летальными для последующего тест-объекта при длительном контакте с токсикантом (рис.5). Динамика степени интоксикации водорослей Балтийского моря при кратковременном контакте с токсикантом свидетельствовала о восстановлении их жизнеспособности после снятия токсического эффекта. Однако при острой интоксикации тяжелыми металлами патологические процессы, протекающие в организме водорослей, оказываются необратимыми даже после перенесения их в свежую среду.

#### С п и с о к л и т е р а т у р ы

1. Згуровская Л.Н. Влияние нефтяного ростового вещества на интенсивность фотосинтеза и темп деления клеток *Chaetoceros curvisetus*. – Гидробиологический журнал, 1969, т.5, № 1, с.55–59.
2. Кабанова Ю.Г. Органический фосфор как источник питания фитопланктона. Автореф. дис. на соиск. учен. степени канд. биол. наук. М., 1958. 32 с.
3. Коккина И.И. Чувствительность *Paramecium caudatum* к действию летальных концентраций 2,4 D. – В кн.: Экспериментальная водная токсикология. Рига, Зинатне, 1971, вып.2, с.43–47.

4. Корсак М.Н. Воздействие цинка, хрома и кадмия на некоторые функциональные и структурные показатели фито- и бактериопланктона. Автореф. дис. на соиск. учен. степени канд. биол. наук. М., 1976. 28 с.
5. Микельский Э. Водный баланс Балтийского моря. - Водные ресурсы, 1974, № 5, с.3-14.
6. Миронов О.Г. Методические указания по проведению токсикологических исследований с морскими организмами. - В кн.: Методика биологических исследований по водной токсикологии. М., Наука, 1971, с.276-283.
7. Морозова-Водяницкая Н.В., Ланская Л.А. Темп и условия деления морских диатомовых водорослей в культурах. - Труды Севастопольской биологической станции, 1959, № 12, с.30-70.
8. Патиш С.А. Влияние загрязнения на биологические ресурсы и продуктивность Мирового океана. М., Пищевая промышленность, 1979. 303 с.
9. Ткаченко В.И., Мортина С.В., Лукьякина Е.И. Методика проведения токсикологических опытов и некоторые результаты действия металлов на морские одноклеточные водоросли. - Труды ВНИРО. М., 1974, т. С, с.63-67.
10. Филенко О.Ф., Хоботьев В.Г. Загрязнение металлами. - В кн.: Общая экология, биоценология, гидробиология. Т.3. Водная токсикология. М., 1976, с.110-150.
11. Цибань А.В. Научные аспекты организации биологического мониторинга состояния экосистемы Балтийского моря. - В кн.: Комплексный глобальный мониторинг загрязнения окружающей среды. Труды Международного симпозиума. Л., Гидрометеоиздат, 1980, с.332-339.

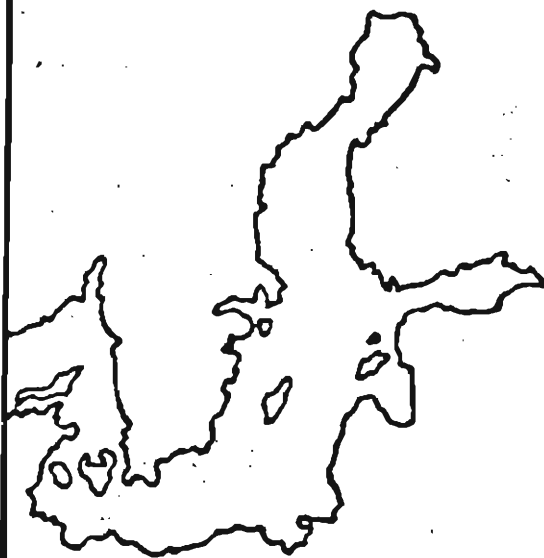
УДК 577.475(26)

Е.Г.Стародубцев, Б.Д.Ли, Н.А.Родионов, Н.М.Кулинич  
 Тихоокеанский океанологический институт ДВНЦ АН СССР  
 ВОЗМОЖНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ БИОЛЮМИНЕСЦЕНТНОГО МЕТОДА  
 ДЛЯ ОЦЕНКИ СОСТОЯНИЯ ПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА  
 НА ПРИМЕРЕ ЯВЛЕНИЯ "КРАСНОГО ПРИЛИВА"

Осуществление биологического мониторинга предусматривает использование экспресс-методов оценки состояния живых организмов. Биолюминесцентный метод, полностью отвечающий требованиям экспрессности, может оказаться достаточно информативным для целей биологического мониторинга. Нами была предпринята попытка с помощью биолюминесцентного метода исследовать состояние планктонного сообщества в период массового развития организма *Noctiluca miliaris*, вызвавшего весной 1980 г. явление "красного прилива" у берегов Южного Приморья.

Материалом для настоящей работы послужили данные комплексной гидрохимической и гидробиологической съемки, выполненной в апреле-июне 1980 г. Обычно в апреле в фитопланктоне доминирующими видами являются *Coccolodiscus centralis*, *Halosphaera viridis*, *Leptocylindrus dinicus*, *Dinobryon pellucidum* /2, 6/, а в мае появляются *Rhizosolenia hebetata*, *Chaetocerus atlanticus*, *Peridinium pellucidum*, *Carteria multifilis* /5, 9/. Однако гидрологическая ситуация в юго-западной части зал. Петра Великого весной 1980 г. резко отличалась от средней многолетней, что вызвало необычно массовое и раннее развитие *Noctiluca miliaris*. Ноктилюка обладает своеобразным строением, совмещающая признаки животного и растения. Ботаники относят ее к перидиниевым водорослям, зоологи - к животным типа простейших. Довольно полные сведения о развитии ноктилюки в зал. Петра Великого содержатся в работе /7/. Авторы указывают, что численность ноктилюки находится в прямой зависимости от температуры: максимальная численность (50 кл/л) наблюдается, как правило, в июле-августе, когда температура воды наиболее высока.

Проект  
«Балтика»  
Проблемы  
исследования  
и математического  
моделирования  
экосистемы  
Балтийского  
моря



*Выпуск 1*

ЭКОСИСТЕМА  
И ЕЕ КОМПОНЕНТЫ

285. Wallentinus I. Productivity studies in Baltic macroalgae.— *Bot. Marina*, 1978, 21, p. 365—380.
286. Wallentinus I. Environmental influences on benthic macrovegetation in the Triosa-Askö area, Northern Baltic proper. II. The ecology of macroalgae and submerged phanerogams.— *Contrib. Askö Lab. Univ. Stockholm*, 1979, N 25.— 210 p.
287. Wallentinus I. On the ecology of macroalgae and submerged phanerogams in a Baltic Archipelago.— *Inst. Bot. Askö Lab., Stockholm*, 1979.— 21 p.
288. Wayman C. H. Adsorption on clay mineral surfaces.— In: *Principles and applications of water chemistry*. New York, 1967, p. 127—168.
289. Weber W. Die Laichplätze des Herings (*Clupea harengus* L.) der westlichen Ostsee.— *Kieler Meeresforsch.*, 1971, Bd 27, N 2, S. 194—208.
290. Welander P. Two layer exchange in an estuary basin with special reference to the Baltic Sea.— *J. Phys. Oceanogr.*, 1974, vol. 4, p. 542—556.
291. Whittle I. J. Marine organisms and their contribution to organic matter in the ocean.— *Mar. Chem.*, 1977, vol. 5, p. 381—411.
292. Williams P. J. le B. Incorporation of microheterotrophic processes into the classical paradigm of the planktonic food Web.— *Kieler Meeresforsch. Sonderh.* 5, 1981, S. 1—28.
293. Wilmot W. A numerical model of the gravitational circulation in the Baltic.— In: *Proc. 9th Conf. Baltic Oceanogr.*, 1974, p. 73—113.
294. Wirtki K. Die dynamik der Wasserbewegungen im Femarnbelt I.— *Kieler Meeresforsch.*, 1953, Bd 9, N 2, p. 155—170.
295. Yurkowskis A. Results of fraction investigations of the organic substance in the Baltic Sea.— In: *Proc. Joint Oceanogr. Assembly (Tokyo, 1970)*, 1971, p. 466—467.
296. Zafirioiu O. C. Marine organic photochemistry previewed.— *Mar. Chem.*, 1977, vol. 5, p. 497—522.
297. Zmudzinski L. The Baltic pollution.— *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 1975 (1976), vol. 22, N 4, p. 601—614.
298. Zmudzinski L. The Baltic deserts.— *Ann. Biol.*, 1977, vol. 32, p. 50—51.
299. Zmudzinski L. The evolution of macrobenthic deserts in the Baltic Sea.— In: *Proc. 11th Conf. Baltic Oceanogr.*, 1978, vol. 2, p. 780—794.
300. Zsolnay A. Total labile carbon in the euphotic zone of the Baltic sea as measured by BOD.— *Mar. Biol.*, 1975, vol. 29, p. 125—128.
301. Zsolnay A. Distribution of labile and residual particulate carbon in the Baltic Sea.— *Mar. Biol.*, 1973, vol. 21, p. 13—18.

# ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие . . . . .	3
<b>Глава 1.</b> Балтийское море как экологическая система и задачи ее имитационного моделирования . . . . .	6
1.1. Физико-географическая характеристика моря . . . . .	—
1.2. Структурно-функциональная характеристика и основные тенденции эволюции экосистемы Балтийского моря . . . . .	11
1.3. Роль социальных процессов в формировании экосистемы Балтики . . . . .	27
1.4. О технологии построения имитационных моделей водных экологических систем . . . . .	36
<b>Глава 2.</b> Факторы внешнего воздействия на экосистему . . . . .	45
2.1. Водообмен Балтийского моря с Северным и его основные компоненты . . . . .	—
2.2. Речной сток . . . . .	61
2.3. Термо-динамическое взаимодействие моря с атмосферой . . . . .	72
2.4. Нагрузка загрязнения Балтийского моря . . . . .	87
<b>Глава 3.</b> Абиотические компоненты экосистемы . . . . .	89
3.1. Температура воды . . . . .	—
3.2. Соленость воды . . . . .	92
3.3. Водные массы . . . . .	98
3.4. Кислород . . . . .	102
3.5. Биогенные элементы . . . . .	113
3.6. Органическое вещество . . . . .	133
<b>Глава 4.</b> Биотические компоненты экосистемы . . . . .	141
4.1. Фитопланктон . . . . .	142
4.2. Макрофлора . . . . .	152
4.3. Микроорганизмы . . . . .	157
4.4. Простейшие ( <i>Ciliata, Flagellata</i> ) . . . . .	165
4.5. Зоопланктон . . . . .	170
4.6. Зообентос . . . . .	184
4.7. Ихтиопланктон . . . . .	192
4.8. Пелагические рыбы . . . . .	202
<b>Глава 5.</b> Закономерности современной седиментации и геохимические процессы на дне Балтийского моря . . . . .	213
5.1. Источники осадочного материала и основные факторы седиментации . . . . .	—
5.2. Взвешенное вещество в толще Балтийского моря . . . . .	215
5.3. Формирование донных осадков . . . . .	223
5.4. Баланс осадочного вещества, химических элементов и скорости современного осадконакопления . . . . .	236
5.5. Геохимические процессы на границе вода—грунт и захоронение вещества в донных осадках . . . . .	239
Список литературы . . . . .	242

[268]. Однако предложенные в них модели имеют сугубо исследовательский и предварительный характер и непригодны для решения прикладных задач. Имеются и другие примеры моделирования отдельных фрагментов экосистемы Балтийского моря и отдельных аспектов ее функционирования.

Необходимо, однако, подчеркнуть, что в целом применяемые для исследования проблем Балтийского моря методы моделирования отстают от существующего уровня имитационного моделирования водных экосистем, например, моделей Великих озер [3, 104, 260], оз. Байкал [74], Азовского [95], Северного [1, 11] и Черного [11] морей. Это отставание объясняется чрезвычайно сложной функциональной, пространственной и временной структурой экосистемы Балтики, принципиальной непригодностью разрозненных, несинхронных и малосвязанных натуральных наблюдений для количественного описания закономерностей ее функционирования и недостаточно комплексным характером проводимых исследований.

Очевидно, что серьезные результаты в области системных исследований Балтийского моря можно получить лишь на основе фундаментальных междисциплинарных исследований. В ходе таких исследований возникает необходимость проведения глубоких теоретических изысканий и обширных натуральных наблюдений, разработки и реализации математических моделей как отдельных процессов, так и их совокупностей. Для решения подобных задач требуются объединенные усилия гидрологов, гидрохимиков, биологов, экологов, геологов, математиков, экономистов, технологов и других специалистов из различных организаций, принадлежащих различным ведомствам. Учитывая это, Государственный комитет СССР по науке и технике одобрил инициативу Ленинградского отделения ГОИНа и комиссии «Изучение гидрологии и загрязнения вод Балтийского моря» Научного совета по проблеме «Изучение океанов и морей и использование их ресурсов» по объединению усилий в области изучения Балтийского моря и включил в план важнейших научно-исследовательских работ XI пятилетки тему: «Выполнить комплексные исследования природы Балтийского моря, взаимодействия гидросферы и атмосферы, изучить гидрофизические поля, степень загрязнения вод и организмов, разработать основные принципы математического моделирования экосистемы Балтийского моря; разработать климатическую имитационную модель и верифицировать ее на основе натуральных данных». Опыт организации и программа этих исследований, которые получили название «Международный проект «Балтика» и в которых принимает участие свыше 20 учреждений, более детально освещены в работе [31].

Настоящая книга является первой из серии работ, в которых предполагается публиковать текущие результаты исследований по проекту «Балтика», и преследует цель подытожить результаты изучения различных элементов функционирования экосистемы Балтийского моря и ее элементов, полученные традиционными, в зна-

чительной степени ориентированными на узкодисциплинарные интересы, методами исследований. Ее также можно рассматривать как определенный шаг на пути системного описания объекта моделирования, которое в соответствии с технологией построения имитационных моделей является необходимым этапом постановки задачи моделирования. Этими обстоятельствами и обусловлена структура монографии. В гл. 1 дано краткое описание экосистемы Балтийского моря и перечислены задачи, возникающие при имитационном моделировании водных экосистем. Следующие четыре главы посвящены более детальному рассмотрению важнейших условий формирования и закономерностей функционирования экосистемы: факторам внешнего воздействия, абиотическим и биотическим компонентам экосистемы, геохимии седиментации и донных осадков. К сожалению, ограниченный объем книги заставил оставить в списке литературы лишь основные работы обобщающего характера и публикации, содержащие оригинальный фактический материал; практически полностью исключены ссылки авторов отдельных разделов на их собственные работы.

В написании монографии принимал участие большой коллектив авторов из учреждений — соисполнителей проекта «Балтика»: предисловие написано И. Н. Давиданом, О. П. Савчуком и Ю. В. Суставовым\*; 1.1 — А. И. Смирновой и О. П. Савчуком; 1.2 — О. П. Савчуком; 1.3 — В. И. Кузнецовым; 1.4 — О. П. Савчуком и А. А. Колодочкой; 2.1 — Ю. В. Суставовым и В. М. Альшулером (Количественная оценка суммарного водо- и солеобмена...); 2.2 — М. Д. Масановой, Институт озераведения АН СССР и И. В. Филатовой, ЛИВТ; 2.3 — Ю. В. Суставовым, Е. С. Чернышевой и А. И. Смирновой (теплообмен и тепловой баланс); 2.4 — А. А. Ляэне, БО ИПГ; 3.1 — А. Е. Михайловым; 3.2 — И. М. Соскиным и А. Е. Михайловым (Общая характеристика солености); 3.3 — И. П. Карповой, ЛГМИ и А. Е. Михайловым; 3.4 — И. С. Шпаер и Ю. В. Ларионовым; 3.5 и 3.6 — А. К. Юрковским, БалтНИИРХ; 4.1 — О. П. Савчуком и М. Я. Балоде, ИБ Латвийской ССР; 4.2 — Х. А. Кукком, Таллинское отделение БалтНИИРХ; 4.3 — В. А. Юрковской, ИБ (Открытое море), С. О. Аппине (Прибрежная зона) и В. П. Платпира (Бактерионейстон и деструкция нефти в Рижском заливе); 4.4 — Э. Я. Бойковой, ИБ; 4.5 — Е. М. Костричкиной, БалтНИИРХ (Открытое море) и Р. Ю. Лагановской, ИБ (Заливы); 4.6 — А. А. Ярвекульгом, Институт зоологии и ботаники АН ЭССР; 4.7 — Г. Б. Грауман, БалтНИИРХ; 4.8 — Э. А. Оявеером, Таллинское отделение БалтНИИРХ; 5 — О. С. Пустельниковым, Институт зоологии и паразитологии АН Литовской ССР и Е. М. Емельяновым, Атлантическое отделение ИО АН СССР.

Коллектив авторов глубоко признателен Г. А. Виноградовой, Р. П. Константиновой, А. Б. Махновой, проделавшим большую работу по подготовке монографии к изданию.

\* Авторы, ведомственная принадлежность которых не указана, являются сотрудниками ЛО ГОИИ.

районах моря, поскольку в данной точке пространства в любой момент времени на определенном трофическом уровне доминирует, как правило, весьма ограниченное число видов; связанное с низким разнообразием наличие свободных или неплотно заселенных экологических ниш приводит, по-видимому, к меньшей специализации балтийских организмов по отношению к условиям окружающей их среды; распространение биоты в значительной степени контролируется распределением солености, причем для многих видов, обитающих в условиях критических для них значений солености, граница ареала определяется положением той или иной изогалины; размеры организмов и интензивность некоторых функций жизнедеятельности морских и пресноводных видов, развивающихся в неблагоприятных для них солоноватоводных условиях, как правило, существенно ниже, чем у представителей того же вида в соседних водоемах.

#### 4.1. Фитопланктон

Фитопланктон — главный автотрофный продуцент органического вещества в море — является одним из важнейших агентов круговорота энергии и вещества и относится к числу основных структурно-функциональных элементов экосистемы, связывая сообщество живых организмов с совокупностью океанологических условий их функционирования — биоценоз с биотопом. Связь эта осуществляется, с одной стороны, биосинтезом органического вещества, а с другой — его утилизацией биотическими элементами экосистемы — бактериями, зоопланктоном и зообентосом, ихтиопланктоном и рыбами. Жизнедеятельностью фитопланктонного сообщества определяется и одно из важнейших звеньев антропогенной эвтрофикации — усвоение экосистемой добавочных количеств минеральных соединений биогенных элементов. При экологическом мониторинге [43] структурно-функциональные характеристики фитопланктонного сообщества — численность и биомасса, видовой состав и соотношение различных видов, продукция и дыхание, — используются в качестве важных показателей состояния биоты водоема и его экосистемы в целом.

Обширные исследования фитопланктона Балтийского моря были начаты еще на рубеже XIX и XX веков [232]. В последние годы опубликован ряд обзорных работ [40, 49, 132, 180, 198, 205, 208, 232], на основании которых можно составить представление об уровне его изученности и о некоторых закономерностях пространственно-временной динамики. При этом ограничимся лишь открытой частью Балтийского моря и Финского залива, не рассматривая фитопланктон прибрежной зоны, а также Рижского и Ботнического заливов.

Основные недостатки и пробелы в исследованиях фитопланктона Балтики заключаются в следующем [180, 232]. Отсутствует единый унифицированный перечень видов, охватывающий все

Балтийское море. Не созданы общепризнанные списки доминирующих и типичных видов для различных районов и сезонов года. Чрезвычайно слабо исследован фитопланктон, в связи с чем в данной работе его видовой состав и распределение не рассматриваются. Определения биомассы и первичной продукции фитопланктона, выполненные в разные годы в различных странах и организациях, из-за несовершенства методик плохо сопоставимы между собой и пригодны только для весьма грубой оценки пространственно-временных закономерностей. В связи с этим крайне затруднено выявление многолетних тенденций в составе, распределении и биомассе фитопланктона и мало надежны интегральные оценки первичной продуктивности моря и его отдельных районов. Сравнительно простые и надежные методики имеются для определения в морской воде хлорофилла. Однако вследствие существенной межвидовой и сезонной изменчивости содержания хлорофилла в клетках водорослей, данные по концентрации его формы следует рассматривать скорее как некоторый независимый показатель, характеризующий физиологическое состояние и продукционную способность фитопланктонного сообщества, чем как характеристику его биомассы. Заметим также, что при большом количестве флористических и биогеографических публикаций, число работ, посвященных продукционно-экологическим исследованиям фитопланктона Балтийского моря, все еще невелико, что крайне затрудняет анализ динамики фитопланктона как звена в круговороте вещества и индикатора состояния экосистемы.

Видовой состав фитопланктона Балтийского моря, в особенности его открытых районов, относительно беден и представлен небольшим числом доминирующих и типичных видов (табл. 4.1). Суммарная численность фитопланктона может достигать десятков миллионов клеток на литр, причем в периоды массового развития основная доля приходится на немногие доминирующие виды [40, 208]. Среднегодовая биомасса сообщества в открытой Балтике изменяется в пределах  $10^{-1}$ — $10^1$  г/м<sup>2</sup>, а в периоды максимального весеннего цветения может достигать до 100 г/м<sup>2</sup> [40]. По данным, собранным в работах [49, 205], в открытых районах моря содержание хлорофилла «а» в летний период изменяется в пределах 10—80 мг/м<sup>2</sup>, но подавляющее большинство измерений попадает в более узкий интервал 10—40 мг/м<sup>2</sup> \*. Однако сообщается и о наблюдениях [205], в которых зарегистрированы значения 100—300 мг/м<sup>2</sup> и более. По разным источникам, также обобщенным в работе [49], годовая первичная продукция фитопланктона различных районов моря находится в основном в пределах 30—900 гС/(м<sup>2</sup>·год). Однако по сравнению с прибрежными районами продукция в открытой Балтике значительно ниже, из-

---

\* Различными авторами содержание хлорофилла «а» рассчитано в слоях различной толщины от 0—6 м до 0—60 м, поэтому в приводимых значениях заметна естественная тенденция к их увеличению с возрастанием толщины слоя.

Характерные виды фитопланктона открытых районов Балтийского моря  
[40, 132, 180, 208]

Систематическая группа и вид	Объем клеток, мкм <sup>3</sup> , по [208]
<i>Bacillariophyceae</i>	
<i>Actinocyclus octonarius</i> Ehr.	20—40 000
<i>Chaetoceros danicus</i> Cl.	800—1800
<i>Ch. holsaticus</i> Schütt	500 (2000—3000) *
<i>Ch. wighamii</i> Brightw.	165—6300
<i>Coscinodiscus granii</i> Gough.	200 000—570 000
<i>Melosira arctica</i> (Ehr.) Dick	2500—2900
<i>Scletonema costatum</i> (Grev.) Cl.	77—850
<i>Thalassiosira baltica</i> (Grun.) Ostenf.	10 000—18 000
<i>Achnantes taeniata</i> Grun.	200—400
<i>Diatoma elongatum</i> Ag.	2000
<i>Chlorophyceae</i>	
<i>Oocystis varia</i>	2000 *
<i>Pediastrum varia</i>	5000—8000 *
<i>Chrysophyceae</i>	
<i>Dinobryon balticum</i> (Schütt) Lemm.	400
<i>Ebria tripartita</i> (Schum) Lemm.	4600
<i>Dinophyceae</i>	
<i>Ceratium fusus</i> (Ehr.) Duj.	14 000—37 000
<i>C. tripos</i> (O. F. Müller) Nitzsch	92 000—145 000
<i>Dinophysis acuminata</i> Clap et Lachm.	18 000
<i>D. baltica</i> (Pauls.) Kof. et Skbg.	20 000
<i>D. norvegica</i> Clap. et Lachm.	18 000
<i>Gonyaulax catenata</i> (Lev.) Kof.	5000—10 400
<i>Peridinium pellucidum</i> Schütt.	20 000—38 000
<i>Prorocentrum micans</i> Ehr.	75 000
<i>Cyanophyceae</i>	
<i>Anabaena flos-aquae</i>	15 000 *
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	190 (8000—12 000) *
<i>Nodularia spumigena</i>	315 (120 000—180 000) *

\* Объем колоний.

меняется в более узких пределах 70—120 гС/(м<sup>2</sup>·год) [205, 219] и в общем уменьшается с юга на север [232].

Воспользовавшись этими оценками и считая среднюю глубину трофогенного слоя равной 20—30 м, можно велел за авторами работ [40, 49] отнести воды открытых районов Балтики к мезотрофному типу, переходящему в эвтрофный.

Приведенные обобщенные оценки позволяют составить лишь некоторое интегральное представление о фитопланктоне Балтийского моря в сравнении с другими водоемами. При любом более детальном анализе нельзя не учитывать, что распределение видового состава, биомассы и первичной продукции фитопланктона

характеризуется существенной пространственно-временной неоднородностью в широком спектре масштабов: от масштабов моря, что связано с его значительной меридиональной протяженностью и наличием горизонтальных градиентов солености, до микромаштабов, обнаруженных в полях хлорофилла [46], и от межгодовой изменчивости, проявляющейся как в колебаниях биомассы и продуктивности [40, 49, 219], так и в смещениях границ и изменениях продолжительности интервалов характерных фенологических явлений [206], до внутрисуточных колебаний [127, 257].

Пространственно-временное распределение фитопланктона в море складывается в результате взаимодействия продукционно-элиминационных (биосинтез, выедание, смертность) и транспортных (адвекция, перемешивание, оседание) процессов. Количественные аспекты каждого из этих процессов и тем более их взаимодействий в специфических условиях Балтийского моря практически не изучались. Поэтому для характеристики фитопланктона как элемента экосистемы Балтийского моря обратимся к интегральному результату взаимодействия этих процессов — наблюдаемым закономерностям развития и смены биологических сезонов Балтийского моря. При этом следует помнить, что приводимые ниже оценки сроков тех или иных фенологических явлений и их количественных характеристик являются весьма приближенными как вследствие естественной межгодовой и пространственной изменчивости условий функционирования экосистемы Балтийского моря, так и из-за чрезмерно большой дискретности наблюдений.

Зимой, с декабря по февраль — середину апреля, несмотря на высокую концентрацию биогенных элементов, биосинтез ОВ слаб из-за низких освещенности и температуры воды и не способен преодолеть воздействие интенсивного зимнего перемешивания, выводящего клетки водорослей за пределы крайне неглубокой эвфотической зоны. Фитопланктон состоит из экологически разнородных видов и его биомасса в толще вод повсеместно низка  $10^{-2}$ — $10^{-1}$  мг/м<sup>3</sup>. Типичными представителями являются *Aphanizomenon flos-aquae*, *Chaetoceros danicus* и *Peridinium pellucidum* [180, 208], а в северных районах и Финском заливе — также и *Gonyaulax calenata* [239]. Однако основу сообщества, функционирующего в холодной и относительно плотной воде в условиях недостатка солнечной энергии составляют сравнительно тяжелые диатомовые водоросли с низким световым оптимумом, обладающие способностью делать запасы и поддерживать свою плавучесть [198]. В ледовом покрове, задерживающем солнечную радиацию и препятствующем ветро-волновому перемешиванию, также нередко обнаруживают популяции диатомовых водорослей [180]. Однако взаимосвязь между весенним отступлением кромки льда и цветением фитопланктона на Балтике, по-видимому не исследовалась.

Весна, наступление которой определяется началом цветения фитопланктона, в разных районах начинается в разные сроки,

которые к тому же варьируют от года к году. Наряду с высокими концентрациями биогенных соединений необходимым условием начала вспышки цветения является возрастание количества солнечной энергии, приходящей на поверхность моря. Это условие считают недостаточным и указывают [205, 206] на необходимость установления температурной стратификации водной толщи, которая ослабляет перемешивание и замедляет вынос клеток из эвфотической зоны. Однако данные о начале цветения в условиях нейтральной устойчивости столба воды (Хобро и др., цит. по [269]), [146] и результаты математического моделирования развития вспышки в условиях весьма интенсивного перемешивания [269] позволяют усомниться в неизменности определяющей роли температурной стратификации, установление которой может оказаться не столько причиной, сколько следствием ослабления перемешивания, связанного, например, со штилевой погодой.

Волна цветения распространяется с юго-запада на северо-восток и от берегов в море [40, 208]. В соответствии с работами [170, 171, 205, 206, 208, 229, 238, 239] можно считать, что в Арконской и Гданьской впадинах цветение происходит в марте—апреле, в Борнхольмской — в апреле, а в Готландской впадине и в Финском заливе — в апреле—мае, т. е. разность фаз между Арконской впадиной и Финским заливом составляет 1,5—2 мес. Развитие вспышки от ее начала до кульминации занимает 1—3 нед. За это время биомасса фитопланктона возрастает в десятки раз, запасы биогенов быстро истощаются, а концентрация кислорода увеличивается, что в совокупности с минимальной температурой воды обуславливает наступление годового максимума  $O_2$  [229].

В период максимального развития, длящийся 1—2 нед, биомасса планктона в открытых районах обыкновенно составляет  $10^1$ — $10^2$  г/м<sup>2</sup> или  $10^0$ — $10^1$  г/м<sup>3</sup> [40, 146, 170, 269], содержание хлорофилла «а» доходит до сотен мг/м<sup>2</sup> [219, 263] или  $10^0$ — $10^1$  мг/м<sup>3</sup> [59, 146, 257], а первичная продукция изменяется в пределах  $10^{-1}$ — $10^0$  гС/(м<sup>2</sup>·сут) [59, 149, 205, 219, 257, 263] или  $10^2$  мгС/(м<sup>3</sup>·сут) [146, 269] будучи, по-видимому, наивысшей в Гданьской впадине [205].

Окончание весенней фазы развития фитопланктонного сообщества и значительное (на один—два порядка) снижение биомассы водорослей, происходящее в течение 1—2 нед, обычно связывают [180, 198] со снижением скорости биосинтеза, которое происходит на фоне возрастания освещенности и температуры воды и вызвано исчерпанием запасов биогенов в эвфотической зоне и установленным термической стратификации, препятствующей их поступлению из глубинных слоев. Роль основного фактора, лимитирующего первичную продукцию в Балтике и контролирующего ее в процессе весеннего цветения, часто отводят азоту [174, 232]. Однако более детальные исследования (см. п. 3.5) показывают, что в настоящее время разумнее воздержаться от безоговорочного признания азота единственным лимитирующим фактором и считать, что в зависимости от сочетания конкретных

условий в различных районах моря и в разные моменты времени лимитирующее воздействие могут оказывать как соединения азота, так и соединения фосфора. Ухудшение физиологического состояния клеток водорослей, связанное со снижением скорости биосинтеза, приводит к уменьшению их плавучести и повышению естественной смертности, в результате чего значительная часть продуцированного ОВ выходит из эвфотической зоны и оседает на дно (Хобро и др. цит. по [269]), [146, 216].

Другим важным фактором, контролирующим интенсивность и продолжительность весеннего цветения и приводящим к изменению видовой структуры сообщества, является выедание фитопланктона растительноядным зоопланктоном. По-видимому, этот процесс должен играть большую роль в теплые годы, при раннем развитии мезозoopланктона [см. п. 4.5]. Таким образом, распределение продуцированного вещества между пелагическими и бентическими консументами и редуцентами в значительной степени определяется термическими условиями данного года и глубиной места.

В целом биомасса фитопланктона довольно однородно распределена в верхнем перемешанном слое и резко снижается в афотической зоне. По мере развития цветения максимум первичной продукции, вначале приуроченный к поверхности моря, заглубляется до 2—5 м [146, 205, 206, 269]. Наряду с фотонингибицией фотосинтеза на поверхности моря положение подповерхностного максимума может также определяться тем, на какой глубине устанавливается оптимальное соотношение между ослабевающей подводной освещенностью и «диффузионной подпиткой» истощенных поверхностных вод биогенами из глубинных слоев [269].

Массового развития в открытых районах достигают немногие эвтермные и эвригалинные аркто-бореальные виды [40]. Типичными представителями являются диатомовые *Achnanthes taeniata*, *Chaetoceros varia*, *Melosira arctica*, *Skeletonema costatum*, *Thalassiosira baltica*, *Th. levanteri*, динофлагелляты *Gonyaulax catenata*, *Peridinium pellucidum*, хризомонада *Dinobryon balticum* и сине-зеленая *Aphanizomenon flos-aquae* [40, 180, 208]. Характерной чертой весеннего цветения является быстрая смена одних видов другими и доминирование по биомассе очень немногих видов, среди которых часто называют *Ch. wighamii*, *Skeletonema costatum*, *Th. baltica* [40, 146, 170, 171, 269]. В северной Балтике и, в особенности, в Финском заливе весеннее цветение, как правило, начинается с развития ассоциации «динофлагелляты (*Gonyaulax*) + диатомовые», в которой подавляющая доля биомассы (до 80—90 %) приходится на *Gonyaulax catenata*, а такие виды как *Ch. holsaticus*, *M. arctica*, *Navicula vanhoeffenii*, *Nitzschia frigida*, имеют подчиненное значение [170, 208, 239, 269].

Лето, начинающееся со значительного снижения биомассы водорослей в апреле—июне, можно довольно отчетливо разделить на два периода.

Ранним летом, длящимся на всей акватории открытой Балтики приблизительно до июля, температура воды не велика и продолжает возрастать, освещенность высока, а концентрации биогенов в поверхностном слое близки к нулю. Биомасса фитопланктонного сообщества находится на «квазиравновесном» уровне, определяемом балансом скорости продукции, которая поддерживается, главным образом, регенерацией питательных соединений в трофогенном слое, осуществляемой в процессе метаболизма животных и биохимической минерализации косного ОВ, и скорости элиминации разившимся зоопланктоном как живых, так и свежееотмерших клеток водорослей. Слабый диффузионный «подток» биогенов через хорошо выраженный термоклин имеет, по-видимому, второстепенное значение. Сравнительно кратковременные нарушения этого равновесия могут быть связаны как с изменениями внешних факторов, например, с непогодой (облачность, ветро-волновое перемешивание), так и с «прорывами» через термоклин глубинных вод, обогащенных биогенами, в результате апвеллингов, разрушения внутренних волн или других процессов синоптических и меньших масштабов. Следующее за увеличением концентрации питательных солей возрастание первичной продукции и биомассы фитопланктона немедленно дефицерируется выеданием водорослей сообществом зоопланктона, достигшим к этому времени значительной биомассы (п. 4.5). В связи с быстрой утилизацией в эфотической зоне продуцированного ОВ его седиментация в этот период уменьшается.

Биомасса сообщества низка, порядка  $10^0$  г/м<sup>2</sup> [269] или  $10^2$  мг/м<sup>3</sup> [170, 238, 239], содержание хлорофилла падает ниже  $10-30$  мг/м<sup>2</sup> [49, 263] или ниже  $0,5-3$  мг/м<sup>3</sup> [59, 220, 257], а продукция проходит через промежуточный минимум, не превышая  $100-300$  мгС/(м<sup>2</sup>·сут) [59, 149, 205] или  $10-20$  мгС/(м<sup>3</sup>×сут) [258, 269].

Высокая степень устойчивости и быстрая реакция фитопланктонного сообщества в определенной степени объясняется, по-видимому, его высоким видовым разнообразием, благодаря которому на изменениях тех или иных условий функционирования откликаются те виды, которые к ним приспособлены. Отсюда значительная изменчивость видового состава фитопланктона в пространстве и во времени, чему способствует также высокий потенциал размножения летних видов, связанный с небольшими размерами клеток. Указывают также [198], что клетки этих видов относительно легки, имеют высокий световой оптимум и обладают способностью к перемещениям. Наибольшим обилием в этот период характеризуются, например, диатомовые *Diatoma elongatum*, *Ch. danicus*, *Ch. wighamii*, динофлагелляты *Dinophysis acuminata*, *D. norvegica*, *Peridinium brevipes*, *P. pellucidum*, *Proocentrum balticum*, *Protoperidinium brevipes*, сине-зеленые *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena* spp., *Gomphosphaeria lacustris* [170, 180, 208, 238, 239]. Относительно высокой численности могут достигать мелкоклеточные зеленые водоросли родов

*Oocystis*, *Pediastrum*, *Scenedesmus*, хризофитовые *Dinobrion balticum*, *Ebria tripartita*, эвгленовые *Euterptia*, криптофитовые и другие мелкие флагелляты [180]. В целом же фитопланктон этого периода приобретает лимнический облик, более ясно выраженный в северной части моря и в Финском заливе [40, 232].

Наиболее важной чертой позднего лета, приходящегося на июль-сентябрь, является летний максимум биомассы фитопланктона, связанный с массовым развитием сине-зеленых *Anabaena spp.*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Gomphosphaeria spp.*, *Nodularia spumigena*, которое происходит в условиях практически полного истощения питательных соединений в поверхностном слое моря и крайне низких значений отношения N:P. Повышенная конкурентоспособность сине-зеленых может быть связана с их высоким температурным и световым оптимумом, положительной плавучестью и способностью фиксировать молекулярный азот ( $N_2$ ), растворенный в морской воде.

Развитие *Aphanizomenon flos-aquae*, *Nodularia spumigena*, *Anabaena spp.* нередко достигает стадии «цветения воды», особенно частого в центральных и южных районах моря. Причины и механизм этого явления изучены недостаточно. К числу факторов, которые способствуют образованию обширных «пятен цветения», относят [40, 98, 180, 186, 198]: высокую температуру воды, значения которой в этот период близки к годовому максимуму (см. п. 3.1); достаточно длительные промежутки штилевой погоды, благоприятствующей концентрации обладающих газовыми вакуолями клеток на поверхности моря; обогащение воды фосфатами, которое происходит в прибрежной зоне или в районах апвеллингов и стимулирует биосинтез водорослей, не испытывающих недостатка в азоте благодаря способности к азотфиксации. «Пятна цветения» являются своеобразным биотопом для многочисленных одноклеточных водорослей, простейших, колониальных, личинок ракообразных и рыб, объединенных в специфический биоценоз, который в результате своей жизнедеятельности весьма быстро включает  $N_2$  в биотический круговорот вещества [186].

Трансформация  $N_2$  в доступные для других членов сообщества формы происходит, хотя и более медленно, и в том случае, когда сине-зеленые, составляя значительную долю биомассы фитопланктона, все же не образуют «пятен цветения». Это, по-видимому, и является одной из важнейших причин повсеместного возрастания первичной продукции (а часто и биомассы), происходящего в условиях недостатка растворенных солей азота.

Поздним летом суммарная биомасса фитопланктона находится в пределах  $10^0$ — $10^1$  г/м<sup>2</sup> [40] или  $10^2$ — $10^3$  мг/м<sup>3</sup> [170, 238, 239], а биомасса сине-зеленых в центральных и северных районах Балтийского моря, а также в Финском заливе изменяется в пределах 10—700 мг/м<sup>3</sup> [98]. В июле 1978 г. в Арконской впадине суммарная биомасса изменялась от 21 до 85 мгС/м<sup>3</sup> и в среднем составляла 41 мгС/м<sup>3</sup>, тогда как биомасса сине-зеленых изменя-

лась в пределах 6—65 мгС/м<sup>3</sup> при среднем значении 26 мгС/м<sup>3</sup>, а оставшаяся доля практически полностью состояла из микроводорослей [127]. Содержание хлорофилла «а» изменяется в пределах 10<sup>1</sup>—10<sup>2</sup> мг/м<sup>2</sup> [49, 127, 263] и не превышает нескольких мг/м<sup>3</sup> [59, 127, 220], а первичная продукция находится в основном в пределах 400—1000 мгС/(м<sup>2</sup>·сут) [59, 127, 149, 205, 220, 258, 263] или 30—60 мгС/(м<sup>3</sup>·сут) [127, 258].

К концу лета наряду с сине-зелеными и видами раннелетнего комплекса в составе фитоценоза появляются также крупные диатомовые как *Actinocyclus octonarius*, *Coscinodiscus granii*, а в юго-западных районах динофлагелляты рода *Ceratium* [180, 208].

Завершая краткую характеристику летнего сезона, необходимо отметить, что рассмотренная смена квазиравновесного минимума позднелетним развитием сине-зеленых является идеализированной схемой, более типичной для центральных и северных районов моря. В южных районах нередки случаи, когда «нарушения» равновесия, вызванные той или иной причиной, перерастают в несколько отчетливо выделяющихся пиков развития диатомовых, динофлагеллят, сине-зеленых или наннопланктона [180].

*Осень*, переход к которой не так отчетливо выражен, как переход от зимы к весне, а от последней к лету, начинается в сентябре—октябре. В этот период происходит смена летнего солонатоводного комплекса на морской бореальный, развитие которого в различных районах моря нередко приводит к возникновению осеннего максимума биомассы, не сопровождающегося, однако, заметным возрастанием первичной продукции.

Наступление, характер протекания и продолжительность осенней фазы функционирования фитопланктонного сообщества, а также положение и абсолютное значение экстремумов в пространственно-временном распределении его биомассы определяются сложным комплексом разнонаправленных процессов. К важнейшим из них относятся: первичная продукция, поддерживаемая как высвобождением биогенов в результате деструкции отмирающих, но медленно оседающих клеток сине-зеленых водорослей, так и возрастающим поступлением биогенов из нижних слоев, связанным с постепенной эрозией термоклина; вынос клеток водорослей из зоны фотосинтеза в результате их оседания и вследствие перемешивания; естественная смертность, усиливающаяся по мере ухудшения условий жизнедеятельности водорослей; выедание зоопланктоном, все еще имеющим значительную биомассу и также претерпевающим в это время смену видового состава (см. п. 4.5). Региональными и межгодовыми различиями в соотношениях скоростей этих процессов и объясняется то, что в разные годы осенний максимум в одних и тех же районах может либо непосредственно следовать за летним цветением сине-зеленых, либо наступать после него с промежутком, достигающим 1—2 мес и приходится на октябрь—ноябрь, либо, в особенности в северных районах, практически не проявляться как максимум

[170, 238, 239]. Большую роль играют, в частности, условия перемешивания, которое, с одной стороны, обеспечивает приток биогенных элементов из глубинных слоев, но, с другой — выносит клетки водорослей за пределы эвфотической зоны. Поэтому особенно должна благоприятствовать развитию осеннего цветения смена непогоды на ясную и маловетренную погоду с относительно повышенной освещенностью и ослабленным перемешиванием [180].

В целом же на протяжении осени вследствие снижения освещенности и охлаждения поверхностных вод все большее значение приобретают негативные факторы — ослабление фотосинтеза, увеличение естественной смертности и интенсификация перемешивания. Поэтому осенний максимум биомассы не только значительно ниже весеннего, но, как правило, не превышает и летних значений, а продукция оказывается на уровне летнего промежуточного минимума. Биомасса доходит до нескольких грамм под квадратным метром или  $10^1$ — $10^3$  мг/м<sup>3</sup> [9, 40, 170, 238, 239], содержание хлорофилла «а» — до десятков миллиграмм под квадратным метром [263] или  $10^{-1}$ — $10^0$  мг/м<sup>3</sup> [59], а первичная продукция в среднем не превышает 200—500 мгС/(м<sup>2</sup>·сут) [59, 149, 205, 258, 263] или  $10^1$ — $10^2$  мгС/(м<sup>3</sup>·сут) [258].

Основу осеннего планктона составляют достаточно крупные диатомовые и динофлагелляты, менее требовательные к температурным и световым условиям, слабее выедаемые мелким зоопланктоном и, благодаря способности делать внутриклеточные запасы, более устойчивые к изменениям условий среды. Наряду с видами, присутствующими в заметных количествах и весной или на протяжении всего года, например, *Chaetoceros danicus*, *Thalassiosira baltica*, *Peridinium pellucium*, развиваются виды, достигающие значительной биомассы только осенью *Actinocyclus otonarius*, *Coscinodiscus granii*, а в западной части Балтики к ним добавляются *Ceratium spp.*, *Prorocentrum micans* [180, 208].

Осень заканчивается значительным уменьшением биомассы фитопланктона вследствие интенсивного осенне-зимнего конвективного перемешивания, которое раньше наступает на севере моря.

Завершая описание сезонной динамики фитопланктона открытых районов Балтики как элемента пелагической экосистемы моря, представляется целесообразным подчеркнуть следующие особенности. Несмотря на различия в сроках наступления и продолжительности основных биологических сезонов, перечень массовых видов и последовательность их развития в различных районах моря — от Арконской впадины до центральной части Финского залива — по существу одни и те же [40, 180, 208]. Полезной генерализацией является представление о прохождении «волны» повышенных концентраций хлорофилла «а» сперва с юга на север, а затем с севера на юг, которое связывают со взаимным сближением весеннего и осеннего максимумов по мере про-

**С е р и я**  
**"БИОЛОГИЯ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ"**

**Редакционная коллегия серии:**

**Г. П. Андрушайтис (отв. редактор),**  
**Р. Ю. Лагановская, С. О. Алпине**

АКАДЕМИЯ НАУК ЛАТВИЙСКОЙ ССР  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

ГИДРОБИОЛОГИЯ  
РИЖСКОГО ЗАЛИВА



РИГА "ЗИНАТНЕ" 1984

УДК 577.472 (26.04)

М.Я.Балоде, С.В.Томсоне

РАЗВИТИЕ ФИТОПЛАНКТОНА ЮЖНОЙ ЧАСТИ  
РИЖСКОГО ЗАЛИВА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ  
МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

Минеральное питание - один из мощных факторов, влияющих на развитие фитопланктона в море. Особое место в минеральном питании занимают биогенные элементы - азот и фосфор, участвующие в построении клеток и регуляции внутриклеточного обмена водорослей /14/. Можно выделить два основных пути поступления биогенных элементов в водоем /9/:

- 1) "рассеянный" - в виде дождя, стоков с сельскохозяйственных угодий и из городских районов, помета животных и птиц, опавших листьев и т.д.;
- 2) "точечный" - в виде канализационных и промышленных стоков.

Обогащение воды биогенными элементами может привести к усиленному росту водорослей, к снижению потребительской ценности водоема. В связи с этим в настоящее время особое внимание уделяется изучению потребности фитопланктона в определенном уровне биогенных элементов в воде и установлению возможных норм поступления биогенных элементов в водоем /1, 3, 4, 7, 9, 13 и др./ . Однако установление критических уровней биогенных элементов затрудняется ввиду возможности потребления данных элементов водорослями, учитывая разнообразие возможных источников поступления и их преобразование в водной среде /7/, а также из-за наличия связи между действием биогенных элементов на развитие водорослей и гидрохимическим режимом водоема /13/.

В связи с актуальностью вопроса о тенденции увеличения общей трофности Балтийского моря /6/ практическое значение приобретают работы, связанные с изучением минерального питания водорослей данного водоема /10, 17-21/. В настоящей работе впервые сделана попытка оценить роль основных биогенных

элементов - азота и фосфора - в развитии планктонных водорослей прибрежной зоны южной части Рижского залива.

#### Материал и методика исследования

Исследование видового состава, численности, биомассы и пигментного состава фитопланктона проводили с марта по декабрь 1980 года во время комплексных экспедиций лаборатории морской биологии Института биологии АН ЛатвССР. Пробы отбирали ежемесячно на 8 станциях прибрежной зоны южной части Рижского залива (рис. 1) на изобате 0,5 м. Численность и



Рис. 1. Схема расположения пунктов наблюдения в прибрежной зоне южной части Рижского залива:

- 1 - п.н. Энгуре; 2 - п.н. Рагациемс; 3 - п.н. Майори;  
4 - п.н. Лиелупе; 5 - п.н. Болдерая; 6 - п.н. Даугавгрива;  
7 - п.н. Вецаки; 8 - п.н. Гауя.

биомассу водорослей определяли по общепринятой методике исследования планктона [5]. Концентрирование проб (объем - 1,0 л) осуществляли с помощью метода фильтрации, применяя мембранные фильтры "Синпор 3". Для фиксации полученного материала использовали 40%-ный формалин. Общее количество клеток планктонных водорослей определяли методом прямого счета. Биомассу

фитопланктона вычисляли по объему клеток, исходя из сходства их форм с определенными геометрическими фигурами /12/. Количество хлорофилла "а" измеряли спектрофотометрическим методом и рассчитывали по уравнению, предложенному рабочей группой ЮНЕСКО /16/. Регистрацию спектров проводили на "SPBCORD UV VIS".

### Результаты и их обсуждение

Запасы фосфора и азота в Рижском заливе формируются в основном в зависимости от величины речного выноса веществ, интенсивности седиментации биогенов со взвешенными частицами и диффузии их в водную среду из донных осадков /15/. По данным химического анализа вод Рижского залива\*, основным источником биогенных элементов в воде является речной сток. Этим обусловлены повышенные концентрации биогенных элементов в приустьевой зоне южной части залива - особенно в приустьевых районах рек Даугава и Лиелупе (рис. 2). Сравнительно высоким содержанием минеральных соединений азота и фосфора характеризуется конец зимнего сезона (март), когда концентрация неорганического азота в среднем составляет 1000 мкг/л, а концентрация фосфора в 60% случаев превышает 30 мкг/л. Однако высокие концентрации азота и фосфора в воде не вызывают интенсивного развития фитопланктона. Основной причиной этого, вероятно, является низкая температура воды (от  $-0,1$  до  $+3,0^{\circ}\text{C}$ ). В связи с этим, несмотря на высокое содержание биогенных элементов в воде, март характеризуется относительно низкими показателями продуктивности фитопланктона: численность планктонных водорослей колеблется в пределах 24000-475000 кл./л, биомасса - 0,01-1,69 мг/л, содержание хлорофилла "а" - от 0,4 до 6,1 мкг/л. Однако уже в конце биологической зимы наблюдается связь между интенсивностью роста планктонных водорослей и содержанием неорганических соединений азота

---

\* Содержание минеральных форм азота и фосфора определяла мл. науч. сотр. группы морской гидрохимии лаборатории морской биологии Института биологии АН ЛатвССР М.С. Алксне.

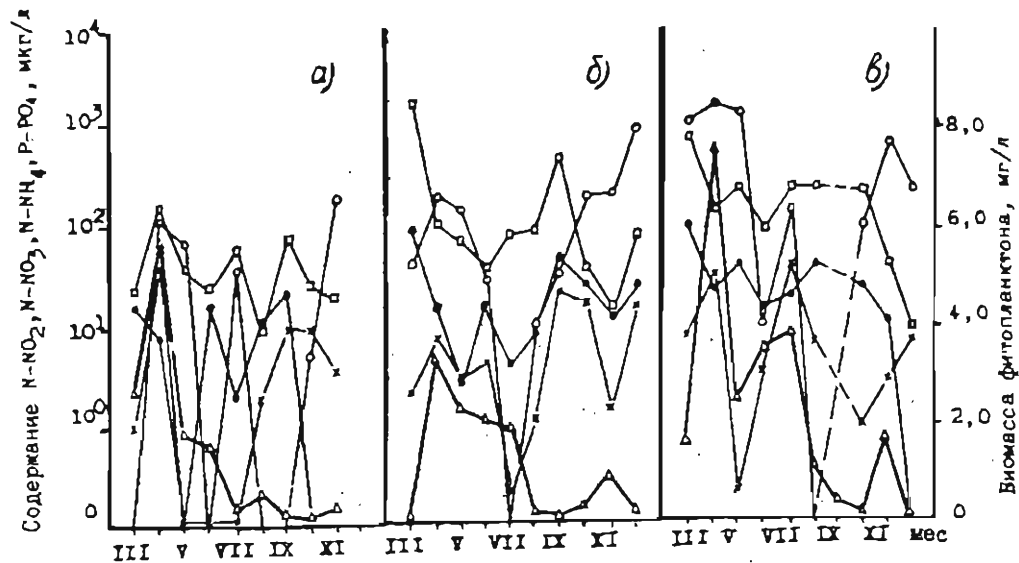
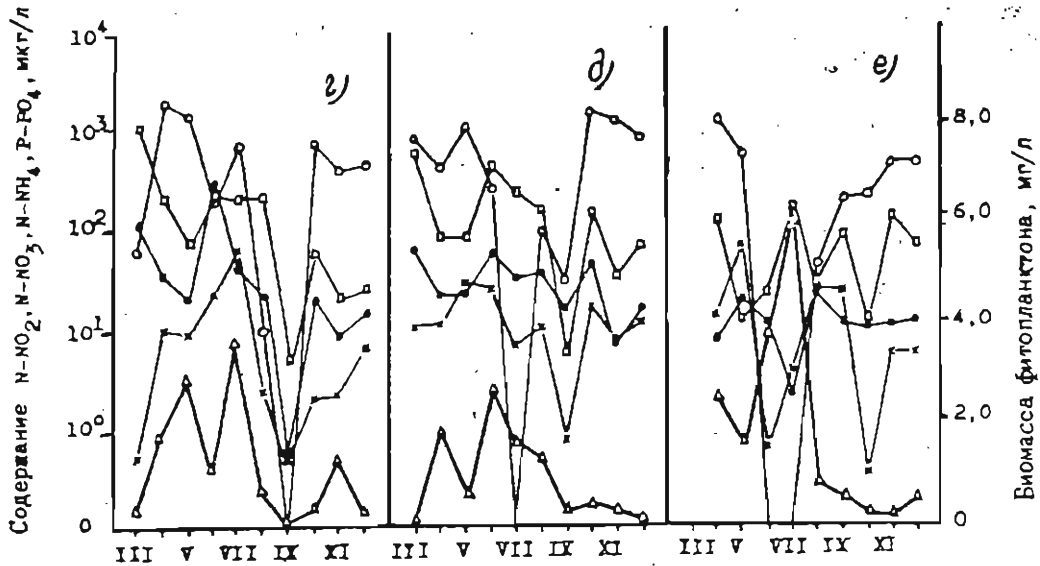
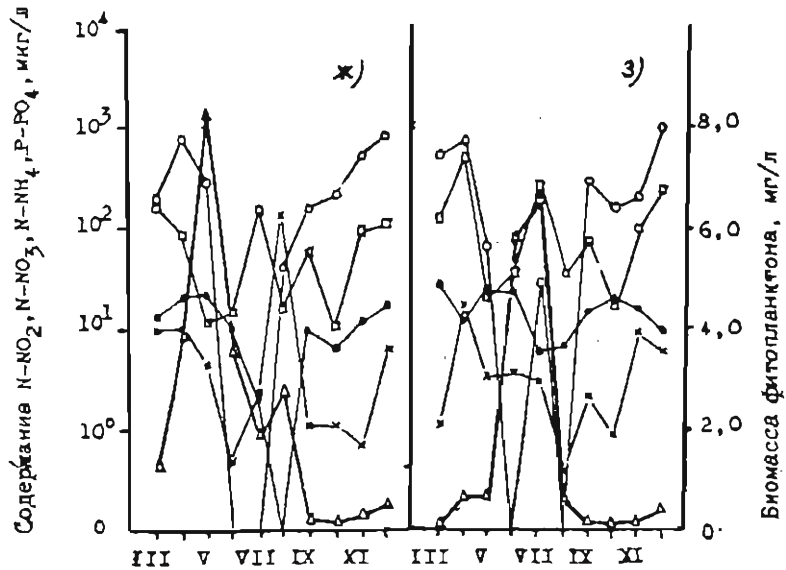


Рис. 2. Сезонные колебания содержания минерального азота и фосфора и биомасса фитопланктона в прибрежной зоне Рижского залива в 1980 году:  
 а - п.н. Энгуре; б - п.н. Рагашево; в - п.н. Лайорж; г - п.н. Дзалупе;  
 д - п.н. Болдерая; е - п.н. Даугаврива; ж - п.н. Велакс; з - п.н. Гауя.  
 х — х  $\text{CO}_2$ -Н, о — о  $\text{NO}_3$ -Н, — о  $\text{NH}_4$ -Н, — о  $\text{PO}_4$ -Р,  
 ▲ — ▲ биомасса фитопланктона



Продолжение рис. 2.



Окончание рис. 2.

фосфора в морской воде. Пониженному содержанию азота ( $N-NO_3$  - 500 мкг/л;  $N-NH_4$  - 122 мкг/л) и фосфора ( $P-PO_4$  - 33 мкг/л) в воде соответствуют сравнительно невысокие биомассы планктонных водорослей - 0,01 мг/л (п.н. Гауя); повышение содержания  $N-NO_3$  до 1200 мкг/л,  $N-NH_4$  - до 750 мкг/л и  $P-PO_4$  - до 98 мкг/л влечет за собой увеличение биомассы водорослей до 1,69 мг/л (п.н. Майори). В зимний период наблюдается некоторая активизация жизнедеятельности водорослей арктического комплекса. Зимний фитопланктон в основном представлен холодно-водными видами - *Achnanthes taeniata*, *Melosira arctica*, *Coelastrum catenata*, способными при наличии достаточного количества биогенных элементов в воде успешно развиваться в условиях низкой температуры воды.

Весенняя вспышка развития фитопланктона в прибрежной зоне Рижского залива наблюдается в апреле-мае (см. рис. 2). Этому способствуют повышение температуры воды от 2,1 до 11,8°C, увеличение интенсивности инсоляции и высокие концентрации биогенных элементов в воде. Максимальные количественные показатели развития фитопланктона (численность - 5976000 кл./л, биомасса - 8,25 мг/л, содержание хлорофилла "а" - 33,0 мкг/л) отмечены в пунктах наблюдения Энгуре, Рагациемс, Майори, Вецаки. Во время весенней кульминации развития фитопланктона происходит уменьшение общего количества неорганического фосфора и аммонийного азота, потери которых в результате поглощения их фитопланктоном и оседания отмерших водорослей не покрываются даже увеличенным биогенным стоком с материка. В то же время концентрации нитратного и нитритного азота в апреле снижаются незначительно (в п.н. Лиелупе, Майори, Даугавгрива отмечено содержание  $N-NO_3$  более 1000 мкг/л) и близки к их содержанию в воде в марте. Резкое снижение концентрации аммонийного азота при почти неизменном содержании остальных форм неорганического азота указывает на то, что при наличии в среде различных неорганических соединений азота первым поглощается азот в форме аммонийных соединений. После интенсивного истощения запасов аммонийного азота в апреле следует резкое падение

концентрации нитратного и нитритного азота в мае (см. рис. 2).  
Только на участке между п.н. Болдерая и Кайори содержание нитратного азота все еще остается высоким (более 1000 мкг/л).

В литературе отмечено, что зависимость интенсивности роста водорослей от условий минерального питания более наглядно проявляется в периоды, соответствующие сезонным всплескам развития водорослей /3/. Это подтвердилось в исследованиях сезонной динамики развития природных сообществ фитопланктона прибрежной зоны южной части Рижского залива (с марта по декабрь 1988 года). Неравномерное распределение биогенных элементов по акватории южной части залива во время весеннего максимума развития водорослей (апрель-май) является причиной более наглядных различий в интенсивности роста водорослей, чем в зимний период (март). Весенняя ассоциация фитопланктона в прибрежной зоне южной части Рижского залива в основном формируется из диатомовых водорослей (94,5-99,9% от общего числа клеток), отличающихся от других групп фитопланктона повышенным потреблением биогенных элементов в среде /3/. Доминирующими видами весеннего фитопланктона являются *Achnanthes taeniatum* и *Chaetoceros wighamii*.

Биологическое лето характеризуется более низким содержанием биогенных элементов в воде по сравнению с весенним периодом. В июле-сентябре 1980 года общее количество минерального азота составляло в среднем 210,4 мкг/л и характеризовалось широким пределом колебаний - от 11,8 (в п.н. Энгуре) до 946,3 мкг/л (в п.н. Лиелупе). Содержание минерального фосфора в основном не превышало 10 мкг/л. Однако в отношении интенсивности роста планктонных водорослей летний сезон характеризуется высокими показателями количественного развития фитопланктона (численность - 17600-9855900 кл./л, биомасса - 0,02-6,27 мг/л, содержание хлорофилла "а" - 0,8-54,8 мкг/л). В п.н. Лиелупе, Болдерая, Даугавгрива и Гауя отмечены годовые максимумы развития водорослей (см. рис. 2). Повышению биомассы фитопланктона в приустьевых районах, подвергнутых сильному влиянию пресного биогенного и биологического стока, способствует обогащение видового

состава пресноводными видами водорослей и сравнительно высокие показатели биогенной нагрузки (особенно в отношении  $N-NH_4$ , концентрация которого на отдельных станциях достигала 400 мкг/л).

Согласно З.Э. Финенко /14/, условия минерального питания оказывают влияние не только на рост численности и биомассы водорослей, но и служат одним из факторов, определяющих видовой состав фитопланктона. При снижении концентраций биогенных элементов в воде доминирующими становятся виды, способные эффективно использовать низкие концентрации биогенных элементов. Так, в летнем фитопланктоне наряду с диатомовыми водорослями (40–100% от общей биомассы) встречаются представители перидиниевых, сине-зеленых и зеленых водорослей. Успешное развитие перидиниевых и сине-зеленых водорослей в условиях лимитированного содержания биогенных элементов в среде, вероятно, объясняется способностью сине-зеленых водорослей фиксировать азот из воздуха и малой чувствительностью отдельных видов перидиниевых водорослей к отсутствию азота при наличии в среде микроэлементов и фосфора /1, 7/.

В осеннем (октябрь–декабрь) фитопланктоне продолжают доминировать диатомовые водоросли, но уже менее интенсивно, чем в весенне-летний период. Численность фитопланктона в приурезовой зоне южной части Рижского залива колеблется от 8000 до 194000 кл./л, биомасса – от 0,008 до 1,99 мг/л, содержание хлорофилла "а" – от 1,1 до 9,1 мкг/л. Осенний максимум развития водорослей на большинстве станций (от п.н. Энгуре до Лиелупе) наблюдается в ноябре (см. рис. 2). Однако на участке Даугавгрива-Гауя наиболее высокие биомассы фитопланктона отмечены в декабре. Химические анализы свидетельствуют о тесной связи между содержанием минерального азота в морской воде и ростом планктонных водорослей в приурезовой зоне Рижского залива осенью 1980 года. Наглядно это проявляется на участке Рагациемс-Лиелупе, где относительно высокое содержание  $N-NH_4$  и  $N-NO_3$  в октябре–ноябре пригодит к интенсивному развитию планктонных водорослей. Повышенное содержание минерального азота в ноябре–декабре на участке Даугавгрива-Гауя сопровождается максимумом развития фитопланктона в конце биологической осени (см. рис. 2).

Следует отметить, что в отношении оптимальных концентраций азота и фосфора, необходимых для успешного роста водорослей, в литературе встречаются весьма противоречивые данные. По мнению М. Оуэнса /9/, оптимальными концентрациями, обеспечивающими интенсивное развитие пресноводных видов водорослей, следует считать 100 мкг N/л и 20 мкг P/л. Эксперименты с моновидовыми культурами диатомовых и перидиниевых водорослей Черного моря /3, 4/ показали, что оптимальные концентрации азота и фосфора ( $N < 100000$  мкг/л,  $P < 10000$  мкг/л) значительно превышают их концентрации в море. По данным Д.К. Аникиной /1/, диапазон оптимальных концентраций азота и фосфора, при которых фотосинтез морских динофлагеллат идет с наибольшей интенсивностью, соответствует 200-800 мкг N/л и 30-50 мкг P/л. С. Чу /3/ считает, что низшей концентрацией азота, необходимого для развития диатомовых водорослей, можно считать 80-800 мкг /л. Обобщая литературные данные, можно заключить, что концентрации минерального азота и фосфора, установленные в зимне-весенний период в приурезовой зоне южной части Рижского залива, являются достаточно высокими для обеспечения интенсивного развития водорослей /1, 3, 9/, и дальнейшее обогащение воды биогенными элементами может привести к усиленному росту водорослей, к повышению общей трофности залива. Однако, что касается летне-осеннего периода, азот и фосфор в это время являются лимитирующими элементами для развития фитопланктона.

Концентрации биогенных элементов, биомассы фитопланктона и количество хлорофилла "а" в приурезовой зоне южной части Рижского залива позволяют охарактеризовать воды данного региона как мезотрофно-эвтрофные.

В работах по изучению продукционных способностей фитопланктона Балтийского моря /6, 8/ отмечена тенденция к увеличению общей трофности моря под влиянием "удобряющего эффекта". Важным критерием эвтрофизации вод прибрежной зоны Рижского залива может послужить анализ результатов 7-летних исследований (1968-1971 гг.; 1978-1980 гг.)\* фитопланктона данного

---

\* Исследование развития фитопланктона в период с 1968 по 1979 гг. проводилось ст. науч. сотр. А.И. Гудзройгой.

региона. По результатам изучения развития весеннего фитопланктона прибрежной зоны южной части Рижского залива в течение 1968-1971 гг., биомасса водорослей в среднем составляет 1,53 мг/л [11]. Однако весенние сезоны 1979-1980 гг. характеризуются более высокими биомассами фитопланктона, составляющими в среднем 2,11 мг/л (табл. 1). В течение последних 12 лет отмечено также более интенсивное развитие летне-осеннего фитопланктона. Средние показатели биомассы фитопланктона возросли: летом - от 0,1 до 4,0 мг/л, осенью - от 0,07 до 0,7 мг/л. Увеличение средних показателей количественного развития фитопланктона в период 1968-1981 гг. является доказательством постепенного повышения трофности вод прибрежной зоны южной части Рижского залива.

Таблица I

Колебание биомассы (мг/л) фитопланктона в южной части  
прибрежной зоны Рижского залива за период 1978-1980 гг.\*

Время отбора проб	Место отбора проб							
	Энгуре	Рагатиems	Майори	Лиелупе	Болдерая	Даугавгрива	Вецаи	Гауя
I	2	3	4	5	6	7	8	9
1978. III	-	-	-	-	-	-	-	-
1979. III	1,12	0,02	0,06	0,05	0,08	0,005	0,22	0,007
1980. III	0,27	0,01	1,69	0,34	0,06	-	1,37	0,01
1978. IV	-	-	-	-	-	-	-	-
1979. IV	1,46	2,11	0,52	0,14	0,43	1,75	1,72	0,05
1980. IV	5,78	3,38	7,48	1,85	1,99	2,54	4,09	0,74
1978. V	-	-	-	-	-	-	-	-
1979. V	1,63	0,42	1,80	0,44	1,94	1,82	1,46	1,12
1980. V	1,94	2,26	2,49	2,97	0,62	1,60	8,26	0,67
1978. VI	0,06	0,67	16,0	1,38	1,51	0,48	2,27	0,69
1979. VI	-	-	-	-	-	-	-	-
1980. VI	1,50	2,10	3,52	1,49	2,71	3,84	3,56	4,86
1978. VII	0,12	8,21	28,5	0,47	5,20	30,5	1,05	0,83
1979. VII	-	-	-	-	-	-	-	-
1980. VII	0,42	1,99	3,88	3,77	1,75	6,27	1,92	5,71
1978. VIII	0,17	0,92	0,86	11,3	1,04	1,73	0,83	1,45
1979. VIII	-	-	-	-	-	-	-	-
1980. VIII	0,55	0,08	1,14	0,85	1,33	0,61	2,87	0,66
1978. IX	0,37	0,76	0,31	0,55	0,42	0,79	0,19	0,37
1979. IX	3,57	0,55	0,004	0,38	0,70	1,81	1,15	-
1980. IX	0,18	0,07	0,43	0,13	0,29	0,51	0,10	0,02
1978. X	0,23	0,11	0,03	0,07	0,14	0,16	0,08	0,59
1979. X	0,23	1,30	1,69	2,55	8,27	-	1,45	-
1980. X	0,17	0,14	0,30	0,39	0,37	0,16	0,06	0,06
1978. XI	0,33	0,45	0,28	0,39	0,35	0,46	0,07	0,50
1979. XI	-	0,93	1,01	0,67	0,78	1,04	8,53	0,95
1980. XI	0,32	0,99	1,99	1,35	0,31	0,08	0,34	0,27
1978. XII	0,40	0,69	2,81	2,43	0,04	0,04	-	0,21
1979. XII	0,31	0,31	0,59	2,26	3,48	-	-	-
1980. XII	-	0,14	0,08	0,28	0,13	0,47	0,47	0,45

\* Данные представлены ст. науч. сотр. А.И. Рударогой.

## С п и с о к л и т е р а т у р ы

1. Аникина Д.К. Влияние фосфатов и нитратов на интенсивность фотосинтеза некоторых видов морских динофлагеллат. - В кн.: Химические ресурсы морей и океанов. М., 1970, с. 149-154.
2. Винберг Г.Г. Первичная продукция внутренних водоемов. Минск, 1960. 328 с.
3. Эгуровская Л.Н., Кустенко Н.Г. Влияние нитратного азота в различных концентрациях на фотосинтез, содержание хлорофилла и деление клеток у некоторых водорослей. - Научные доклады высшей школы. Биологические науки, 1969, № 4, с. 79-84.
4. Кабанова Д.Г. О культивировании в лабораторных условиях морских планктонных диатомовых и перидиниевых водорослей. - Тр. Ин-та океанологии, 1961, т. 47, с. 203-215.
5. Киселев И.А. Методы исследования планктона. - В кн.: Жизнь пресных вод. М.-Л., 1956, с. 183-265.
6. Кобленц-Мишке О.И., Коновалов Б.В. Первичная продукция и хлорофилла в Балтийском море летом 1978 г. - В кн.: Осадкообразование в Балтийском море. М., 1981, с. 45-63.
7. Ланд Дж. В.Г. Эвтрофикация. - В кн.: Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Л., 1977, с. 33-42.
8. Николаев И.И. Основные тенденции в биологии современной Балтики. - Океанология, 1974, т. 14, вып. 6, с. 1059-1069.
9. Оуэнс М. Биогенные элементы, их источники и роль в речных системах. - В кн.: Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Тр. советско-английского семинара. Л., 1977, с. 54-64.
10. Ринне И., Мельвасако Г., Ниemi А., Ниemi Л. Изучение азотфиксации в Балтийском море. - В кн.: Тезисы докладов XII конференции балтийских океанографов. Л., 1980, с. 50.
11. Рудзрога А.И. Распределение планктонных водорослей в прибрежной зоне южной части Рижского залива. - В кн.: Биология Балтийского моря. Вып. I. Рига, 1974, с. 165-176.

12. Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений. Л., 1980. 191 с.
13. Семин В.А. Влияние минерального питания на первичную продукцию фитопланктона Белого моря. Автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук. М., 1968. 27 с.
14. Финенко З.З. Адаптация планктонных водорослей к основным факторам океанической среды. - В кн.: Биология океана. Т. I. М., 1977, с. 9-18.
15. Орковский А.К., Лисмане Б.Я. Фосфор и азот в Рижском заливе. Дальнейшие исследования динамики их количества и форм (1976-1977 гг.). - В кн.: Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига, 1980, вып. 15, с. 13-35.
16. Determination of photosynthetic pigments in sea water. UNESCO, 1966. 69 p.
17. Gargas E., Nielsen G., Mortensen S. Phytoplankton production, chlorophyll-a and nutrients in the open Danish waters 1975-1977. - Belt Project, 1978, p. 1-42.
18. Kaiser W., Schulz S. On the causes for the differences in space and time of the commencement of the phytoplankton bloom in the Baltic. - Kieler Meeresforsch., 1978, Sonderh. 4, S. 161-170.
19. Lindahl G., Wallström K., Brattberg G. On nitrogen fixation in a coastal area of the northern Baltic. - Kieler Meeresforsch., 1978, Sonderh. 4, S. 171-177.
20. Rinne J., Melvasalo T., Niemi A., Niemistö L. Nitrogen fixation by blue-green algae in the Baltic Sea. - Kieler Meeresforsch., 1978, Sonderh. 4, S. 178-187.
21. Schulz S., Kaiser W., Breuel G. The annual course of some biological and chemical parameters at two stations in the Arkona and Bornholm Sea in 1975 and 1976. - Kieler Meeresforsch., 1978, Sonderh. 4, S. 154-160.

УДК 577.472 (26.04)

М.Я.Балодэ, С.В.Томсоне

## ПИГМЕНТНЫЙ СОСТАВ ФИТОПЛАНКТОНА В ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ РИЖСКОГО ЗАЛИВА

Для характеристики физиологического состояния и продукционных способностей фитопланктона Балтийского моря в настоящее время широко применяется пигментный анализ водорослей /1-3, 5, 8, 9 и др./. С точки зрения фотосинтетических пигментов, Балтийское море является хорошо изученным водоемом /1-6, 8, 9/. Обширные и регулярные исследования пигментного состава водорослей ведутся и в Рижском заливе под руководством А.К.Юрковского /6/, однако до настоящего времени не изученной остается приустьевая зона Рижского залива.

В настоящей статье излагаются результаты изучения содержания пигментов фитопланктона в прибрежной зоне Рижского залива во время вегетационного периода 1980 года.

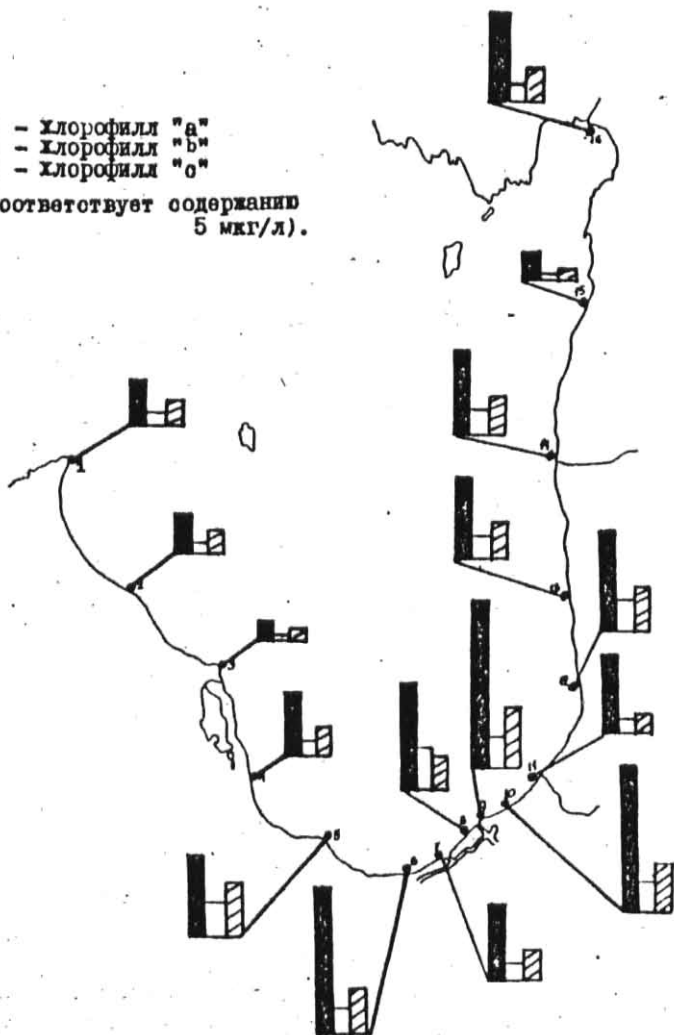
### Материал и методика исследования

Материал собирали на 16 станциях приустьевой зоны Рижского залива в течение ежемесячных экспедиций (рис. 1). Содержание хлорофиллов "а", "b", "с" и феопигментов измеряли спектрофотометрическим методом. Пробы фильтровали через мембранные фильтры "Синпор 3", покрытые слоем  $\text{BaCO}_3$ . Регистрацию спектров проводили на "RECORD UV VIS". Расчет содержания пигментов выполняли по уравнениям, рекомендованным ЮНЕСКО /7/, Стрикландом и Парсоном /10/. Для оценки состояния и продукционных способностей фитопланктона применяли метод пигментного анализа /5/.

### Результаты и их обсуждение

Приустьевая зона Рижского залива характеризуется значительной пространственно-временной изменчивостью содержания пигментов. Широкий диапазон колебаний пигментного состава

■ - Хлорофилл "а"  
 □ - Хлорофилл "b"  
 ▨ - Хлорофилл "с"  
 (соответствует содержанию  
 5 мкг/л).



I. Распределение хлорофиллов "а", "b" и "с" (мкг/л) в прибрежной зоне Рижского залива во время вегетационного периода 1980 года (средние данные с марта по декабрь): 1 - п.н. Колка; 2 - п.н. Роя; 3 - п.н. Мерсрагс; 4 - п.н. Энгуре; 5 - п.н. Рагачемс; 6 - п.н. Майори; 7 - п.н. Лиелупе; 8 - п.н. Болдерая; 9 - п.н. Даугавгрива; 10 - п.н. Ведаки; 11 - п.н. Гауя; 12 - п.н. Скулте; 13 - п.н. Туя; 14 - п.н. Салцагрива; 15 - п.н. Ягупи; 16 - п.н. Пярну.

фитопланктона обусловлен количественным развитием, видовым составом и продукционными способностями фитопланктона. Во время вегетационного периода концентрация хлорофилла "а" колеблется в пределах 0,3-54,0, "b" - 0-30,6, "с" - 0-25,5 мкг/л; феопигментов - 0,3-29,4 мкг/л (табл. I). Содержание хлорофилла "а" позволяет отнести воды прибрежной зоны южной части Рижского залива к категории мезотрофно-эвтрофных вод. Наиболее высокие концентрации хлорофилла "а" - пигмента, обуславливающего уровень первичной продукции в море, отмечены в южной части Рижского залива (см. рис. I), подвергнутой сильному влиянию пресного биогенного и биологического стока.

Увеличение концентрации хлорофилла "а" в зонах стыка речных и морских вод, указывающее на рост активности водорослей, в основном сопровождается снижением содержания феопигментов - продуктов распада хлорофилла (см. табл. I). Наиболее низкие концентрации феопигментов по отношению к хлорофиллу "а", свидетельствующие об интенсивном развитии водорослей, отмечены в п.н. Даугавгрива (39,4%\*), Вецаки (36,2%) и Гауя (37,2%).

Показателями, характеризующими физиологическое состояние и продукционные способности фитопланктона, являются также соотношение между концентрациями хлорофиллов "а" и "с" ("а": "с") и пигментный индекс -  $D_{430}:D_{665}$ . Повышение концентрации хлорофилла "а" у южного побережья Рижского залива сопровождается увеличением соотношения хлорофиллов "а" и "с" (см. табл. I). Пигментный индекс является менее наглядным показателем пространственной изменчивости продукционных способностей фитопланктона (см. табл. I).

Сезонная динамика пигментного состава фитопланктона прибрежной зоны Рижского залива обусловлена трехпиковым развитием планктонных водорослей в южной части Рижского залива, достигающим более или менее выраженных максимумов весной,

---

\* Средние данные в течение вегетационного периода.

Состав пигментов в прибрежной зоне Рижского залива в 1980 году

Место отбора проб	Месяц	Хлорофилл, мкг/л			Хлорофилл "а", Σ хлорофилл, %	Хлорофилл "а", Хлорофилл "с", мкг/л	Феопиг- менты, %	Пигмент- ный индекс
		"а"	"б"	"с"				
I	2	3	4	5	6	7	8	9
Кодка	III	4,1	0,8	2,5	55,4	1,6	45,7	3,6
	IV	17,5	3,4	9,0	58,5	1,9	39,6	2,8
	V	4,2	0,5	1,1	72,4	3,8	65,7	2,8
	VI	0,9	0,2	0,9	45,0	1,0	41,5	2,8
	VII	1,3	0,2	0,9	54,2	1,4	50,1	2,5
	X	0,8	0,2	0,8	44,4	1,0	62,0	2,5
	XI	1,4	0,4	0,7	56,0	2,0	37,5	2,3
	XII	2,3	0,6	1,4	53,5	1,6	51,8	3,1
Роя	III	0,5	0,5	0,9	26,3	0,6	77,8	3,6
	IV	16,3	2,8	10,3	55,4	1,6	42,7	3,0
	V	3,9	0,6	1,3	67,2	3,0	47,4	3,0
	VI	6,5	0,9	2,3	67,0	2,8	38,7	2,5
	VII	1,2	0,4	1,4	40,0	0,9	37,3	2,7
	VIII	0,9	0,2	0,7	50,0	1,3	40,5	2,4
	IX	1,2	0,4	0,9	48,0	1,3	49,3	2,1

Продолжение таблицы I

I	2	3	4	5	6	7	8	9	
Мерсбург	X	0,9	0,3	1,0	40,9	0,9	53,6	2,7	
	XI	1,3	0,2	0,4	68,4	3,3	56,5	3,1	
	XII	4,6	0,8	2,1	61,3	2,2	54,9	2,9	
	III	0,7	0,6	1,0	30,4	0,7	65,1	4,7	
	IV	3,3	0,4	0,9	71,7	3,7	64,8	3,7	
	VI	5,8	0,6	1,9	69,9	3,1	40,7	2,6	
	VII	0,3	0	0,2	60,0	1,5	95,9	3,0	
	VIII	1,1	0,3	1,2	42,3	0,9	73,8	3,2	
	IX	2,0	0,3	1,4	54,1	1,4	55,6	2,3	
	X	1,0	0	0,4	71,4	2,5	62,6	3,2	
	XI	2,6	0,4	1,8	54,2	1,4	40,3	2,9	
	XII	1,2	0,3	1,0	48,0	1,2	49,1	4,5	
Батунь	III	5,0	1,2	0,6	73,5	8,3	62,1	4,1	
	IV	18,8	4,5	8,7	58,8	2,3	29,8	2,7	
	V	7,2	1,2	2,5	66,1	2,9	50,4	2,9	
	VI	7,7	0,3	3,2	68,8	2,4	36,5	2,4	
	VII	0,8	0,5	2,1	23,5	0,4	41,8	4,1	
	VIII	1,1	0	0,7	61,1	1,6	83,9	1,7	
	IX	2,1	0,6	2,1	43,8	1,0	49,3	2,2	
	X	4,2	1,7	2,7	48,8	1,6	32,3	1,9	
	XI	8,0	1,5	1,6	70,8	5,0	53,3	2,4	
	Парадизец	III	1,1	1,0	0	52,4	-	48,7	3,4
		IV	28,3	4,9	10,6	64,6	2,7	24,0	2,5
		V	13,4	2,6	3,9	67,3	3,4	31,6	2,6
VI		2,0	0,4	1,3	54,1	1,5	32,4	2,5	
VII		2,5	0,9	2,3	43,9	1,1	43,1	1,7	
VIII		12,3	16,1	25,5	22,8	0,5	55,5	1,0	
X		2,0	0,7	1,2	51,3	1,7	44,5	2,4	
XI		2,6	0,8	2,6	43,3	1,0	51,0	3,1	
XII		5,6	0,6	2,3	65,9	2,4	33,5	2,5	
Мейорн		III	6,1	1,0	2,9	61,0	2,1	47,2	3,0
		IV	27,4	4,8	7,7	68,7	3,6	28,7	2,7
		V	24,0	4,4	7,0	67,8	3,4	37,4	2,6
	VI	28,6	3,6	10,2	67,5	2,8	22,8	2,3	
	VII	14,2	2,4	5,0	65,7	2,8	44,9	1,8	
	VIII	15,6	3,6	3,1	69,9	5,0	44,6	2,0	
	X	3,6	1,9	3,0	42,4	1,2	47,2	1,6	
	XI	9,1	1,5	2,4	70,0	3,8	41,5	2,9	
	XII	1,1	0,3	1,0	45,8	1,1	59,3	3,6	

100

101

Продолжение таблицы I

I	2	3	4	5	6	7	8	9
Джелупе	Ш	0,7	0,1	0,5	53,8	1,4	51,5	4,0
	IУ	10,8	2,6	4,3	61,0	2,5	38,9	2,8
	У	24,2	4,8	6,6	68,0	3,7	34,8	2,6
	УI	8,5	1,4	7,0	50,3	1,2	39,7	1,4
	IX	5,3	4,4	4,1	38,4	1,3	49,7	1,2
	X	1,6	0,05	0,6	71,1	2,7	54,0	2,9
	XI	8,0	1,2	3,9	61,1	2,1	51,9	2,8
	XII	3,4	0,6	1,1	66,7	3,1	54,0	3,1
Боддерая	Ш	0,5	0,3	0,9	29,4	0,6	64,5	4,2
	IУ	11,3	2,1	2,8	69,8	4,0	35,6	2,5
	У	10,2	1,7	1,9	73,9	5,4	55,8	2,6
	УI	10,7	0,03	3,4	75,9	3,1	24,2	2,2
	УII	54,8	30,6	13,4	55,5	4,1	25,3	2,0
	УIII	3,8	1,2	2,2	52,8	1,7	30,1	1,3
	IX	2,1	1,2	1,4	44,7	1,8	45,6	1,5
	X	5,6	1,1	3,1	57,1	1,8	55,3	2,5
Даугаврива	IУ	28,3	4,7	13,4	61,0	2,1	34,4	2,7
	У	12,8	1,7	4,0	69,2	3,2	46,1	2,8
	УI	30,1	1,6	7,8	76,2	3,9	28,1	2,0
	УII	18,2	4,9	3,2	69,2	5,7	54,1	2,3
	УIII	10,0	2,3	2,1	69,4	4,8	41,9	2,1
	X	2,4	0,7	1,5	52,2	1,6	24,9	2,7
	XII	9,7	1,6	5,6	57,4	1,7	46,4	2,6
	Вецая	IУ	33,0	5,7	14,1	62,5	2,3	34,7
У		26,3	3,9	8,3	68,3	3,2	29,2	2,5
УI		13,1	1,0	2,8	77,5	4,7	17,2	2,0
УII		12,7	4,3	2,6	64,8	4,9	40,0	2,1
IX		2,2	0,9	2,8	37,3	0,8	25,2	2,5
X		1,4	0,2	0,9	56,0	1,6	37,1	2,5
XI		3,4	0,3	1,4	66,7	2,4	50,9	2,3
XII		8,2	1,6	3,0	64,1	2,7	55,9	1,9
Гауя	Ш	0,4	0,4	0,9	23,5	0,4	42,5	4,3
	IУ	6,3	1,8	1,7	54,8	3,7	48,3	2,6
	У	21,6	3,4	4,5	73,2	4,8	33,7	2,6
	УI	13,3	0,3	2,2	84,2	6,0	10,4	2,1
	УII	10,7	4,4	1,0	66,5	10,7	49,6	2,2

102

103

	I	2	3	4	5	6	7	8	9	
Скудте	IX	1,6	0,7	2,1		36,4	0,8	51,4	3,7	
	X	1,6	0,01	0		99,4	-	18,1	2,6	
	XII	5,0	0,7	1,9		65,8	2,6	44,6	3,1	
	III	0,6	0	0,7		46,2	0,9	80,4	5,0	
	IV	26,4	4,7	12,7		60,3	2,1	33,8	2,6	
	V	10,2	1,8	2,9		68,5	3,5	42,1	2,6	
	VI	22,4	10,4	6,6		56,9	3,4	56,8	2,3	
	VII	11,8	2,7	4,4		62,4	2,7	64,0	0,5	
	IX	2,9	1,3	3,2		39,2	0,9	44,3	2,7	
	X	3,7	0,7	2,8		51,4	1,3	52,6	2,6	
Туя	XII	2,5	0,6	0,8		64,1	3,1	46,3	2,9	
	III	1,1	0,5	0,8		45,8	1,4	32,5	4,1	
	IV	36,9	6,0	14,1		64,7	2,6	30,2	2,6	
	V	18,6	2,8	5,9		68,1	3,2	34,8	2,6	
	VI	4,3	0,4	1,6		68,3	2,7	42,7	2,6	
	VII	0,8	0,6	1,5		27,6	0,5	86,2	3,0	
	VIII	11,9	4,9	3,2		59,5	3,7	40,8	2,2	
	IX	2,9	0,9	1,7		52,7	1,7	24,9	2,8	
	X	3,7	1,3	3,0		46,3	1,2	60,8	3,3	
	XI	0,9	0,2	0,7		50,0	1,3	54,7	2,8	
Салжигурья	XII	3,6	0,9	2,0		55,4	1,8	44,4	3,8	
	III	0,6	0,5	0,7		33,3	0,9	52,3	3,8	
	IV	44,8	9,5	17,1		62,7	2,5	35,7	2,5	
	V	10,4	1,7	2,8		69,8	3,7	34,6	2,6	
	VI	2,8	0,4	1,7		57,1	1,6	30,1	2,7	
	VII	3,9	2,5	1,7		48,1	2,3	50,2	3,1	
	VIII	2,3	0,6	1,4		53,5	1,6	34,7	2,2	
	IX	2,0	0,8	2,4		38,5	0,8	47,6	2,8	
	X	9,6	1,6	5,5		57,5	1,7	43,5	1,5	
	XI	4,3	0,9	2,2		58,1	2,0	49,8	3,0	
Ягуш	XII	5,5	3,6	2,6		47,0	2,1	41,0	2,5	
	III	0,6	0,7	0,1		42,9	6,0	72,8	5,2	
	V	3,3	0,6	1,1		66,0	3,0	47,6	3,1	
	VI	4,8	0,6	1,6		68,6	3,0	57,6	3,5	
	VII	0,9	0,4	1,2		36,0	0,8	53,7	3,6	
	IX	4,7	0,6	1,1		73,4	4,3	50,4	2,6	
	X	1,3	0,4	0,8		52,0	1,6	51,0	3,1	
	Цярку	III	0,5	0,5	1,3		21,7	0,4	79,0	4,0
		IV	25,9	4,3	6,1		71,3	4,2	28,4	2,3
		V	9,6	2,0	2,0		70,6	4,8	36,7	2,7
VI		9,2	0,9	3,7		66,7	2,5	34,2	2,6	
IX		3,7	0,8	2,3		54,4	1,6	33,0	2,2	
X	4,0	0,9	2,0		58,0	2,0	45,0	2,6		

летом и осенью, и двухпиковым - в остальной части залива, достигающим максимумов весной и осенью. Весенняя вспышка развития планктона, достигающего максимума в конце апреля - начале мая сопровождается высокими концентрациями хлорофилла "а" и низким содержанием феопигментов (см. табл. I). В это время в большей части прибрежной зоны залива содержание хлорофилла "а" достигает годового максимума. Высокое содержание хлорофилла "а" во время весеннего максимума развития водорослей сопровождается высокими показателями соотношения хлорофиллов "а" и "с" (1,6-5,4), что указывает на усиливающуюся фотосинтетическую активность водорослей (см. табл. I).

Пигментный анализ фитопланктона наглядно отражает и летнюю активизацию водорослей в прибрежной зоне южной части Рижского залива (см. табл. I), где интенсивному развитию водорослей способствует влияние пресноводного биогенного и биологического стока - обогащение видового состава фитопланктона пресноводными видами водорослей, достигающих максимума развития летом, и обеспечение фитопланктона элементами минерального питания. Интенсивный рост планктонных водорослей во время летнего сезона обуславливает высокие концентрации хлорофилла "а", достигающего максимума развития в п.н. Болдерая - 54,8 мкг/л. Летний сезон характеризуется возрастанием роли хлорофилла "b", указывающим на наличие водорослей группы *Chlorophyta*. Наиболее высокие концентрации хлорофилла "а", составляющие около 30% от общего содержания хлорофилла, отмечены в п.н. Болдерая (30,6 мкг/л - в июле), Разгачево - (16,1 мкг/л - в августе) и Скулге (10,4 мкг/л - в июне). Однако анализ видового состава фитопланктона не подтвердил того, что зеленые водоросли составляют значительную часть массы летнего сообщества фитопланктона. Биомасса зеленых водорослей в указанных пунктах наблюдения составляет лишь 0,001-0,03 мг/л (0,1-2,9% от общей биомассы фитопланктона). Причиной высокого содержания хлорофилла "b", вероятно, является присутствие в прибрежной зоне Рижского залива значительных количеств мелких жгутиковых, способных в летние месяцы интенсивно развиваться и составлять значительные биомассы - в среднем

л) (0,04-0,43 мг/л).

По сравнению с весенней вспышкой развития водорослей (в южной части залива), осенний максимум развития водорослей выражен менее четко. Концентрация хлорофилла "а" в конце биологической осени (с октября по декабрь) колеблется от 0,8 до 9,7 мкг/л. В пигментном материале осеннего планктона отмечены повышенные концентрации феопигментов. Наиболее низкое содержание хлорофилла "а" (0,5-6,1 мкг/л) выявлено в конце зимнего сезона, когда количественный и качественный состав фитопланктона беден. Зимний сезон следования проводили в марте) характеризуется также увеличением пигментного индекса (3,0-5,0) и снижением соотношения хлорофиллов "а" и "с", что указывает на затухание процесса развития водорослей и снижение продукционных способностей фитопланктона.

#### С п и с о к л и т е р а т у р ы

- Карлберг С., Леонова Е. Фотосинтетические пигменты. - В кн.: Исследование экосистемы Балтийского моря. Л., вып. I, 1981, с. 38-40.
- Кахру М. Изменчивость трехмерной структуры поля хлорофилла в открытой части Балтийского моря. - Океанология, 1981, т. 21, вып. 4, с. 685-689.
- Кобленц-Мшке О.И., Коновалов Б.В. Первичная продукция и хлорофилл в Балтийском море летом 1978 г. - В кн.: Осадкообразование в Балтийском море. М., 1981, с. 45-63.
- Суденя Л.М. О первичной продукции планктона Рижского залива. - Тр. НИИРХ СНХ ЛатвССР, 1961, т. 3, с. 330-334.
- Дрковский А.К., Брамане А.Э. Применение пигментного анализа для индикации колебаний первичной продукции по районам Балтийского моря в 1972-1973 гг. - В кн.: Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига, 1975, вып. II, с. 31-46.

\* По данным Э.Е.Бойковой.

6. Орковский А.К., Ерамане А.Э. Годовой цикл изменения гидрхимических параметров в Рижском заливе (1974-1975 гг.):  
2. Пигменты фитопланктона. - В кн.: Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига, 1977, вып. 13, с. 54-69.
7. Determination of photosynthetic pigments in sea-water. Monographs on oceanographic methodology. UNESCO, 1966. 69 p.
8. Lenz J. Seston, Chlorophyll und Eiweißgehalt. - Kieler Meeresforsch., 1970, Bd 26, N. 2, S. 178-184.
9. Renk H. Primary production and chlorophyll content in the Baltic Sea. 3. Primary production in the southern part of the Baltic. - Pol. Arch. Hydrobiol., 1974, vol. 21, N 2, p. 191-209.
10. Strickland I.D.M., Parsons T.R. A practical handbook of seawater analysis. - J. Fisheries Research Board Canada, 1968, vol. 167, p. 311.

УДК 593.1:551.46

Э. Е. Бойкова

## ПЛАНКТОННЫЕ ИНФУЗОРИИ ЮЖНОЙ ЧАСТИ РИЖСКОГО ЗАЛИВА

Рижский залив вследствие медленного водообмена и значительного стока рек образует своеобразную экосистему, где особенно ярко проходят процессы самоочищения рек от органических и других отходов. До последнего времени считалось, что именно микробиологические процессы определяют "способность" того или другого водоема к самоочищению. Однако известно, что в этих процессах активное участие принимают также и простейшие, минерализуя органические вещества.

В данной работе изложены первые результаты исследования протозойного планктона, которые были начаты в 1976-1977 гг. в южной части Рижского залива /1/ с целью получения представления о развитии инфузорий в течение вегетационного сезона, о плотности и биомассе одноклеточных, о формировании качественного состава микропланктона.

### Материал и методика исследования

Сбор материала проводили с июня по октябрь 1976 года и в конце мая - июне 1977 года на 14 станциях, расположенных в южной части Рижского залива. За период исследования были обработаны 53 планктонные пробы, взятые с помощью батометра на горизонте 0-0,5 м с борта судна. Объем проб варьировал от 1,0 до 3,0 л. Количественный подсчет инфузорий проводили, применяя методику сгущения до определенного объема над мембранным фильтром "Синпор" № 2. Виды инфузорий определяли на живом материале, для выявления формы ядра цилиат применяли реакции на ДНК (реакция Фельгена), на ДНК и РНК (реакция с галлоцианином) и витальные красители. Роль вида в биоценозе определяли с помощью индекса доминантности /2/. Для установления систематической принадлежности цилиат использовали ряд источников /3, 5-7/.

**— SYMPOSIUM ON ECOLOGICAL  
INVESTIGATIONS  
OF THE BALTIC SEA ENVIRONMENT**

**(under the auspices of the  
Baltic Marine Environment Protection  
Commission — Helsinki Commission)**

**Riga, USSR, 16-19 March 1983**

**PREPRINTS OF THE PROCEEDINGS TO BE PUBLISHED  
IN RUSSIAN IN THE SERIES »Ekologija Baltijskogo morja»,  
vypusk 3, Gidrometeoizdat, 1986, Leningrad**

APPLICATION OF PLANKTONIC ALGAE OF THE BALTIC SEA IN TOXICITY  
BIOASSAYS OF WASTE WATERS CONTAMINATED WITH HEAVY METALS

M. Balode

Institute of Biology of the Latvian SSR  
Academy of Sciences, USSR

Chemical analysis of contaminated waste water does not allow a real estimation of its danger to the environment /3/. Taking into consideration the difficulties of chemical methods only about 0.3 per cent of above 10000 stuffs getting into water basins can be checked by chemical analysis /5/. Therefore along with the chemical analysis bioassay of waters is necessary to find out the biologically dangerous impact of natural and waste waters, to increase the efficiency of control on water quality. In spite of the great number of methods developed by now majority of them cannot be recommended for a wide practical use while they do not correspond the demands of bioassay, envisaging quantitative calculations and statistical treatment of test results, their comparability and significance /6/.

In freshwater toxicology ichthyotoxicological tests are widely used which are successfully applied in practice /4/. However these tests are not good for bioassay of waste water to be discharged into the sea while keeping of marine fish under laboratory conditions is a very difficult task. Thus the test-objects in bioassay of waste water should be as sensitive but easier cultivated and smaller organisms - planktonic algae, crustaceans, protozoans /7/. Therefore marine unicellulars are of great interest.

The aim of the given work was to find out the possible use of marine phytoplankton for bioassay of waste water with increased level of heavy metals such as from metal-processing, metallurgical, machine-building, chemical and other industries.

Bioassay was done on electroplating waste waters containing ions of Ni, Cu, Zn (alkaline-acid waste). Toxicity was estimated within the concentrations of 0.1 to 50 per cent. Altogether three experimental series were performed (Table 1)- 1) at a relatively low level of metals, 2) at high level of metals, 3) at the presence of cyanides. Bioassay was done before and after the neutralization to state the purification of waste water. **Monocultures** of 3 algal species widely distributed in the Baltic plankton were used as test objects: *Chaetoceros wighamii*, *Thalassiosira baltica*, *Coscinodiscus granii*. Toxicity was estimated according to growth intensity and photosynthetic activity of algae. The assimilation of carbon was estimated by toxicological modification of radiocarbon method /8/.

High sensitivity of the Baltic plankton algae to the presence of heavy metals /1, 2, 7, 9, 10, 12/ led to the idea to use the most sensitive representatives of phytocenosis as test objects in bioassay of waste water containing heavy metal compounds, such as the electroplating waste water which contains a number of metals (copper, nickel, cadmium, zinc, lead, chromium) and together with cyanides, acids and alkali has a high toxicity. Previous experiments with dominating Baltic algal species (Table 2) showed that the smallest algae (*Chaetoceros wighamii*, *Thalassiosira nana*, *Skeletonema costatum*) were most susceptible to the impact of separate heavy metals. Concerning the volume these algae are characterized by a large specific surface thus promoting the biosorption of toxicants /7/. This was proved by experiments the aim of which was to find differences in toxic resistance of 3 algal species under the impact of waste water containing heavy metals. According to Fig.1 the highest susceptibility to the toxicant was shown by the smallest algae *Chaetoceros wighamii* ( $EC_{50}=18$  per cent) and the lowest - by the large algae *Coscinodiscus granii* ( $EC_{50}=43$  per cent). Because of the high susceptibility of

*Chaetoceros wighamii* they were chosen as test objects for further investigation of the waste water toxicity.

Experiments on waste waters with relatively low level of metals showed that the inhibitive effect of toxicants was displayed beginning with 10 per cent concentration. Under this impact after a 24 h exposure a decrease in cell number was marked and in relative assimilation of carbon by 28 and 34 per cent, respectively, as to the control. At higher concentrations of waste water a gradual decline in cell number occurred and in the photosynthetic activity of algae (Fig.2). The value  $EC_{50}$  determined by lowered growth intensity of algae corresponded the 15 per cent concentration of wastes. At 25 per cent concentration the growth intensity and the photosynthetic activity of algae was falling by 77 per cent and 92 per cent, respectively, as to the control. To lower the toxicity 13-fold dilution of waste water is needed. After neutralization of waste water its toxicity is falling - the inhibitive effect is marked at the concentrations above 25 per cent. After neutralization  $EC_{50}$  increases more than twice.

From the two functional features of algal condition used by us in the bioassay of waste water, the photosynthetic activity of algae was the most susceptible. However, in *Chaetoceros wighamii* no significant difference was found in the susceptibility of test functions - the growth intensity and the photosynthetic activity. Possibly, it can be explained by a high reproduction rate of this algae (2-3 times a day). This allows to judge about one real possibility to use quantitative dynamics of cells as indicator of the inhibitive effect of toxicants in algae with high reproduction rate.

The toxicity of waste water varies depending on the time of impact. Inhibiting effect of limit concentrations of wastes (causing a de-

crease in growth rate of cells below 50 per cent in comparison with the control) decreases if they act longer. That, obviously, can be explained by increased response activity of the environment (pH = 8.2-9.8) resulting in metal absorption, formation of complex compounds and metal sedimentation. At the same time the impact of toxic wastes (causing a decrease in growth rate of algae above 50 per cent in comparison with the control) increases, that can be explained by the limit of algae to resist the inhibiting effect of toxicants.

When the level of metals in waste water is relatively high their toxicity increases considerably (Fig.3). Inhibiting impact of waste water is stated even at a 49-fold dilution. 3.5 and 2.4 per cent concentrations cause a corresponding decrease in cell number and the photosynthetic activity of algae by 50 per cent as to the control (Fig.3). After neutralization toxicity of wastes falls twice.

Waste water with high levels of metals and the presence of cyanides demonstrated a considerably higher toxicity in comparison with that of the II experimental series (Fig.4). The presence of cyanides caused a great fall in  $EC_{50}$  - to the 0.5 per cent (estimated according to the algal growth rate) and 0.47 per cent concentration of wastes (according to carbon assimilation).

In order to find the impact of fresh water inflow (at blending of marine and fresh waste waters) on the development of marine algae simultaneously with the waste water experiment an experimental series was carried out by adding distilled water to the algal medium. According to our results at 25 per cent waste concentration a decrease in salinity of the Goldberg's nutrient medium was observed from 5.5 to 4.3<sup>0</sup>/oo, and at 55 per cent waste concentration the salinity falls to 2.5<sup>0</sup>/oo. It is known that such considerable

fluctuations in salinity have a negative effect on the development of *Chaetoceros wighamii*. A fall in cell numbers of the given algae starts when marine water is diluted by distilled water by 1.9 times. A double dilution of marine water resulting in salinity fall to 2.5‰ is accompanied by the inhibition of algal growth rate by 80 per cent. The biological effect caused by changes in water salinity is equivalent to that caused by the waste water toxicity. According to Kell /11/ 2.5‰ correspond the lowest level of salinity necessary for *Chaetoceros wighamii* development.

Changes in pH values caused by the inflow of alkaline electroplating waste water after its neutralization (pH 9.8-10.2) is evidently the reason for inhibited growth rate and photosynthetic activity of algae. Thus, e.g. at 55 per cent waste water concentration, with pH being 10.2, the active response of Goldberg's medium grows from 8.2 to 9.8.

The results obtained prove the high susceptibility of unicellular algae in the Baltic Sea to the changes in chemical composition of waste waters (pH, salinity, level of heavy metals). Taking into consideration the ecological importance, the vast distribution and high susceptibility to heavy metals the marine unicellular algae can be successfully applied in bioassay of marine or waste waters intended to be directly let into the sea. In the experiments considerable differences in the specific resistance of algae were found out at the presence of waste water containing heavy metals.

*Chaetoceros wighamii* was less tolerant to the impact of the investigated waste water. Its correspondence to the character of a test object (high susceptibility to toxicity, large amount and vast distribution, high reproduction rate, easy to be cultivated under laboratory conditions) allows to apply this algal species for the

industrial control of waste water toxicity at different stages of its treatment, for stating deviations in technological process or treatment devices, for stating efficiency of waste water treatment.

R e f e r e n c e s

1. Балодэ М.Я. Влияние изменений микрокомпонентного состава морской среды на развитие монокультур одноклеточных водорослей Рижского залива. -ЭВТ, вып.7, 1981, Рига, Зинатне, 1981, с.142-157.
2. Балодэ М.Я. Действие свинца на структурные и функциональные показатели природных сообществ фитопланктона Рижского залива. -ЭВТ, вып.8, Рига, Зинатне, 1982, с.33-50.
3. Брагинский Л.П. Общие принципы и некоторые теоретические вопросы биотестирования. -Тезисы докладов симпозиума "Обобщенные показатели качества вод - 83. Практические вопросы биотестирования и биоиндикации", Черноголовка, 1983, с.9-12.
4. Бурковский А.Л. Биологический контроль за токсичность многокомпонентных сточных вод на химическом предприятии методом рыбной пробы. -Труды ГосНИОРХ, 1974, т.38, с.127-129.
5. Колосова Л.В., Новосадов Т.Г. Сравнительная устойчивость тест-функций прудовника обыкновенного к воздействию различных токсикантов. -Тезисы докладов симпозиума "Обобщенные показатели качества вод -83. Практические вопросы биотестирования и биоиндикации", Черноголовка, 1983, с.51-53.
6. Крайнюкова А.Н., Ульянова И.П., Горбань Н.С. О перспективах применения токсикологических методов для контроля сточных вод. - Тезисы докладов симпозиума "Обобщенные показатели качества вод - 83. Практические вопросы биотестирования и биоиндикации", Черноголовка, 1983, с.17-19.
7. Патин С.А. Влияние загрязнения на биологические ресурсы и продуктивность Мирового океана, М., "Пищевая промышленность", 1979, 303 с.
8. Патин С.А., Ткаченко В.Н. Радиоуглеродный метод в токсикологических исследованиях морского и пресноводного фитопланктона. -Известия Государственного научно-исследовательского института озерного и речного хозяйства, том.98, Л., 1974, с.141-143.

9. Сейсума З.К., Вадзис Д.Р., Марцинкевича С.Я., Рудзрога А.И., Андрушайтис Г.П. Влияние свинца на экосистему морской пелагиали. - ЭВТ, Рига, Зинатне, 1982, вып.8, с.91-119.
10. Кудикова И.Р., Сейсума З.К., Вадзис Д.Р., Марцинкевича С.Я., Рудзрога А.И. Применение полиэтиленовых мешков при изучении влияния ртути на экосистему морской пелагиали. - ЭВТ, Рига, Зинатне, 1982, вып.8, с.120-148.
11. Kell V. Das Phytoplankton der Ostsee. - Geodatische und geophysikalische Veröffentlichungen, Reihe IX, Heft 53, Berlin, 1981, p.3-26.
12. Pietiläinen K., Melvasalo T. Heavy metal concentrations and phytoplankton production, biomass and structure in a northern estuarine area of the Baltic Sea. - Verh. Internat. Verein. Limnol., 20, 1978, p.1965-1969.
13. Verma S.R., Kumar V., Dalela R.C., Evaluation of the relative resistance of Twelve species of fish in toxicity bioassays with electroplating waste. - Acta hydrochim., hydrobiol., 10, 5, 1982, p.479-485.

Table I

Active response of environment and the level of heavy metals in  
waste water during experiments

Experimental series	pH		Concentration of metals , mg/l					
			Cu		Ni		Zn	
	before neutralization	after neutralization	before neutralization	after neutralization	before neutralization	after neutralization	before neutralization	after neutralization
I at low level of metals	6,2	10,2	1,1	0,6	2,0	0	0	0
II at high level of metals	6,4	10,2	6,2	3,8	4,6	0	1,5	0
III with cyanides present (CN=3,5mg/l)	6,0	9,8	6,4	4,0	4,4	0	1,6	0

Table 2

EC<sub>50</sub><sup>x</sup> (µg/l) of some heavy metals for  
8 algal species of the Baltic Sea

Species	Cell volume <sup>xx</sup>	Toxicant			
		Pb	Cd	Cu	Hg
<i>Coscinodiscus granii</i>	570000(E)	>1000	912	1259	347
<i>Dinophysis baltica</i>	20000(K)	>1000	-	-	>100
<i>Gonyaulax catenata</i>	10400 (E)	-	>100	234	-
<i>Thalassiosira baltica</i>	10000- 18000(K)	>1000	>100	159	>100
<i>Diatoma elongatum</i>	2000(K)	230	74	234	91
<i>Skeletonema costatum</i>	77- 850(E)	100	-	132	10
<i>Thalassiosira nana</i>	40(K)	50	32	63	25
<i>Chaetoceros wighamii</i>	165- 6300(E)	95	28	20	9

x) EC<sub>50</sub> determined according to changes in growth intensity  
of algae

xx) according to references: (E)- Edler L., cited by Kell V. /12/;  
(K)- Kell V. /12/

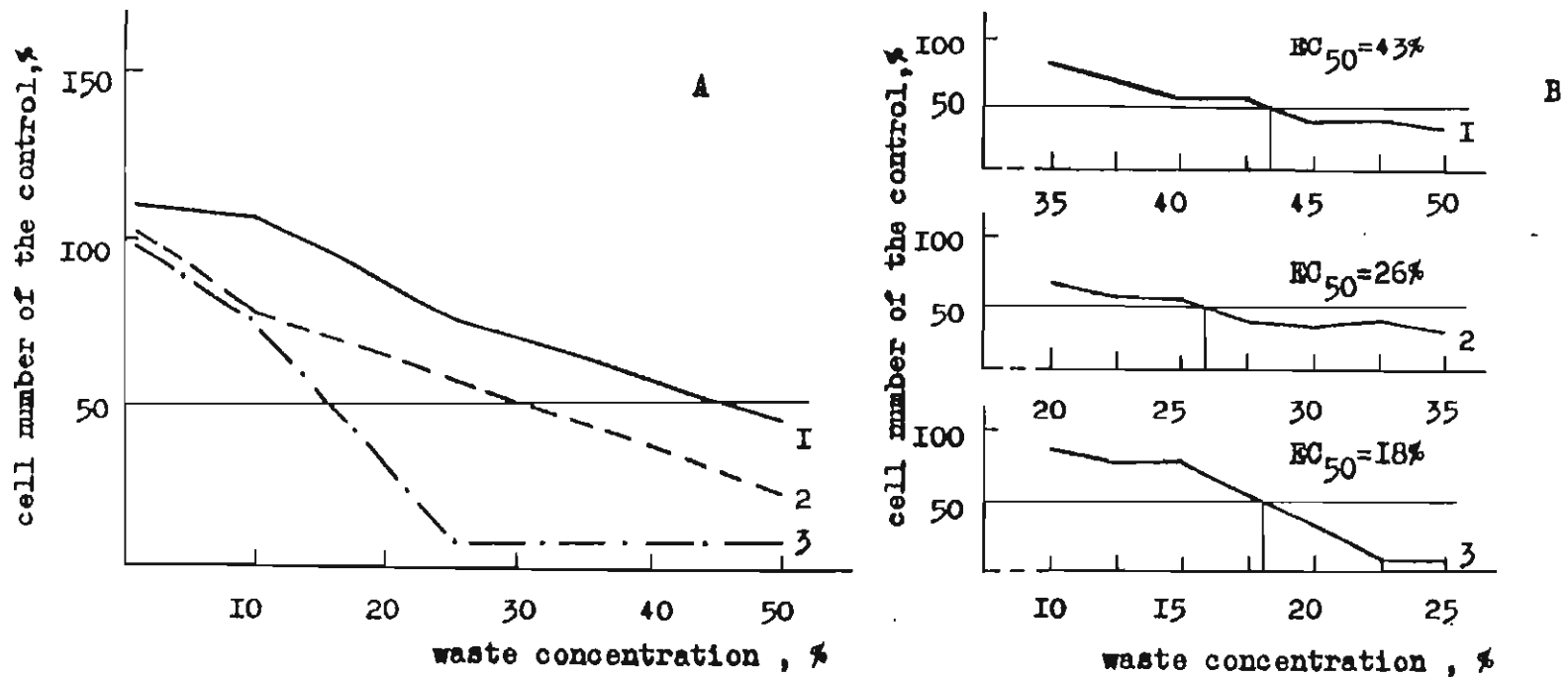


Fig. 1. Variability in cell number (% of the control) in three species of Baltic algae under the impact of waste water contaminated by heavy metals (48 h exposure).

1 = *Coscinodiscus granii*  
 2 = *Thalassiosira baltica*  
 3 = *Chaetoceros wighamii*

A = data of a preliminary experiment  
 B = data of the basic experiment

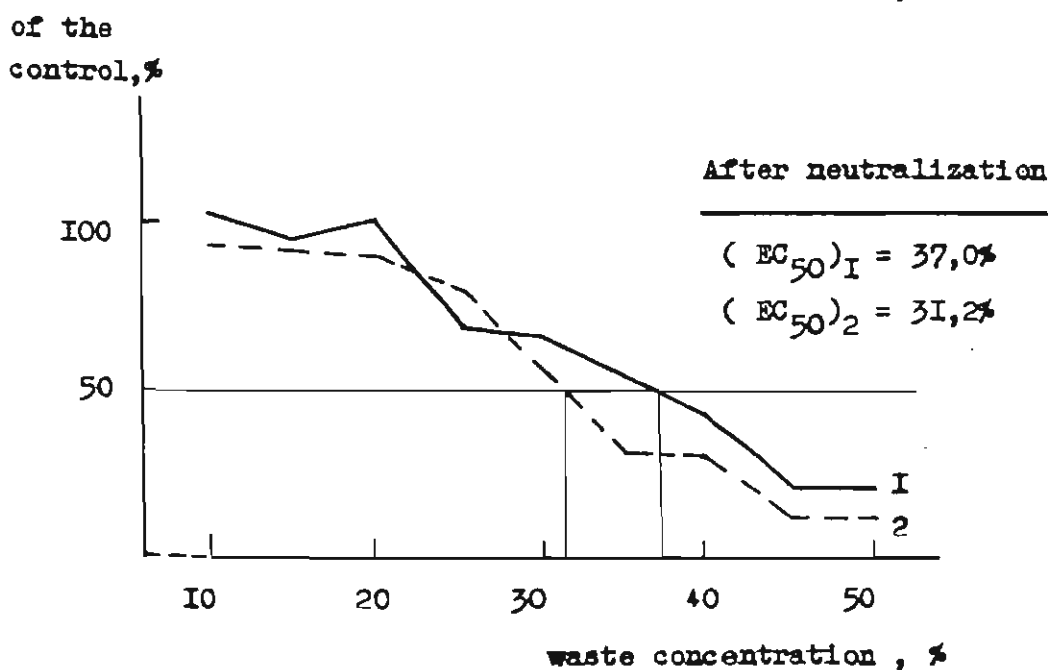
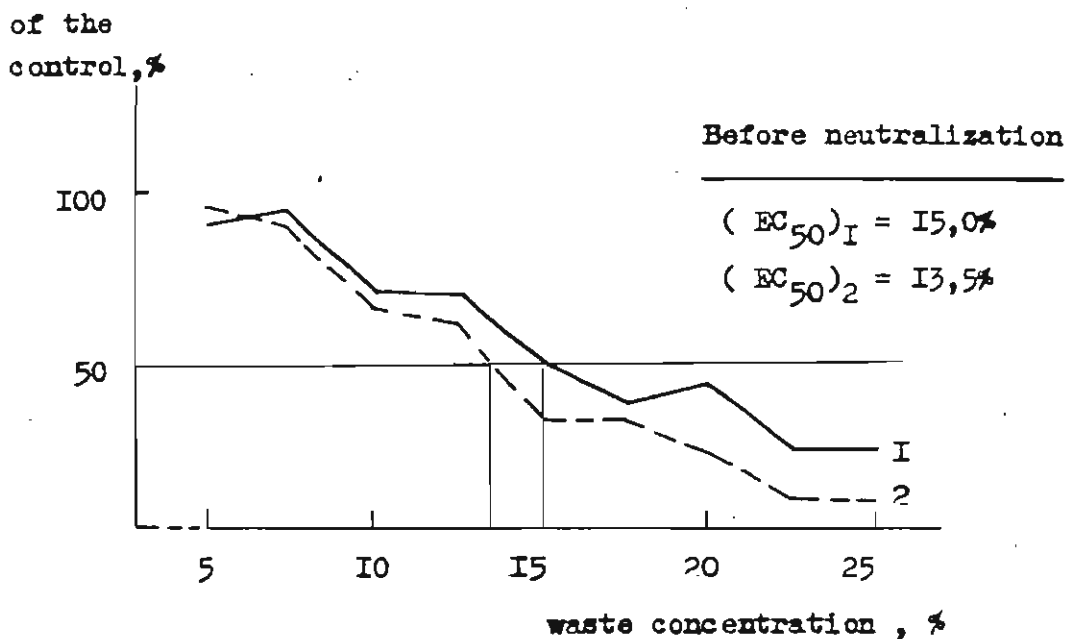


Fig. 2. Impact of waste water with a relatively low level of metals (I series of experiments) on the number of cells (I) and the intensity of photosynthesis (2) in *Chaetoceros wighamii* (24 h exposure).

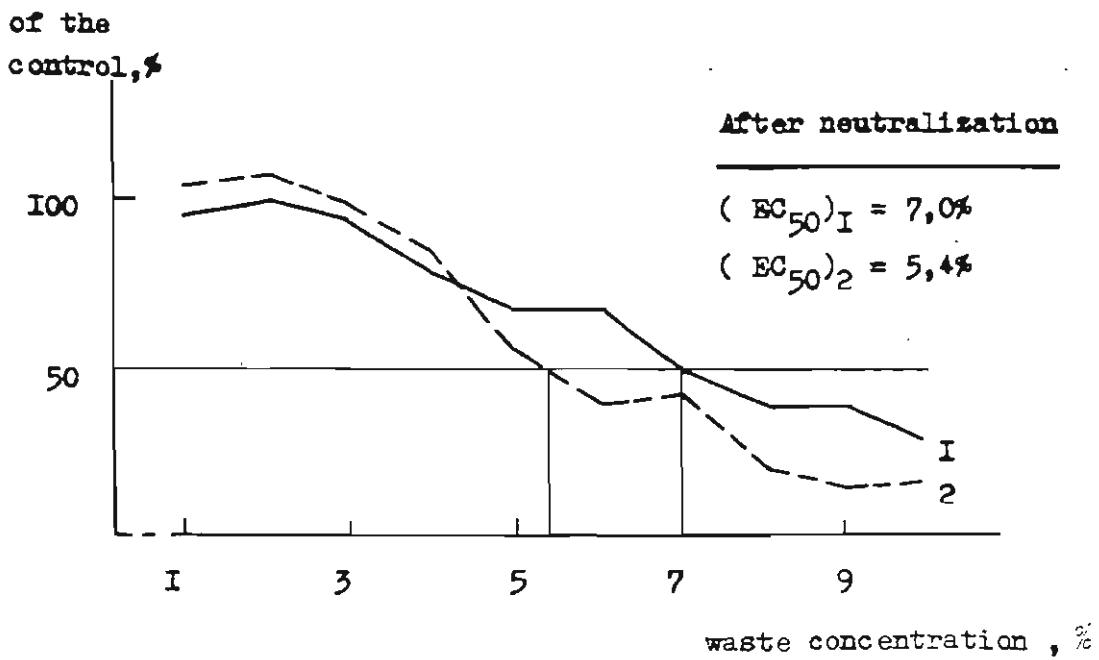
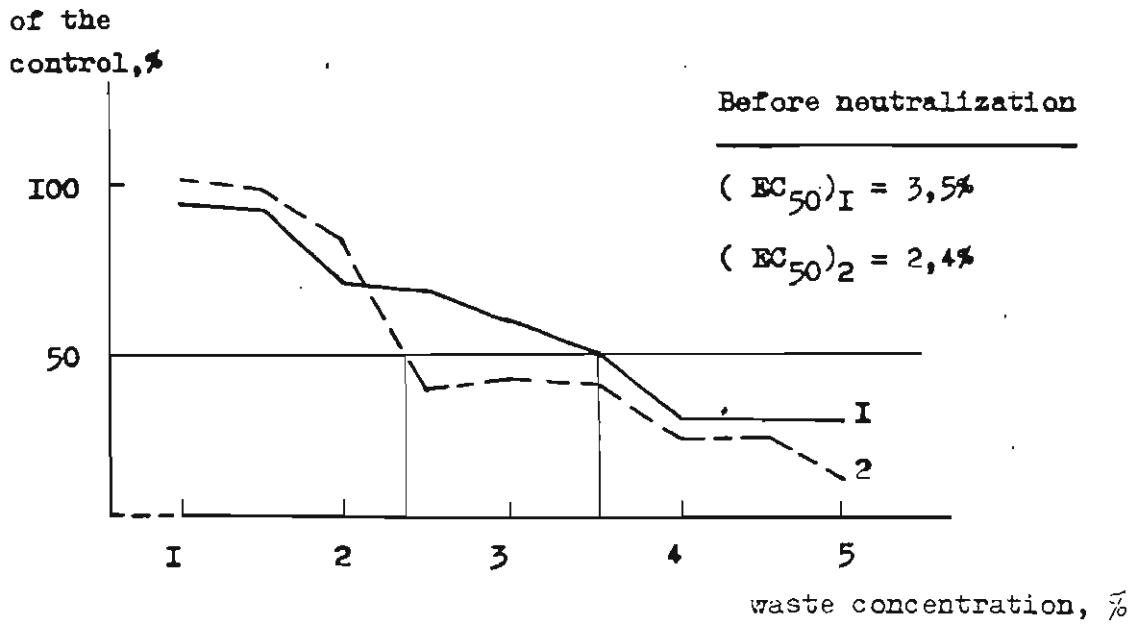


Fig. 3. Impact of waste water with high level of metals (II series of experiments) on the number of cells (I) and the intensity of photosynthesis (2) in *Chaetoceros wighamii* (24 h exposure).

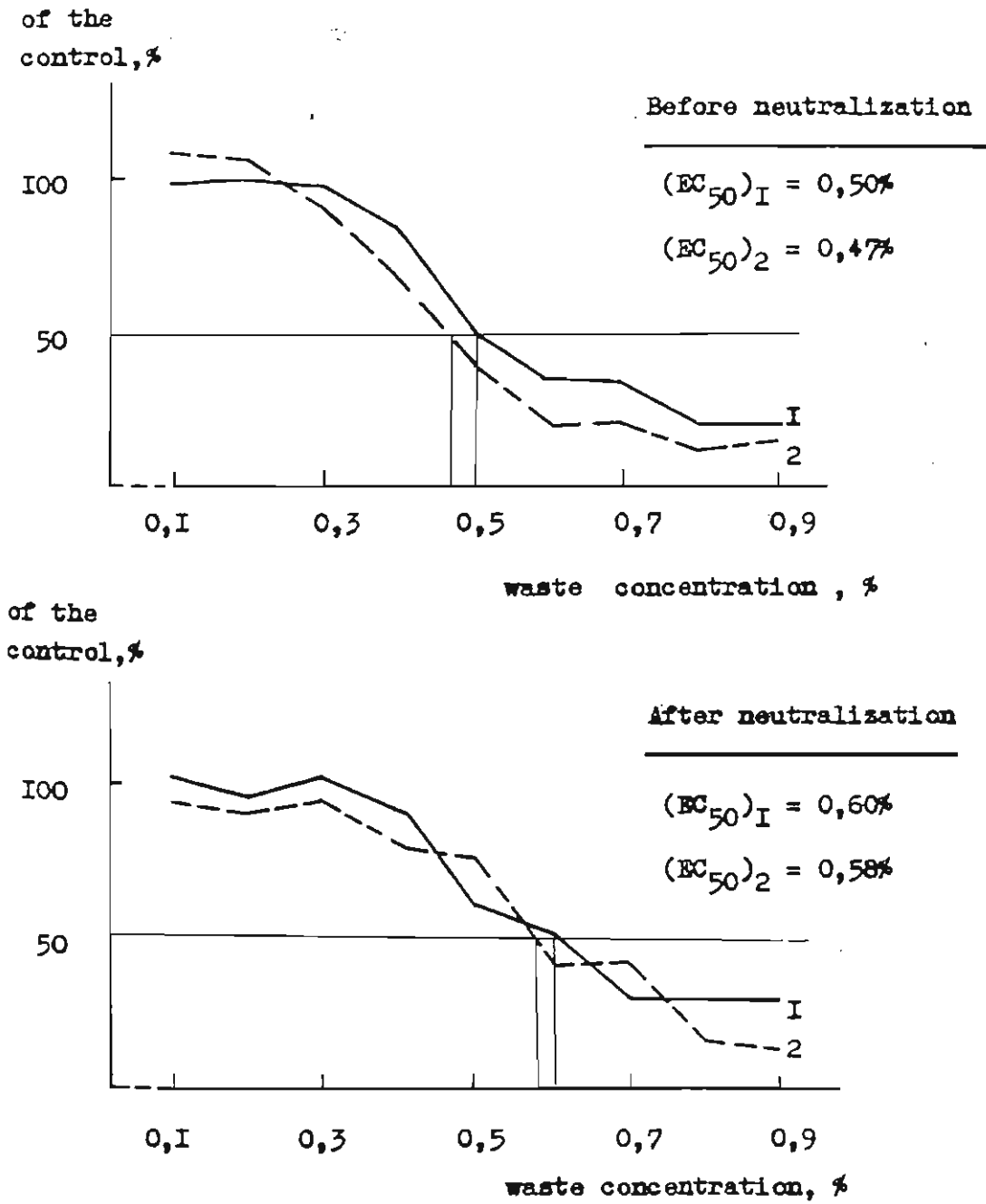


Fig. 4. Impact of waste water with high level of metals and the presence of cyanides (III series of experiments) on the number of cells (I) and the intensity of photosynthesis (2) in *Chaetoceros wighamii* (24 h exposure).

**АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР**  
**Институт ботаники им. Н.Г.Холодного**

**АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ  
СОВРЕМЕННОЙ АЛЬГОЛОГИИ**

---

**Тезисы докладов  
I Всесоюзной конференции**

**Черкассы,  
23—25 сентября  
1987 г.**

---

**Киев  
Наукова думка  
1987**

---

М.Я.Балоде

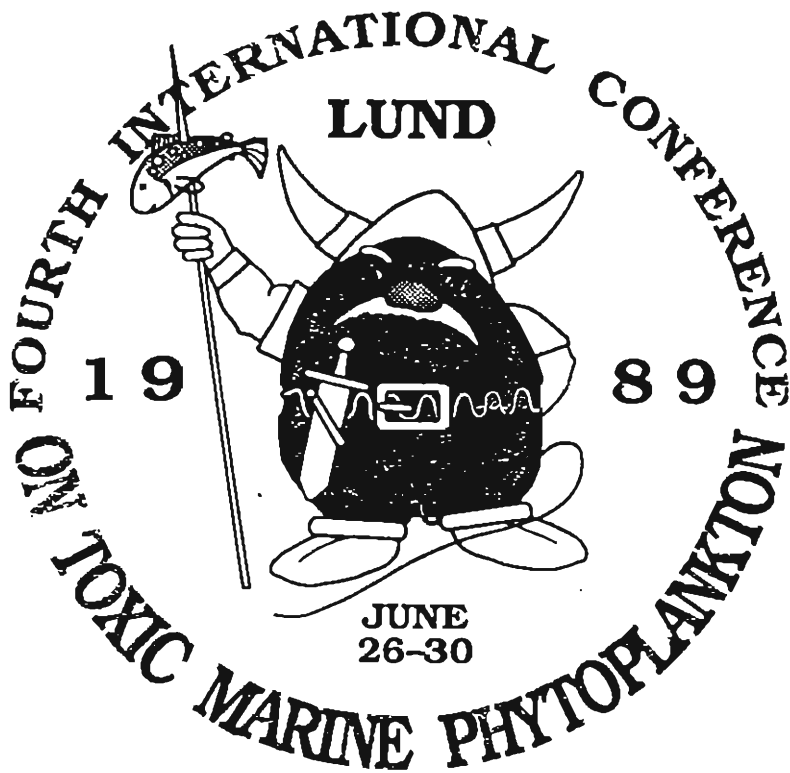
*Институт биологии АН ЛатвССР, Саласпилс*

**СТРУКТУРНЫЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ  
МОРСКОГО ФИТОПЛАНКТОНА  
ПРИ ИНТОКСИКАЦИИ ВОДОРΟΣЛЕЙ  
СОЕДИНЕНИЯМИ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ**

Изучена реакция планктонных водорослей Балтийского моря на воздействие свинца, кадмия, меди и ртути, а также сточных вод металлообрабатывающей промышленности. Выявлены значительные различия в эффективности биологического действия эквивалентных доз исследуемых металлов. Путем сопоставления диапазонов пороговых и токсических для фитопланктона Балтийского моря концентраций исследуемых металлов с реально существующим содержанием металлов в Балтийском море, сделаны выводы о возможных изменениях уровня первичного продуцирования органического вещества и перестройках фитоценозов в прибрежных, более загрязненных водах Балтики. Выявлена зависимость токсического эффекта от ряда абиотических и биотических факторов среды, что определяет необходимость при установлении ингибирующего действия металлов учитывать экологические особенности изучаемого водоема. Установлена обратимость интоксикации водорослей при кратковременном действии пороговых концентраций тяжелых металлов. Токсикорезистентность планктонных водорослей в значительной мере обусловлена физиологическим состоянием, биомассой и межвидовыми отношениями фитопланктона.

С целью установления возможностей применения планктонных водорослей Балтийского моря для биологической оценки токсического действия сточных вод, загрязненных тяжелыми металлами, проведены исследования

действия гальванических сточных вод (стоки кислотнo-щелочной линии) на интенсивность роста и скорость фиксации радиоактивного углерода одноклеточными водорослями. Исследования показали высокую чувствительность морских одноклеточных водорослей к изменениям химического состава сточных вод. Это дает возможность использовать их в качестве тест-объектов для определения степени токсичности сточных вод в различных стадиях их очистки, выявления сдвигов в технологическом процессе или в работе очистных сооружений, установления эффективности очистки сточных вод.



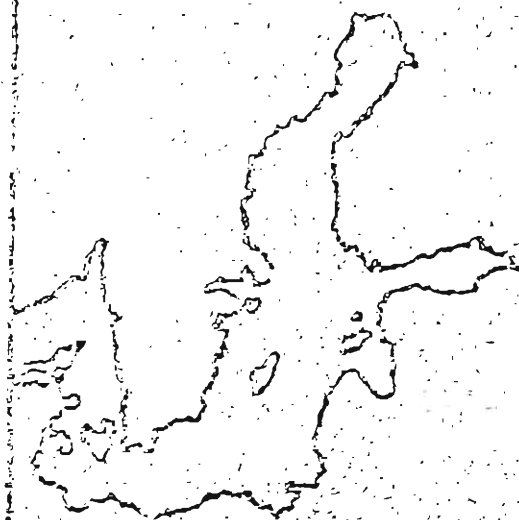
Ecologic situation in the Baltic Sea during the bloom of  
probably toxic blue-green algae

MAIJA BALODE

Institute of Biology of the Latvian SSR Academy of Sciences, 229021  
Salaspils, 3 Miera str., Latvian SSR

Excretion is a normal phenomenon at the growth of phytoplankton (Thomas, 1971). However, excretion of some algal species may have a negative effect on the quality of water. Many algal species excrete substances not exactly toxic but stimulating or inhibiting the growth intensity of other water organisms. The toxicity of algae is not a constant phenomenon and can appear under certain conditions. Data about the conditions of algal toxicity are rather contradictory. A number of blue-green algae including *Aphanizomenon flos-aquae* and *Nodularia spumigena* can be referred to the toxic ones intense development of which results in summer bloom of the Baltic water. The aim of our investigations was to study the effect of intense development of blue-green algae on the ecologic state of the Baltic, paying the main attention to the changes of hydrochemical and hydrological indices of the environment. The work was done according to the project "Baltics" in summer 1983 on the experimental oceanographic polygon of control and measurements during an intense development of the blue-green algae *Aphanizomenon flos-aquae* and *Nodularia spumigena*. Summer bloom in the experimental polygon was determined by the ecological state of the water basin, a complex of physical, physico-chemical, hydrological and hydrochemical conditions. Intense development of the blue-green algae occurs under a real depletion of biogenous elements in the surface layer and under a low ratio of N:P. Intense development of blue-green algae, their dominance in phytoplankton under a limited algal species variety is a reason for essential changes in the ecological state of the water basin. It affects not only hydrology and hydrochemistry of the water basin causing changes in water transparency, gas and salinity regime, but also the biology of the basin. It has been tried to estimate the ability of the blue-green algae to inhibit the development of other water organisms.

Проект  
«Балтика»  
Проблемы  
исследования  
и метаморфического  
моделирования  
экосистемы  
Балтийского  
моря



*Выпуск 4*

**ОСНОВНЫЕ  
ТЕНДЕНЦИИ  
ЭВОЛЮЦИИ  
ЭКОСИСТЕМЫ**

310. *Walt P., Kock W. P., Stam A. Veldproeven over de invloed van koper en kwik op een natuurlijke mostebank. — LMO Nieuws, 1972, vol. 27, N. 9*  
 311. *Wong C. S., Kremling K., Riley J. e. a. An intercomparison techniques using sea water from a CEPEX enclosure — In: Trace metals in sea water, NATO Conf. Ser., 1983, vol. 9, p. 175—193.*  
 312. *Wrembel H. Mercury in the waters of the Polish Baltic.— Shore Area. Acta geophys. pol., 1982, vol. 30, N 1, p. 39—48.*  
 313. *Wyrliké K. Schwankungen im Wasserhaushalt der Ostsee.— Dtsch. Hydrogr. Z., 1954, H. 7, S. 91—120.*  
 314. *Wyrliké K. Der grosse Salzeinbruch in die Ostsee in November und December 1951.— Kieler Meeresforsch., 1954, H 1, 10, S. 19—25.*  
 315. *Yurkovskis A. K., Kostriehkina E. M. Accumulation of nutrients in the Baltic Sea and its biological consequences.— In: Proc. Symp. Ecol. Invest. Baltic Sea Environ., Riga, 1983. Helsinki, 1985, p. 482—502.*  
 316. *Zmudzinski L. The Baltic deserts.— Ann. Biol. Cons. Inter. Explor. Mer, 1977, vol. 32, p. 50—51.*

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие . . . . .	3
<b>Глава 1. Долгопериодная изменчивость гидрологических условий Балтийского моря (И. П. Давидан, А. Е. Михайлов, А. И. Смирнова)</b> . . . . .	6
1.1. Исходные данные и методы их анализа . . . . .	—
1.2. Межгодовая изменчивость солености . . . . .	18
1.3. Соотношения между изменчивостью солености разных временных масштабов . . . . .	33
1.4. Крупномасштабная изменчивость атмосферных процессов, водообмена через Датские проливы и речного стока (при участии Е. С. Ерофеевой) . . . . .	34
1.5. Взаимосвязь крупномасштабных изменений солености с изменениями речного стока, водообмена через проливы и повторяемости форм атмосферных процессов (при участии Н. И. Минниной) . . . . .	42
1.6. Взаимосвязь между атмосферной циркуляцией и водообменом в период максимального «затoka» в Балтийское море (при участии Н. П. Яковлевой) . . . . .	55
Выводы . . . . .	58
<b>Глава 2. Эвтрофикация Балтийского моря</b> . . . . .	61
2.1. Проблема эвтрофикации (А. А. Ярвекюльг) . . . . .	—
2.2. Основные черты палеоэкологии Балтийского моря (В. К. Гуделис) . . . . .	67
2.3. Гидрохимические показатели эвтрофикации . . . . .	74
2.3.1. Кислород (М. В. Калсйс) . . . . .	—
2.3.2. Биогенные элементы (А. К. Юрковский) . . . . .	79
2.4. Биотические показатели эвтрофикации . . . . .	91
2.4.1. Фитопланктон и первичная продукция (О. П. Савчук, М. Я. Балодэ) . . . . .	—
2.4.2. Микроорганизмы (В. А. Юрковска) . . . . .	94
2.4.3. Многолетняя динамика зоопланктона (Е. М. Костричкина, Р. Я. Лине, Л. Л. Сидревич) . . . . .	96
2.4.4. Зообентос (А. А. Ярвекюльг, С. Н. Оленин) . . . . .	102
2.4.5. Рыбы (Э. А. Оявер) . . . . .	106
2.5. Оценка баланса биогенных элементов и органического вещества в Балтийском море . . . . .	107
2.5.1. Проблемы составления балансов (О. П. Савчук) . . . . .	—
2.5.2. Нагрузка органическим веществом и биогенными элементами с суши (А. А. Ляэне) . . . . .	110
2.5.3. Поступление соединений азота и фосфора из атмосферы (Л. Г. Давидавичене, Д. А. Шолаускене) . . . . .	112
2.5.4. Современные оценки балансов (О. П. Савчук) . . . . .	118
2.6. Моделирование многолетней динамики вещества (О. П. Савчук, Е. Ш. Гутшабаш) . . . . .	125
2.7. О соотношении природных и антропогенных факторов эвтрофикации (О. П. Савчук) . . . . .	144
<b>Глава 3. Тяжелые металлы в экосистеме Балтики (Х. Н. Янковский, Т. А. Пылер, М. А. Симм)</b> . . . . .	150
3.1. Проблемы анализа . . . . .	—
3.2. Балансы тяжелых металлов . . . . .	155
3.3. Тяжелые металлы в воде Балтийского моря . . . . .	172
3.4. Содержание тяжелых металлов в биоте Балтики . . . . .	179
<b>Глава 4. Воздействие факторов среды на динамику популяций рыб Балтийского моря</b> . . . . .	200
4.1. Об ихтиофауне Балтийского моря (С. А. Оя) . . . . .	—

~~существование направленного вверх потока вещества, что наряду с поступлением в верхний слой биогенных солей извне и в результате минерализации автохтонного и аллохтонного органического вещества существенно для первичного продуцирования в море.~~

Отношение N : P. Как показали исследования во время весеннего цветения фитопланктона в Борнхольмском бассейне в 1981 г., убыль нитратов и фосфатов (мкмоль/л) происходит в среднем в соотношении 14,8 : 1 [239], что близко к составу океанического фитопланктона. Близкое к этому соотношение 16,6 : 1 получено, используя расчетные значения оборачиваемости за сутки азота (0,35 мкмоль/л) и фосфора (0,021 мкмоль/л) летом для Балтики в целом [238]. Кроме того, имеются данные, показывающие, что биохимический распад органической субстанции в глубинах моря (AOU : P = 300 : 1) протекает аналогично этому процессу в Мировом океане [285]. Перечисленные факты свидетельствуют, что нет основания говорить об аномально низком содержании азота в планктоне Балтики, предположенном стехиометрической моделью планктонных организмов C : N : P = 154 : 13 : 1, рассчитанной по гидрохимическим наблюдениям в море [284]. Соотношения, в которых биогенные элементы возвращаются в воду при отмирании организмов и разрушении детрита, меняются во времени. Из-за меньшей энергии связей фосфора по сравнению с азотом в органических соединениях, оседание остатков организмов должно обеднять отношение N : P в трофогенном слое азотом.

Соотношение нитратов и фосфатов в галоклине колеблется в довольно широких пределах, например, в 1982 г. от 1,5 до 4,0. Низкое соотношение азота и фосфора в потоке веществ из галоклина понижает отношение N : P в верхнем слое Балтики зимой до 10 и менее (обычно 6—8). Только в заливах, тем более вблизи устьев рек, это отношение превышает 10, доходя, например, в южной части Рижского залива до 35 (февраль 1981 г.). Рост глубинных запасов фосфатов и микробиологическое восстановление нитратов под галоклином направлены на поддержание дефицитности азота в общей массе биогенов для фотосинтеза органического вещества. Доказано, что азот лимитирует первичную продукцию в Арконском бассейне [116], в то же время по Рижскому заливу имеются наши данные о лимитировании фотосинтеза весной фосфором [162]. Массовое размножение сине-зеленых водорослей в открытой Балтике является косвенным показателем легкого лимитирования азотом. Очевидно, что ограничение развития фитопланктона в Балтике тем или иным биогенным элементом имеет свои локальные особенности и определяется всем комплексом факторов, формирующих концентрацию ассимилируемых водорослями веществ в освещенном слое.

Прямым следствием эвтрофикации являются многолетние изменения обилия и видового состава биотических компонентов как показателя реакции экосистемы на возрастающую продуктивность и трофность водоема. Однако, несмотря на длительную историю гидробиологических исследований на Балтийском море, систематических сопоставимых наблюдений за многолетней динамикой важнейших гидробионтов в открытом море, сравнимых в этом смысле с наблюдениями за изменениями содержания питательных соединений и, в особенности, кислорода, все же не хватает. В достаточной степени изучена динамика вторичных продуцентов (консументов) — зоопланктона и зообентоса, значительно хуже — фитопланктона (первичного продуцента) и микроорганизмов (редуцентов).

#### 2.4.1. Фитопланктон и первичная продукция

Фитопланктон как основной фотоавтотрофный продуцент органического вещества в открытой части Балтийского моря является важнейшим агентом эвтрофикации, осуществляющим усвоение экосистемой минеральных соединений биогенных элементов (биогенов) аллохтонного происхождения и создающим на их основе автохтонное органическое вещество, включающееся во внутренний биогеохимический круговорот. Данные о первичной продукции могут служить непосредственной характеристикой степени и скорости эвтрофикации водоема, а информация об изменениях обилия и видового состава фитопланктона должна использоваться не только в качестве показателя эвтрофикации, но и при исследовании механизмов ее проявления на более высоких трофических уровнях. Можно, в частности, ожидать, что увеличение зимнего фонда биогенов в поверхностном слое моря (см. п. 2.3.2) должно увеличивать первичную продукцию, создаваемую фитопланктоном как в процессе весеннего цветения, так и, благодаря регенерации биогенов, летом, а снижение отношения  $N:P$ , в особенности заметное летом из-за возросших концентраций фосфора (см. п. 2.3.2), стимулировать продукцию синне-зеленых азотфиксаторов. При этом значительная часть весенней продукции оседает на дно, поступая в распоряжение бентофауны, а приток летней продукции используется развитым сообществом зоопланктеров-фитофагов (см. п. 2.4.3).

Эта умозрительная схема подтверждается результатами имитации функционирования пелагической экосистемы в течение вегетационного сезона на модели [274], представляющей собой модификацию модели эволюции вертикальной структуры круговорота вещества [62], в которой учтена дифференциация планктонных сообществ и наряду с круговоротом азота описан круговорот фосфора. Серия численных экспериментов, в которых начальное содержание азота и фосфора задавалось путем экстраполяции

— ~~тот же~~ тенденция увеличения зимнего прогрева биогенного слоя Борнгольмской впадины [234], позволила продемонстрировать подрастание иерархичной продукции (рис. 2.10) вызванное эвтрофикацией.

В отличие от теоретических построений сложнее обнаружить проявления эвтрофикации по данным натуральных наблюдений — первоначальный поиск долговременных тенденций оказался безрезультатным как на юго-западе [278], так и на северо-востоке [38] моря. И дело здесь, по-видимому, не столько в отсутствии

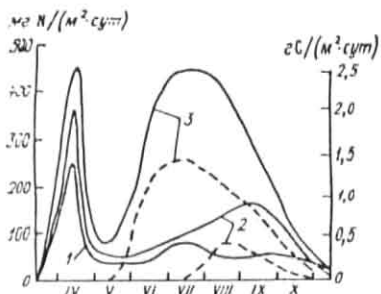


Рис. 2.10. Моделирование изменений сезонной динамики первичной продукции в зависимости от различных исходных запасов биогенов в трофогенном слое, соответствующих предположительно середине 70-х (1), началу 80-х (2) и середине 90-х годов нашего века.

Штриховая — продукция азотфиксаторов.

таких проявлений, сколько в малой пригодности натурной информации, имеющейся в нашем распоряжении, для выявления многолетних тенденций. Несовершенство этой информации обусловлено, с одной стороны, отсутствием длительных рядов систематических сравнимых наблюдений и плохой сопоставимостью даже имеющихся ограниченных данных, связанной с недостатками методов измерения. Лишь с недавних пор признаны сопоставимыми результаты определения скоростей первичной продукции и содержания хлорофилла «а» (но не феопигментов), тогда как сравнение данных по обилию и видовому составу фитопланктона, полученных в разных лабораториях, все еще остается проблематичным [282]. С другой стороны, обнаружение многолетних тенденций затрудняется традиционным регламентом редких (4—6 раз в год) и растянутых во времени (1—3 нед) океанографических съемок показателей функционирования фитопланктонного сообщества, характеризующихся широким спектром временной изменчивости — от межгодовых изменений сроков наступления и протекания сезонных фаз развития экосистемы [162, 240] до короткопериодной изменчивости синоптических масштабов [198].

Хорошей иллюстрацией малой обоснованности попыток выявления многолетних тенденций по имеющемуся материалу может служить табл. 2.1, показывающая, в частности, что неоднородность распределения даже в пределах ограниченных частей акватории моря заметно превышает не только межгодовые различия, но и различия между частями моря.

Лишь недавно Шульц и Кайзер из Института мореведения (ГДР) [277] сравнили весенние, летние и осенние значения кон-

Борнхольмской и Готландской впадинах, осредненные по двум 4-летним периодам: 1975—1978 и 1980—1983 гг. (рис. 2.11). Существенная изменчивость осенних и особенно весенних значений,

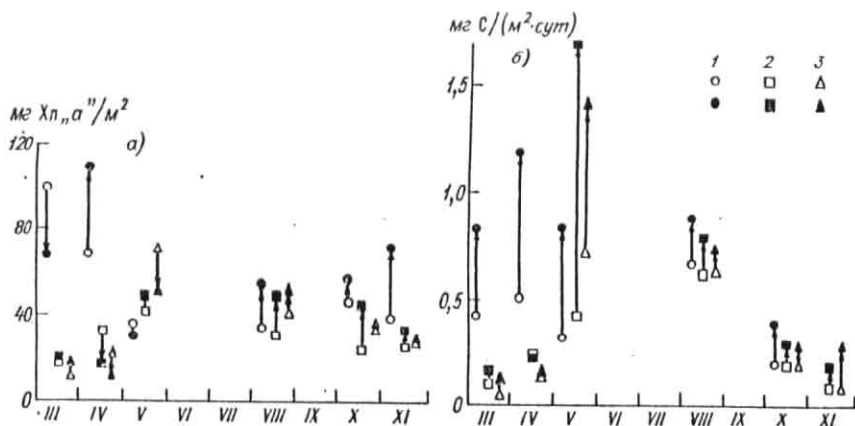


Рис. 2.11. Изменения содержания хлорофилла «а» (а) в слое 0—30 м и скоростей первичной продукции (б), осредненных на интервалах 1975—1978 (светлые значки) и 1980—1983 (темные значки) в Арконской (1), Борнхольмской (2) и Готландской (3) впадинах.

Таблица 2.1

Межгодовые изменения биомассы фитопланктона в слое 0—20 м открытой части Балтийского моря в летний период, мг/м<sup>3</sup>

Осевой разрез	VI—VIII 1973 г. [94]			VIII 1976 г. [29]			VIII 1977 г. [34]		
	В целом	—	—	—	46	160	445	—	278
Северная часть	—	—	—	97	133	171	—	219	—
Центральная часть	27	97	253	62	263	445	—	218	—
Южная часть	—	—	—	46	48	49	—	397	—

Осевой разрез	VII 1979 г. [13]			VIII 1982 г.			VIII 1983 г.		
	по данным М. Балодэ								
В целом	130	381	820	—	—	—	33	151	342
Северная часть	—	130	—	—	—	—	182	192	202
Центральная часть	190	378	820	82	161	290	33	143	342
Южная часть	290	448	690	17	74	123	30	33	36

Примечание. Последовательно указаны минимальные, средние и максимальные значения.

ведение наблюдений с варьирующими от года к году периодами протекания различных фаз функционирования экосистемы, не позволяет сделать статистически достоверные заключения относительно тенденций изменения характеристик продуктивности. Анализ более стабильных летних квазиравновесных условий с меньшей межгодовой изменчивостью показал (табл. 2.2), что

Таблица 2.2

Межгодовая и многолетняя изменчивость параметров первичной продуктивности в летний период (июль—август) [277]

Владина	Параметр	Хлорофилл, мг/м <sup>3</sup>		Первичная продукция гС/(м <sup>2</sup> ·сут)	
		1975—1978	1979—1983	1975—1978	1979—1983
		20—30 м		0—20 м	
Арконская	$\bar{x}$	34,4	53,7	0,64	0,90
	$\sigma$	12,2	13,6	0,19	0,30
	$n$	23	28	11	15
	$t$	0,001		0,02	
Борнхольмская	$\bar{x}$	33,6	48,1	0,70	0,76
	$\sigma$	15,7	11,0	0,19	0,17
	$n$	18	12	8	10
	$t$	0,01		не значимо	
Готландская	$\bar{x}$	34,8	51,2	0,75	0,79
	$\sigma$	12,7	10,8	0,44	0,41
	$n$	19	18	8	8
	$t$	0,001		не значимо	

Примечания:  $\bar{x}$  — среднее значение;  $\sigma$  — стандартное отклонение;  $n$  — число наблюдений;  $t$  — уровень значимости различий по  $t$ -тесту Стьюдента.

возрастание концентраций хлорофилла статистически значимо во всех исследованных районах, а первичной продукции — в юго-западной части моря.

Однако, строго говоря, относительно малая продолжительность наблюдений не позволяет с полной уверенностью считать выявленные изменения проявлением устойчивой многолетней тенденции, а не межгодовой цикличности.

#### 2.4.2. Микроорганизмы

В процессе эвтрофикации Балтийского моря микроорганизмы занимают одно из центральных мест. Осуществляя свои нормальные экосистемные функции редуцентов и утилизируя аллохтонное

органическое вещество, они, с одной стороны, переводят содержащиеся в нем азот и фосфор в минеральные формы, поступающие в распоряжение фитопланктона — первичного продуцента автотонного органического вещества. С другой стороны, попадая в пищу зоопланктону и зообентосу, микроорганизмы «укорачивают путь» аллохтонной органики до консументов, чем ускоряют и делают более эффективным ее непосредственное использование для повышения вторичной продуктивности. Кроме того, микроорганизмы ответственны за регенерацию биогенов в трофогенном слое, способствующую повышению летней продукции системы. И, наконец, именно жизнедеятельностью микроорганизмов, расходующих кислород на окисление как аллохтонного, так и автотонного органического вещества, определяется возрастание биохимического потребления кислорода, в условиях недостаточной аэрации приводящее к аноكсии. В анаэробных условиях большую роль играют специфические группы микроорганизмов, как осуществляющие денитрификацию нитратов и тем самым в известном смысле «противостоящие эвтрофикации» [271] (см. п. 2.3.2 и 2.6), так и восстанавливающие сульфаты до сероводорода.

Однако данные, необходимые для количественной характеристики роли микроорганизмов в указанных процессах и формируемых ими потоках вещества, практически отсутствуют, если не считать немногочисленных и в достаточной степени противоречивых оценок продукции бактерий и скоростей сульфатредукции [36].

Так, например, бактериальная продукция, рассчитанная в предположении постоянства скорости дыхания и коэффициента использования усвоенной пищи на рост по данным о численности бактерий на осевом разрезе Балтийского моря в июле 1979 г., для слоя 0—35 м изменялась от 0,4 до 2 г С/(м<sup>2</sup>·сут), почти вдвое превышала первичную продукцию в юго-западной и северной частях моря и была в несколько раз ниже ее в центральной части моря [45]. Непосредственные измерения радиоуглеродным методом в мае—июне 1984 г. показали, что продукция бактерий в слое 0—30 м изменялась в основном в пределах 0,1—0,4 г С/(м<sup>2</sup>·сут) и в среднем была в 2 раза ниже первичной продукции [83].

С точки зрения задач, возникающих при исследовании проблем эвтрофикации, ненамного лучше изучены и показатели пространственно-временного распределения микроорганизмов. Высокая степень его изменчивости, сравнительно небольшой объем имеющихся данных и отсутствие долговременных наблюдений не позволяют ставить задачу выявления долговременных тенденций. Наши данные (табл. 2.3) показывают лишь, что в течение последнего десятилетия летнее развитие микроорганизмов, характеризующееся преобладанием (60—90 %) проб, в которых число клеток превышало 10<sup>6</sup> кл./мл, достигало уровня эвтрофных водоемов.

УДК 582.26:551.46(261.24)+546.3

М.Я.Балоце

Институт биологии АН ЛатвССР, Саласпилс

### АДАПТАЦИЯ МОРСКИХ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ К ВОЗДЕЙСТВИЮ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ

Вопрос об адаптации гидробионтов к токсическим веществам имеет теоретическую и практическую значимость, поскольку оценка адаптационного потенциала водных организмов позволяет предсказать их устойчивость при изменении условий обитания и является важным фактором при определении предельно допустимых концентраций данного токсиканта. Однако сведения о механизмах, путях и возможностях приспособления гидробионтов к токсическим веществам до настоящего времени весьма противоречивы и в основном касаются токсикологии рыб.

Целью нашей работы являлось изучение адаптационного потенциала морского фитопланктона, основного продуцента органического вещества в Мировом океане.

#### Материал и методика исследований

Для установления возможных адаптивных реакций планктонных водорослей Балтийского моря к изменению микрокомпонентного состава морской среды нами были проведены токсикологические эксперименты с альгологически чистыми культурами массово распространенных водорослей фитопланктона Балтийского моря в присутствии меди. Объектами исследования служили культуры диатомовых водорослей *Coscinodiscus granii*, *Thalassiosira baltica* и *Chaetoceros wighamii* - типичные представители весеннего и осеннего фитопланктона Балтики. Водоросли были изолированы в альгологически чистые культуры из природ-

ных сообществ фитопланктона Рижского залива. Для выделения монокультур и поддержания их жизнеспособности использованы методические приемы и рекомендации Л.А.Ланской, В.Г.Хоботьева и В.И.Капкова /5, 6/. Для культивирования водорослей применена среда Голдберга в модификации Ю.Г.Касановой /4/, приготовленная на базе неоднократно пастеризованной морской воды соленостью 5-7‰. Условия культивирования водорослей и постановка экспериментов отражены в статье М.Я.Балоде /2/.

Медь в экспериментальные системы вносили в виде  $CuSO_4 \times 5H_2O$ . Процесс предварительной адаптации проходил в присутствии пороговых концентраций меди. Через каждые 2-3 дня проводили пересев водорослей в среду с соответствующей концентрацией токсиканта. После 20-дневного нахождения водорослей в присутствии пороговой концентрации меди их пересеивали в среду с высокотоксичной концентрацией меди, соответствующей эффективной медианной концентрации меди ( $EC_{50}$ ), определенной по критерию понижения прироста клеток. Критерием внешнего проявления адаптации считали появление или заметное ускорение роста водорослей в условиях, ранее вызывавших ингибирование роста культуры.

### Результаты и их обсуждение

По результатам наших предварительных исследований, пороговые концентрации меди, судя по критерию относительной интенсивности роста и фотосинтеза семи доминирующих видов фитопланктона Балтийского моря (*Coscinodiscus granii*, *Gonyaulax catenata*, *Diatoma elongatum*, *Thalassiosira baltica*, *T. nana*, *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros wighamii*), находятся в диапазоне от 15 до 100 мкг/л<sup>-1</sup> /1/. При концентрации 25-100 мкг/л<sup>-1</sup> отмечено увеличение токсического эффекта до полного прекращения жизнедеятельности клеток всех исследуемых видов водорослей /1/. С помощью пробит-анализа нами получены сопоставимые данные об устойчивости доминирующих видов фитопланктона Балтийского моря в присутствии меди. Результаты исследования свидетельствуют о значительных различиях в токсикорезистентности водорослей по отношению к меди.

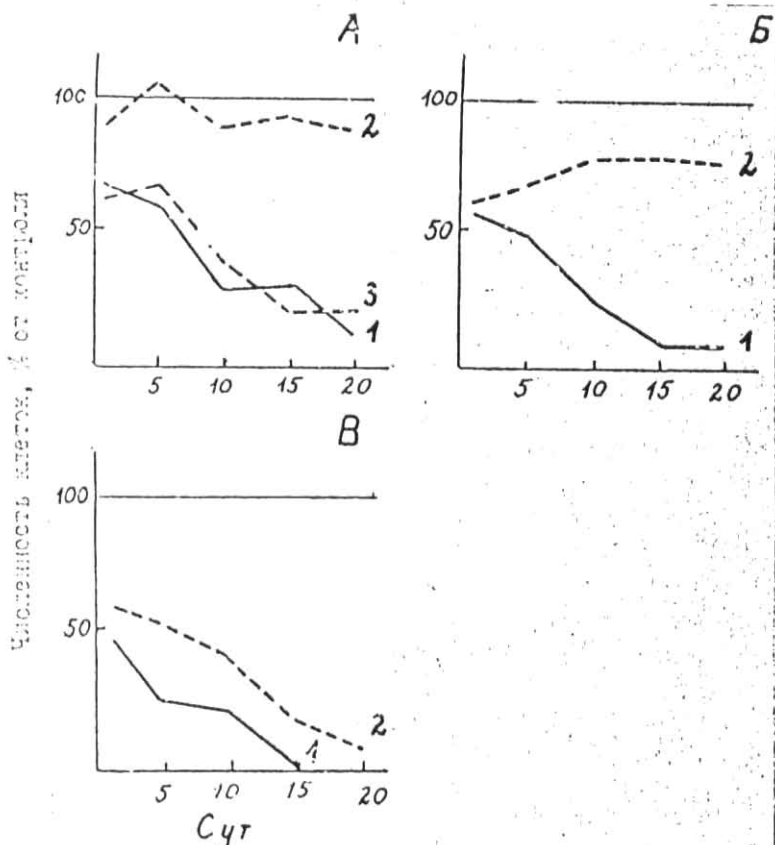


Рис. 1. Изменение общей численности клеток культур одноклеточных водорослей Балтийского моря под воздействием меди после предварительной адаптации водорослей. А - *Sovcinodiscus granii*, 1 - 100 мкг/л<sup>-1</sup>, 2 - 100 мкг/л<sup>-1</sup> после пересева из 50 мкг/л<sup>-1</sup>, 3 - 100 мкг/л<sup>-1</sup> после пересева из 75 мкг/л<sup>-1</sup>. Б - *Thalassiosira baltica*, 1 - 75 мкг/л<sup>-1</sup>, 2 - 75 мкг/л<sup>-1</sup> после пересева из 25 мкг/л<sup>-1</sup>. В - *Chaetoceros wighamii*, 1 - 25 мкг/л<sup>-1</sup>, 2 - 25 мкг/л<sup>-1</sup> после пересева из 16 мкг/л<sup>-1</sup>.

Так, после суточной экспозиции  $EC_{50}$  колеблется от 20 до 1200 мкг/л<sup>-1</sup>. Это обусловило выбор тест-объектов при постановке опытов по исследованию адаптационных способностей водорослей - подопытные культуры *Chaetoceros wighamii*, *Thalassiosira baltica*.

*Siosira baltica* и *Coscinodiscus granii* обладают различной степенью токсикорезистентности по отношению к меди.

По сравнению с другими металлами медь является токсикантом с относительно узким диапазоном токсического действия, что, по мнению Л.Д. Гапочки /3/, является основной причиной низкого адаптационного потенциала водорослей в присутствии меди. Результаты оценки адаптационных возможностей исследуемых видов водорослей представлены на рис. 1. Из рисунка следует, что после 20-дневного хронического стравления водорослей медью в порговых концентрациях (15–50 мг/л<sup>-1</sup>) у всех подопытных видов водорослей отмечена повышенная устойчивость к высокотоксичным ( $\geq EC_{50}$ ) концентрациям меди. Более выраженным адаптационным потенциалом обладает диатомовая водоросль *Coscinodiscus granii* (см. рис. 1). Адаптированная культура данной водоросли способна в присутствии 100 мг/л меди сохранить интенсивность роста на уровне контроля в течение всего эксперимента (20 дней), в то время как неадаптированная культура характеризуется значительным снижением численности клеток по отношению к контролю – от 70% (в первые дни опыта) до 10% (в конце эксперимента). Повышение устойчивости к  $EC_{50}$  меди выявлены также у *Thalassiosira baltica* и *Chaetoceros wighamii*, но по сравнению с *Coscinodiscus granii* эффект адаптации менее выражен (см. рис. 1).

Полученные результаты показали, что более успешно адаптация может проходить в присутствии порговых концентраций меди, в то время как после предварительной адаптации к высокой тестирующей концентрации токсиканта (75 мг/л<sup>-1</sup>) эффект адаптации может отсутствовать (см. рис. 1).

Варьируя время контакта водорослей с токсикантом, на примере *Coscinodiscus granii* мы попытались установить время, необходимое для проявления первых признаков адаптации (рис. 2). Согласно результатам исследований, приспособление водорослей к высокотоксичным концентрациям меди завершается в срок не менее 10 сут, однако более наглядный эффект адаптации отмечен лишь после 20-суточного пребывания водорос-

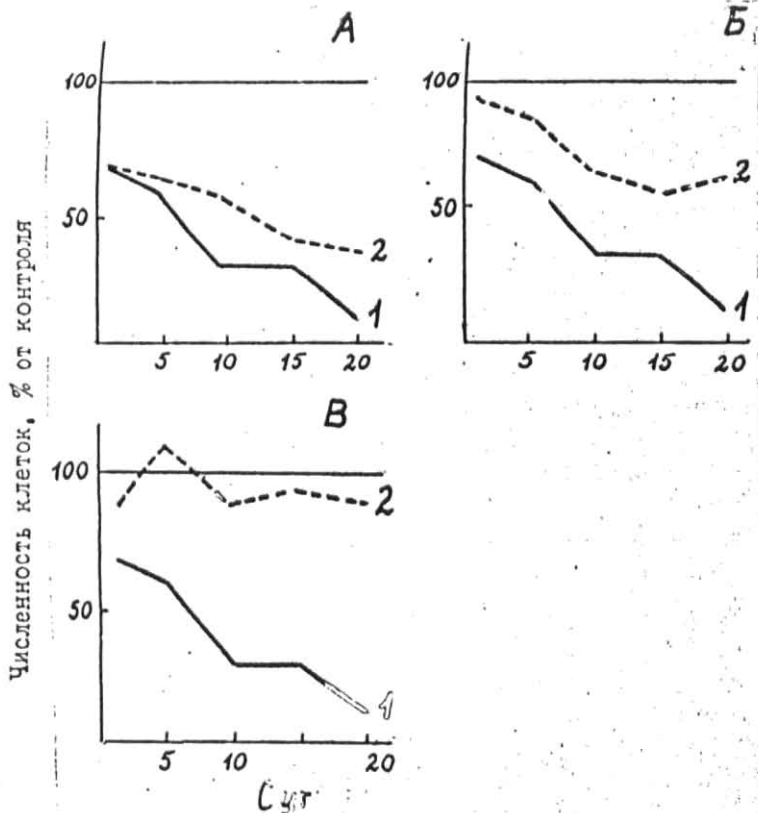


Рис. 2. "Эффект адаптации" в зависимости от времени предварительного пребывания *Scolecoidiscus granii* в среде с концентрацией меди  $50 \text{ мкг/л}^{-1}$ . А - продолжительность адаптации 5 сут, Б - продолжительность адаптации 10 сут, В - продолжительность адаптации 20 сут, 1 -  $100 \text{ мкг/л}^{-1}$ , 2 -  $100 \text{ мкг/л}^{-1}$  после пересева из среды с концентрацией меди  $50 \text{ мкг/л}^{-1}$ .

лей в среде с пороговыми концентрациями металла, после которого относительная численность клеток подопытной культуры достигает контроля (см. рис. 2). После 5-суточного пребывания *Scolecoidiscus granii* в среде с пороговой концентрацией меди выраженных изменений устойчивости водорослей по отношению к высокотоксичным концентрациям металла не отмечено.

Одноклеточные водоросли имеют короткий жизненный цикл (от нескольких часов до нескольких суток). По нашему мнению, в основе их приспособления ко всякого рода вредным воздействиям лежит генотипичная адаптация, которая осуществляется за счет изменений генофонда и передается по наследству. Для выявления роли генотипичной адаптации в приобретении устойчивости планктонных водорослей нами были поставлены опыты с высокотоксичной концентрацией меди на 10 клоновых культурах *Scolecodiscus granii* после их предварительной адаптации в среде с концентрацией меди 50 мкг/л<sup>-1</sup>. Полученные результаты показали, что более или менее выраженными адаптационными способностями обладают все подопытные культуры. Более устойчивые клоны сохраняют свой адаптационный потенциал в течение ряда поколений. На основе полученных данных можно сделать вывод, что адаптационные способности передаются по наследству и носят генетический характер.

#### С п и с о к л и т е р а т у р ы

1. Б а л о д е М.Я. Влияние изменений микрокомпонентного состава морской среды на развитие монокультур одноклеточных водорослей Рижского залива // Экспериментальная водная токсикология. - Рига, 1981. - Вып. 7. - С. 142-157.
2. Б а л о д е М.Я. Методический подход к изучению токсикорезистентности планктонных водорослей Балтийского моря при воздействии тяжелых металлов // Разработка и внедрение на комплексных фоновых станциях методов биологического мониторинга. - Рига, 1983. - Т. 2. - С. 136-138.
3. Г а п о ч к а Л.Д. Об адаптации водорослей к токсическому воздействию // Экспериментальная водная токсикология. - Рига, 1986. - Вып. II. - С. 124-128.
4. К а б а н о в а Ю.Г. Органический фосфор как источник питания фитопланктона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - М., 1958. - 32 с.
5. Л а н с к а я Л.А. Культивирование водорослей // Экологическая физиология морских планктонных водорослей. -

Киев, 1971. - С. 5-21.

6. Хоботьев В.Г., Капков В.И. Культивирование зеленых водорослей и использование их в токсикологических экспериментах // Методики биологических исследований по водной токсикологии. - М., 1971. - С. 219-231.

УДК 591.148.1:577.472(26)

П.В.Евстигнеев

Институт биологии южных морей АН УССР,  
Севастополь

### ВЛИЯНИЕ РЯДА ТОКСИЧЕСКИХ СОЕДИНЕНИЙ НА БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИЮ МОРСКИХ КОПЕПОД

Изучению критериев резистентности гидробионтов к токсическим компонентам среды различного происхождения посвящено большое количество работ. В них даются сравнительные оценки основных жизненных функций — размножения, плодовитости, дыхания и др. в норме и при патологии [5, 6, 7, 9, 10, 20—22 и др.]. Непосредственное осуществление тех или иных токсикологических тестов на основе получения и анализа отклика упомянутых жизненных отправлений нуждается в достаточно длительном периоде наблюдения, что не всегда возможно.

В последнее время успешно используются косвенные характеристики реакции организма на различные виды антропогенного воздействия, к которым можно отнести биофизические тесты. Одним из них может быть биолюминесцентная реакция организмов, являющаяся в определенной мере "агломератом", объединяющим биологию объекта с биохимией и физикой процесса эмиссии света. Преимущество использования этого критерия заключается в экспрессивности получения информации о состоянии объекта. Такие работы уже ведутся в области биолюминесценции бактерий [4, 8].

Биолюминесценция копепоид относится к одному из широко распространенных явлений, определяющих свечение моря. Если в отношении основных функциональных характеристик копепоид имеются определенные представления о действии на них токсических веществ, чаще попадающих в океан [12], то реакция

СЕРИЯ  
„БИОЛОГИЯ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ“

Редакционная коллегия  
серии:

Г. П. Андрушайтис (отв. редактор),  
Р. Ю. Лагановска, С. О. АLINE

АКАДЕМИЯ НАУК ЛАТВИЙСКОЙ ССР  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

ПЛАНКТОН БАЛТИЙСКОГО МОРЯ



РИГА „ЗИНАТНЕ" 1990

14. Т е п л и с к а я Н.Г., Б о н д а р е н к о Н.С.  
Бактериальная продукция в приповерхностных слоях воды западной части Черного моря // Гидробиол. журн. - 1985. - Т. 21, № 3. - С. 46-50.
15. Ц ы б а н ь А.В. О приборе для сбора микробиологических проб в приповерхностном микрогоризонте моря // Гидробиол. журн. - 1967. - Т. 3, № 2. - С. 84-86.
16. Ц ы б а н ь А.В. Бактериоценоз и бактериопланктон шельфовой области Черного моря. - Киев, 1970. - 274 с.
17. Ц ы б а н ь А.В., П а н о в Г.В., Д а к ш П.В., Ю р к о в с к а я В.А. Бактериальное население открытых вод Балтийского моря // Исследования экосистемы Балтийского моря. - Л., 1981. Вып. I. - С. 41-60.
18. Ц ы б а н ь А.В., П а н о в Г.В., М и р о ш н и ч е н к о Н.М., Ю р к о в с к а я В.А. Состояние микробных процессов в открытой части Балтийского моря в зимний период года // Исследование экосистемы Балтийского моря. - Л., 1985. - Вып. 2. - С. 20-37.
19. Ц ы б а н ь А.В., П ф е й ф е р е М.Ю., П а н о в Г.В., Б а р и н о в а С.П. Эколого-физиологическая характеристика бактериального населения пелагиали Балтийского моря // Исследование экосистемы Балтийского моря. - Л., 1985. - Вып. 2. - С. 129-143.

УДК 582.26+577.462(26)

М.Я.Балоде

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ  
ПЛАНКТОННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ОТКРЫТОЙ ЧАСТИ  
БАЛТИЙСКОГО МОРЯ И ФИНСКОГО ЗАЛИВА  
В СЕНТЯБРЕ-ОКТАБРЕ 1980 г.

В связи с неоднородностью гидрометеорологических и биогенных условий в Балтийском море сроки перехода сезонных сукцессий фитопланктона на последующих стадиях в различных районах моря не одинаковы /4, 6/. Работы, посвященные изучению сезонной динамики фитопланктона Балтийского моря, до настоящего времени выполнены в основном в прибрежных районах Балтики и заливах. Данные о сезонной динамике сукцессии фитопланктонного сообщества открытой части моря весьма ограничены. Картина последовательных сезонных изменений фитопланктона Балтийского моря более подробно отражена в работах ряда авторов /4-7, 9, 11, 14, 15/. Большинство исследований фитоценозов Балтийского моря посвящено изучению отдельных биологических сезонов /2, 3, 8, 12, 13, 16, 17 и др./, однако эти работы являются ценным материалом для получения полного представления о сезонной динамике фитопланктона открытой части Балтийского моря.

В настоящей статье изложены результаты исследования формирования, структурных особенностей и пространственного распределения фитопланктона открытой части Балтийского моря и Финского залива в сентябре-октябре 1980 г.

Материал и методика исследования

Исследования проводили с 25.IX по 26.X.1980 г. на НИС "Аю-Даг". Район исследования охватывал открытую часть Балтийского моря (осевой разрез) и Финский залив (рис.1). Пробы воды для фитопланктонного анализа отбирали

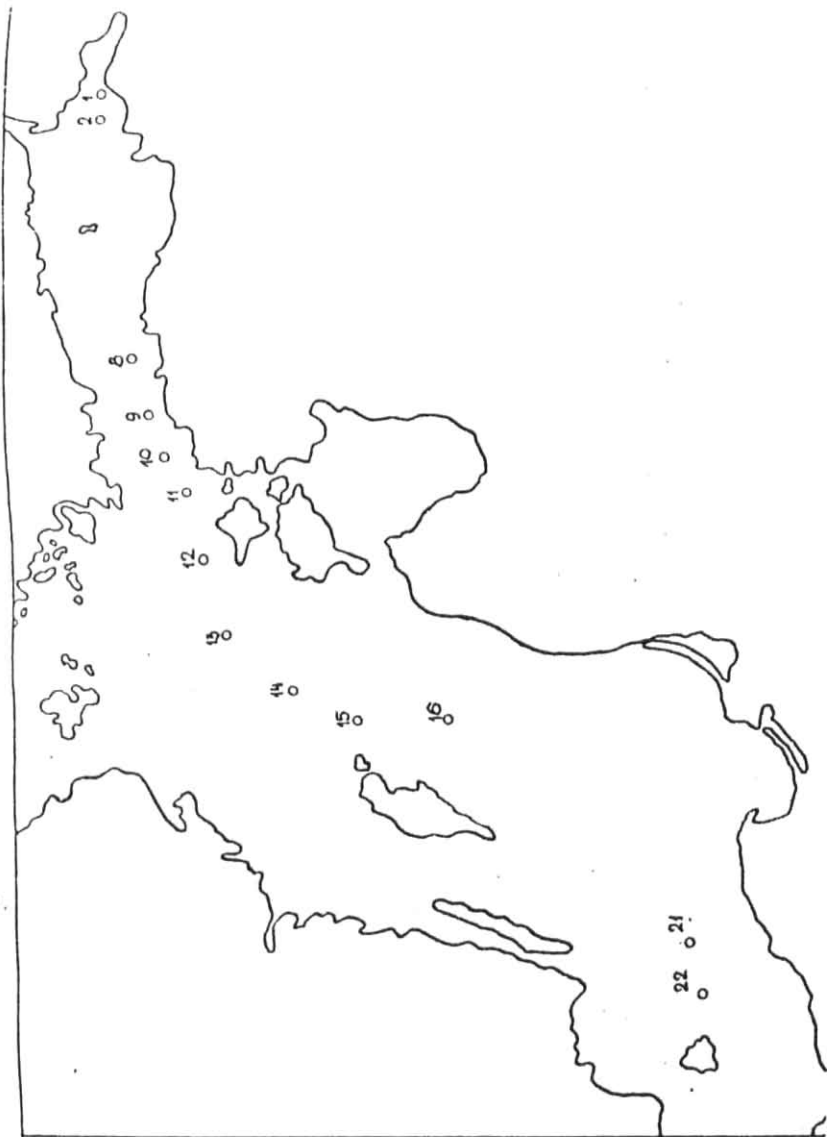


Рис. 1. Схема расположения станций в Балтийском море (сентябрь-октябрь 1980 г.).

на 13 станциях. Был подробно изучен трофогенный слой воды. Нижнюю границу фотического слоя воды определяли по диску Секки. Пробы отбирали также в придонном слое воды. Учет фитопланктона проводили в фиксированных (40%-ным формалином) и концентрированных (фильтрационным методом) пробах. При фильтрации применяли мембранные фильтры "Синпор-2" с диаметром пор 2,5 мкм. Объем фильтруемой воды составлял 1,0 л. Общее количество клеток планктонных водорослей определяли методом прямого подсчета. Биомассу фитопланктона вычисляли по объему клеток, исходя из сходства их форм с определенными геометрическими фигурами /10/.

### Результаты и их обсуждение

Исследования, выполненные осенью 1980 г., позволили установить неоднородность в распределении фитопланктона по акватории Балтийского моря. Сравнительно высокие показатели количественного состава фитопланктона отмечены на станциях с явно выраженным аспектом летнего фитопланктона (отбор проб проводили с 25 по 29 сентября), расположенных в западной части Финского залива (ст. 8-10), в северной части открытой Балтики (ст. 11-14) и в восточной части северного Готланда (ст. 15). Численность клеток фитопланктона в поверхностном горизонте воды (0,5 м) указанных районов колебалась от 121,6 до 658,8 млн.кл/м<sup>3</sup> (табл. 1), в среднем составляя 375 млн.кл/м<sup>3</sup>. В данных районах отмечены также относительно высокие показатели фитопланктонной биомассы (табл. 2), составляющие в поверхностном слое воды до 106,1 мг/м<sup>3</sup> (ст. 12). Относительной бедностью фитопланктона характеризуются южная часть открытой Балтики (ст. 21 и 22) и восточная часть Финского залива (ст. 1 и 2) с выраженным аспектом осеннего фитопланктона (отбор проб проводили с 10 по 26 октября), где численность планктонных водорослей в 0,5-м горизонте воды составляет от 6,8 (ст. 22) до 71,8 (ст. 2) млн.кл/л, биомасса не превышает 23,6 мг/м<sup>3</sup> (ст. 1). Отме-

Т а б л и ц а I

Численность фитопланктона\* в Балтийском море и Финском заливе  
в сентябре-октябре 1960 г.

Дата	Станция	Гори- зонг, м	Суано- рпуга	Ругго- рпуга	Bacilla- riopуга	Chloro- phyta	Cyano- phyta	Общее кол-во клеток млн. экв. кл./м <sup>3</sup> экв.
I	2	3	4	5	6	7	8	9
25.IX	8	0	95,0	2,0	2,5	0,5	0	158,4
		5	96,5	0,7	2,5	0,3	0	277,0
		20	79,7	4,7	15,6	0	0	12,8
		90	0	0	0	0	0	0
	9	0	99,7	0,2	0,1	0	0	658,8
		5	99,1	0,7	0,2	0	0	85,8
26.IX	10	25	93,8	1,8	0	5,0	0	32,0
		70	0	75,0	25,0	0	0	0,8
		0	98,4	0,4	0,7	0,5	0	349,0
		5	99,4	0,5	0,1	0	0	271,2
		20	93,8	3,1	3,1	0	0	13,0
27.IX	II	70	0	0	0	0	0	0
		0	99,7	0,2	0,1	0	0	394,2
		5	98,4	1,0	0,5	0	0	153,4
		27	84,3	6,0	2,5	7,2	0	16,6
		80	0	100,0	0	0	0	0,2

Продолжение таблицы I

I	2	3	4	5	6	7	8	9	
27.IX	12	0	98,6	0,7	0,5	0,1	0,1	316,4	
		5	99,0	0,5	0,5	0	0	42,0	
		30	92,0	2,0	6,0	0	0	10,0	
		90	0	0	100,0	0	0	0,6	
28.IX	13	0	98,7	0,5	0,3	0	2,5	121,6	
		5	99,0	0,5	0,2	0,2	0,2	328,6	
		20	86,3	0,8	4,0	8,9	0	49,6	
		100	0	0	0	0	0	0	
		150	0	0	0	0	0	0	
		14	0	98,4	0,9	0,7	0	0	158,6
			5	99,5	0,4	0,1	0	0	287,0
20	98,3		0,5	0,7	0,5	0	81,4		
100	100,0		0	0	0	0	1,6		
29.IX	15	0	99,9	0,1	0	0	0	182,4	
		5	99,2	0,7	0,1	0,1	0	268,2	
		20	97,5	0,4	0,4	0,6	1,1	143,2	
		30	97,6	0,6	0,6	0	1,2	33,2	
		100	0	0	0	0	0	0	
		150	0	0	0	0	0	0	
		16	0	98,9	0,6	0,5	0	0	35,0
5	98,9		0,3	1,8	0,9	0	65,0		

И

ИВ

I	2	3	4	5	6	7	8	9
29.IX	16	20	95,9	1,3	0,5	2,3	0	73,2
		30	0	100,0	0	0	0	0,2
		50	0	50,0	50,0	0	0	0,4
		190	0	0	0	0	0	0
10.X	22	0	67,3	0	8,8	17,6	0	6,8
		5	0	0	100,0	0	0	0,2
		30	87,5	0	7,5	0	5,0	8,0
		40	0	0	100,0	0	0	0,2
		80	0	0	0	0	0	0
11.X	21	0	95,9	1,4	2,7	0	0	29,2
		5	95,1	0	4,9	0	0	16,2
		30	0	100,0	0	0	0	4,8
		40	0	100,0	0	0	0	0,2
		60	0	0	100,0	0	0	0,2
26.X	1	0	80,0	0	16,7	3,3	0	12,0
		5	90,1	0	5,9	3,9	0	45,1
		25	10,0	0	70,0	20,0	0	8,0
	2	0	88,6	0,3	2,8	8,3	0	71,8
		5	82,3	1,6	3,2	12,9	0	12,4
		35	0	5,3	73,7	21,0	0	3,8

\* Для синезеленых и зеленых водорослей в качестве единиц измерения использованы клетки.

\*\* Приведено количество (%) по отношению к общей численности фитопланктона.

Т а б л и ц а 2

Биомасса фитопланктона<sup>ж</sup> в Балтийском море и Финском заливе в сентябре-октябре 1980 г.

Дата	Стан- ция	Гори- зонт, м	Cyano- phyta	Pyrro- phyta	Bacilla- riophyta	Chloro- phyta	Chryso- phyta	Общая био- масса, мг/м <sup>3</sup>
1	2	3	4	5	6	7	8	9
25.IX	8	0	17,1	65,7	15,9	1,3	0	69,4
		5	14,8	20,9	64,1	0,1	0	146,7
		20	1,8	75,8	22,4	0	0	38,9
		90	0	0	0	0	0	0
	9	0	75,4	24,3	0,2	0	0	96,1
		5	25,1	46,9	28,0	0	0	23,9
		25	19,4	75,9	0	4,6	0	10,8
		70	0	98,5	1,4	0	0	71,4
26.IX	10	0	36,0	42,2	21,2	0,6	0	82,5
		5	39,3	47,2	13,5	0	0	49,6
		20	6,1	41,5	52,4	0	0	14,7
		70	0	0	0	0	0	0
27.IX	II	0	71,5	11,6	16,9	0	0	78,5
		5	31,7	67,5	0	0,8	0	36,0
		27	3,1	71,2	24,5	1,2	0	31,9
		80	0	100,0	0	0	0	3,0

I	2	3	4	5	6	7	8	9
27.IX	I2	0	31,3	38,5	25,1	4,8	0,3	106,1
		5	58,2	30,6	11,2	0	0	9,8
		30	4,8	24,0	71,2	0	0	12,5
		90	0	0	100,0	0	0	0,4
28.IX	I3	0	18,2	63,9	16,9	0	1,0	46,2
		5	30,2	41,3	26,7	1,2	0,6	74,9
		20	13,2	26,9	48,5	11,4	0	22,7
		100	0	0	0	0	0	0
	150	0	0	0	0	0	0	
	I4	0	20,9	48,9	30,1	0	0	52,1
		5	25,7	73,0	1,3	0	0	81,0
20		31,2	48,2	20,0	0,6	0	17,0	
29.IX	I5	100	100,0	0	0	0	0	0,1
		0	83,2	16,8	0	0	0	17,9
		5	23,4	62,4	8,0	6,1	0	83,3
		20	31,1	53,8	12,2	0,4	2,4	54,8
		30	34,3	44,8	16,4	0	4,5	6,7
		100	0	0	0	0	0	0
150	0	0	0	0	0	0		

I	2	3	4	5	6	7	8	9
29.IX	16	0	19,8	24,8	55,4	0	0	12,1
		5	10,6	7,2	69,6	12,5	0	41,5
		20	6,9	68,6	17,3	7,3	0	77,1
		30	0	100,0	0	0	0	3,0
		50	0	73,2	26,8	0	0	4,1
10.X	22	190	0	0	0	0	0	0
		0	3,4	0	78,2	14,9	3,4	8,7
		5	0	0	100,0	0	0	6,7
		30	2,4	0	96,2	0	1,4	20,8
		40	0	0	100,0	0	0	1,1
11.X	21	80	0	0	0	0	0	0
		0	10,9	44,6	44,5	0	0	18,4
		5	31,7	0	68,3	0	0	6,3
		30	0	100,0	0	0	0	72,8
		40	0	100,0	0	0	0	3,0
26.X	1	60	0	0	100,0	0	0	1,1
		0	7,6	0	91,9	0,4	0	23,6
		5	26,9	0	69,2	3,9	0	13,0
		25	0,4	0	97,6	2,0	0	25,5
		2	0	19,2	13,1	53,7	14,0	0
		5	4,0	17,1	76,0	2,9	0	17,5
		35	0	14,3	84,3	1,4	0	21,0

ченные тенденции распределения планктонных водорослей по акватории Балтийского моря иллюстрируют также данные среднезвешенной численности и биомассы фитопланктона в слое 0-20 м (табл. 3). Среднезвешенная численность в районах повышенной продуктивности (ст. 8-15) составляет 64,3-210,6 млн.кл/м<sup>3</sup>, биомасса - 51,7-96,6 мг/м<sup>3</sup>, в то время как в южной части Балтики (ст. 21 и 22) и восточной части залива (ст. 1 и 2) среднезвешенная численность и биомасса колеблется в пределах 3,9-27,0 млн.кл/м<sup>3</sup> и 12,3-32,8 мг/м<sup>3</sup> соответственно (табл. 3). Однако в связи с пространственной последовательностью фенологических явлений /9/, при смене летней ассоциации фитопланктона осенью, во время экспедиции не удалось установить четко выраженной тенденции изменения количественных показателей развития фитопланктона в северо-южном направлении. Сопоставимость количественных показателей фитопланктона в северо-южном направлении осложняет их определение в течение сравнительно большого интервала времени (25.IX-26.X.1980 г.), когда происходила смена доминирующих видов водорослей. Высокую численность клеток в летней ассоциации фитопланктона Балтийского моря определяло интенсивное развитие мелкой по объему синезеленой водоросли *Aphanizomenon flos-aquae*, на долю которой в поверхностном слое воды (0-5 м) приходится более 70% общего количества клеток.

Таксономический состав фитопланктона Балтийского моря осенью 1980 г. представлен видами двух основных эколого-географических комплексов: морским, умеренно тепловодным (бореального происхождения) и солоноватоводным, умеренно тепловодным (пресноводного происхождения). В конце сентября - начале октября в фитопланктоне отмечена доминирующая роль видов эвригалинно солоноватоводного комплекса, представленных в основном синезелеными водорослями *Aphanizomenon flos-aquae* и *Nodularia spumigena*. По литературным данным, интенсивное развитие пресноводно-солоноватоводного комплекса за счет синезеленых водорослей наиболее часто отмечено в

Т а б л и ц а 3

Средневзвешенная численность и биомасса фитопланктона в слое 0-20 м Балтийского моря осенью 1980 г.

Дата	Станция	Координаты		Численность фитопланкто- на, млн. кл/м <sup>3</sup>	Биомасса фитопланк- тона, мг/м <sup>3</sup>
		С.ш.	В.д.		
25.IX	8	59°43'	25°01'	163,1	96,6
25.IX	9	59°36'	24°21'	137,3	28,6
26.IX	10	59°30'	23°44'	184,1	40,6
27.IX	11	59°26'	23°09'	132,2	39,8
27.IX	12	59°14'	22°11'	64,3	20,2
28.IX	13	59°01'	21°05'	198,1	51,7
28.IX	14	58°27'	20°20'	193,8	53,4
29.IX	15	57°00'	19°54'	210,6	64,3
29.IX	16	57°22'	19°57'	66,2	51,2
10.X	22	55°10'	15°57'	3,9	12,3
11.X	21	55°15'	16°40'	13,6	32,8
26.X	1	60°04'	29°08'	27,0	19,3
26.X	2	60°05'	28°43'	16,6	19,5

открытой части моря, что нередко вызывало летнее "цветение" воды /5, 7, 8/. "Цветение" воды Балтийского моря впервые отмечено в 1879 г. первыми исследователями этого водоема /8/. "Цветение" воды оказывает влияние не только на биологию водоема, но также и на гидрологию, изменяя прозрачность воды, газовый и солевой режимы моря /8/. Бурное развитие синезеленых водорослей, их доминирование в составе фитопланктона при очень ограниченном видовом разнообразии является важным показателем антропогенного эвтрофирования /1/. Протяженность зоны "цветения", по мнению И.И.Николаева /8/, лимитируется определенной солёностью воды - от 4,5 до 7,5‰. Одним из необходимых условий массо-

вого развития синезеленых водорослей в Балтийском море является достаточно высокая температура воды — не ниже 14–15°C /8/. Во время наших исследований интенсивное развитие синезеленых водорослей в поверхностном слое воды от 17,1 до 83,2% от общей биомассы фитопланктона (см. табл. 2) наблюдалось при температуре 13,0–13,8°C (25–29 сентября) и солёности 5,5–7,7‰. Удельный вес основного представителя пресноводно-солончатого комплекса (*Aphanizomenon flos-aquae*) колебался в пределах 66,5 – 98,9% от общей численности фитопланктона в открытой части Балтийского моря и соответственно от 38,3 до 82,0% — в Финском заливе. Наименьшие количества данной водоросли отмечены в восточной части залива, подтверждая лимитирующую роль солёности воды в развитии солонатоводной разновидности *Aphanizomenon flos-aquae* в определенных зонах моря с солёностью воды ниже 3‰ /8/.

В октябре (10–26X) наблюдается смена летнего фитопланктона осенним. Снижается роль синезеленых водорослей, которые в данный период составляют лишь 1,4–19,2% от общей биомассы фитопланктона. Понижение температуры воды до 11,2°C способствует появлению видов морского, умеренно тепловодного комплекса, представленных в основном диатомовыми водорослями (44,5–91,9% от общей биомассы фитопланктона), отличающимися требовательностью к количественному и качественному составу биогенных элементов /7/. Доминирующими видами осеннего фитопланктона являются *Chaetoceros danicus*, *Ch. wighamii*, *Thalassiosira baltica*, *Thalassiosira nana*, *Coccolodiscus granii*. По сравнению с весенним и летним осенний фитопланктон Балтийского моря не является ярко выраженным в смысле преобладания специфических для данного водоёма видов /9/.

В поверхностных, более опресненных слоях Финского залива наряду с морскими и солонатоводными видами установлено присутствие некоторых видов пресноводной флоры — *Roicosphaenia curvata*, *Melosira varians*, *Scenedesmus*

*quadricauda*. Удельный вес пресноводных водорослей снижается по направлению от восточного региона залива к западному. Всего за период исследования открытой части Балтийского моря и Финского залива определено 40 таксонов водорослей, относящихся к 5 систематическим отделам фитопланктона. Наибольшая численность видов установлена в группе диатомовых водорослей – 42% от общего числа таксонов. Отделы Cyanophyta, Pyrogophyta, Chlorophyta и Chrysophyta отличаются меньшим разнообразием видов, составляющих соответственно 25, 15, 15 и 3%. В горизонтальном распределении водорослей большей разнообразностью видов характеризуется фитопланктон Финского залива и северной части Балтийского моря. Относительной бедностью выделяется материал, полученный в южной части открытой Балтики, фитопланктонное сообщество которого представлено лишь отдельными видами.

Вертикальное распределение планктонных водорослей в Балтийском море характеризуется уменьшением численности организмов с нарастанием глубины. Основная масса фитопланктона сконцентрирована в слое 0–20 м (см. табл. 1). Максимальные величины численности водорослей отмечены в верхнем слое воды (0–5 м). Резкое снижение количественных показателей фитопланктона отмечено ниже слоя температурного скачка. Приуроченность планктонных водорослей к верхним слоям воды определяется их участием в процессе фотосинтеза. Ухудшение световых и температурных условий (ниже термоклина) вызывает заметное снижение плотности фитопланктона в горизонтах, расположенных ниже фотического слоя воды.

#### С п и с о к л и т е р а т у р ы

1. А б а к у м о в В.А. Прокариоты и облигатно агамные простейшие как индикаторы состояния природной среды и особенности их популяций // Проблемы экологического мониторинга моделирования экосистем. – Л., 1980. – Т. 3. – С. 21–50.

2. Г у п а л о Е.Ю. Характерные особенности летнего фитопланктона Балтийского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - М., 1987. - 22 с.
3. З е р н о в а В.В. Фитопланктон Балтийского моря осенью 1973 г. // Донная флора и продукция краевых морей СССР. - М., 1980. - С. 84-97.
4. З е р н о в а В.В. Сезонные изменения фитопланктона Балтийского моря // Осадкообразование в Балтийском море. - М., 1981. - С. 64-73.
5. К а л в е к а Б.Я. О сезонных циклах развития фитопланктона в открытой части Балтики и Рижском заливе в 1976 г. // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. - Рига, 1980. - Вып. 15. - С. 36-45.
6. К о с т р и ч к и н а Е.М., Ю р к о в с к и й А.К., К а л в е к а Б.А. О связях сезонных циклов фито- и зоопланктона в Балтийском море // *Fischerei-Forschung, Wissenschaftliche Schriftenreihe.* — 1984. - Т. 22, № 3. - С. 94-99.
7. Н и к о л а е в И.И. Основные эколого-географические комплексы фитопланктона Балтийского моря и их распределение // Готан. журн. - 1950. - Т. 35. - С. 602-611.
8. Н и к о л а е в И.И. О "цветении воды" в Балтийском море // Тр. ВНИРО. - 1953. - Т. 26. - С. 210-220.
9. Н и к о л а е в И.И. Биологические сезоны Балтики // Тр. Латв. отд. ВНИРО. - 1957. - Вып. 2. - С. 115-140.
10. Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений. - Л., 1980. - 191 с.
11. С а в ч у к О.П., Б а л о д е М.Я. Биотические компоненты экосистемы. Фитопланктон. - Проект "Балтика": Проблемы исследования и математического моделирования экосистемы Балтийского моря // Экосистема и ее компоненты. - Л., 1983. - Вып. 1. - С. 142-152.
12. С у х а н о в а И.Н. Фитопланктон Балтийского моря в зимний период 1978 г. // Исследование экосистемы Балтийского моря. - Л., 1985. - Вып. 2. - С. 42-48.

13. Суханова И.Н., Вентцель М.В., Гуна-  
ло Е.Ю. Фитопланктон Балтийского моря. - Л., 1985.  
- Вып. 2. - С. 176-187.
14. Edler L. Phytoplankton succession in the Baltic  
Sea // Acta Bot. fennica. - 1979. - N 110. -  
S. 27-39.
15. Kell V. Das Phytoplankton der Ostsee // Geodätische  
Geophysikalische Veröffentlichungen. - 1981. - R. 4,  
H. 33. - S. 3-26.
16. Niemi A. Blue-green algal blooms and N : P ratio in  
the Baltic Sea // Acta Bot. Fennica. - 1979. -  
N 110, - S. 57-61.
17. Schulz S., Breuel G., Irmisch A.  
et al. Ergebnisse ökologischer Untersuchungen an  
eingeschlossenen Planktongemeinschaften der Arkonasee  
im Frühjahr 1981 // Geodätische geophysikalische  
Veröffentlichungen. - 1985. - R. 4, H. 41. - 66 S.

СЕРИЯ  
„БИОЛОГИЯ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ“

Редакционная коллегия  
сери:

Г. П. Андрушайтис (отв. редактор),  
Р. Ю. Лагановска, С. О. Апине

АКАДЕМИЯ НАУК ЛАТВИЙСКОЙ ССР  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

ПЛАНКТОН БАЛТИЙСКОГО МОРЯ



РИГА „ЗИНАТНЕ“ 1990

М.Я.Балоде

РЕЗУЛЬТАТЫ ПИГМЕНТНОГО АНАЛИЗА  
ФИТОПЛАНКТОНА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ  
В СЕНТЯБРЕ-ОКТАБРЕ 1980 г.

Пигментный комплекс водорослей очень специфичен и относится к числу показателей, учитываемых при определении их систематического положения /3/. Качественный состав пигментов позволяет идентифицировать в пробах морской воды определенные группы водорослей и судить о преобладании той или иной группы фитопланктона в данном водоеме. Содержание пигментов связывают также с физиологической и продукционной деятельностью водорослей. Изучение количественных соотношений между различными пигментами фитопланктона (пигментный анализ) дает возможность характеризовать физиологическое состояние водорослей и их физиологическую активность /4-6/.

Задача нашей работы состояла в следующем: определить пигментный состав и провести пигментный анализ фитопланктонного сообщества открытой части Балтийского моря и Финского залива в летне-осенний период и на основе полученных данных охарактеризовать интенсивность новообразования органического вещества в данном регионе.

Материал и методика исследования

Исследования проводили в сентябре-октябре 1980 г. на НИС "Аю-даг". Пробы отбирали на 13 станциях векового разреза. Схему расположения станций см. в предыдущей статье (рис. 1). Для пигментного анализа было отобрано 47 проб воды. Морскую воду фильтровали через мембранные фильтры "Синпор-3" (диаметр пор - 1,5 мкм), покрытые слоем  $\text{BaCO}_3$ . Объем фильтруемой воды составлял 2,0 л. Пигментный состав фитопланктона определяли методом Стрикленда и Парсона /12, 13/. Спектрофо-

тометрическое изучение ацетоновых экстрактов проводили на "SPECORD UV VIS". Расчеты по содержанию пигментов рассчитывали по уравнениям Стрикленда и Парсона /II/, а также рабочей группы ЮНЕСКО /8/. Для характеристики физиологического состояния и фотосинтетической активности водорослей использовали пигментный анализ фитопланктона.

### Результаты и их обсуждение

Данные о результатах исследования пигментного состава фитопланктона Балтийского моря приведены в табл. I. Основную массу растительных пигментов составляет хлорофилл "а", играющий ведущую роль в процессе фотосинтеза. Это определяет возможность использования концентрации данной формы зеленого пигмента в качестве меры потенциальной активности фитопланктона /5/. Результаты изучения содержания пигментов фитопланктона в Балтийском море в летне-осенний период 1980 г. выявили высокие для Балтики концентрации хлорофилла "а". Количество данного пигмента в надгалоклинном слое воды составляет от 0,33 до 2,59 мг/м<sup>3</sup> в открытой части Балтийского моря и от 0,63 до 5,02 мг/м<sup>3</sup> - в Финском заливе. Высокие показатели содержания хлорофилла "а" в открытой части Балтики отмечены также осенью 1972 г. (0,3-4,5 мг/м<sup>3</sup>) /6/ и 1974 г. (0,2-5,0 мг/м<sup>3</sup>) /9, 10/. Концентрация хлорофилла "а" в поверхностном горизонте моря в сентябре-октябре 1980 г. характеризуется широким диапазоном колебаний в Финском заливе - от 1,16 (в восточной части залива - ст. 2) до 5,02 мг/м<sup>3</sup> (в западной части залива - ст. 10) и относительно узким - в открытой части Балтийского моря - от 1,56 (ст. 14) до 2,59 мг/м<sup>3</sup> (ст. 11) (см. табл.). Сравнительно высокими концентрациями хлорофилла "а" характеризуется как нижняя, так и верхняя граница интервала флуктуаций. Относительно высокие показатели содержания хлорофилла "а" в Балтийском море в сентябре-октябре 1980 г., особенно в западной части Финского залива (ст. 8-10) и северной части открытой Балти-

Т а б л и ц а

Пигментный состав фитопланктона Балтийского моря в сентябре-октябре 1920 г.

Дата	Станция	Горизонт, м	Хлоро- филл "а", мг/м <sup>3</sup>	Хлоро- филл "б", мг/м <sup>3</sup>	Хлоро- филл "с", мг/м <sup>3</sup>	Хлоро- филл Σ, мг/м <sup>3</sup>	Феопиг- менты, мг/м <sup>3</sup>	Хлоро- филл "с" хлоро- филл "а"	Пигментный индекс
			Д 430	Ф 565					
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10
25.IX	8	0,5	2,87	0,00	0,00	2,87	3,95	-	1,72
		5	1,35	0,00	0,00	1,35	0,00	-	3,75
		20	1,00	0,00	0,29	1,29	0,77	0,29	3,22
		90	0,00	0,00	0,00	0,00	2,27	-	-
	9	5	1,59	0,35	1,29	3,23	2,14	0,81	3,27
25		0,42	0,19	0,57	1,18	0,29	1,35	5,50	
70		0,09	0,13	0,34	0,56	0,19	3,63	9,00	
26.IX	10	0,5	5,02	0,86	2,28	8,16	2,24	0,46	2,48
		5	3,92	0,73	1,65	6,30	2,19	0,42	2,72
		20	0,63	0,28	0,85	1,76	1,12	1,35	4,33
		70	0,00	0,00	0,54	0,54	0,45	-	-
27.IX	11	0,5	8,59	0,65	1,68	4,92	0,85	0,65	2,54
		5	2,24	0,80	1,30	4,34	1,20	0,58	2,81
		27	0,33	0,05	0,23	0,61	0,11	0,70	4,67
		80	0,09	0,10	0,88	1,07	0,00	9,58	8,00

Продолжение таблицы

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10
27.IX	12	0,5	2,17	0,46	1,11	3,74	1,01	0,51	2,60
		5	1,96	0,36	0,83	3,15	0,64	0,42	2,78
		70	0,09	0,13	0,34	0,56	0,19	6,07	7,00
28.IX	13	0,5	1,96	0,37	0,83	3,16	0,19	0,42	2,44
		5	1,10	0,13	0,63	1,86	0,05	0,57	2,90
		20	0,42	0,19	0,57	1,18	0,75	1,35	4,00
	14	100	0,09	0,13	0,34	0,56	0,19	6,06	8,00
		0,5	1,56	0,00	0,41	1,97	0,35	0,26	3,21
		5	1,42	0,18	0,86	2,46	0,00	0,60	2,69
		20	0,65	0,11	0,46	1,22	0,21	0,70	3,17
		100	0,09	0,13	0,34	0,56	0,19	3,69	8,00
		29.IX	15	0,5	1,96	0,37	0,83	3,16	0,19
5	1,90	0,24		1,14	3,28	0,21	0,60	2,85	
20	1,84	0,41		0,88	3,13	0,45	0,48	2,65	
50	0,86	0,20		0,79	1,85	0,59	0,91	3,25	
100	0,09	0,13		0,34	0,56	0,19	3,69	5,00	
16	0,5	2,05		0,50	1,17	3,72	0,38	0,57	2,42
	5	1,84	0,41	0,86	3,11	0,00	0,47	2,59	
	20	2,03	0,79	1,02	3,84	0,63	0,50	2,53	

О к о н ч а н и е            т а б л и ц ы

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10
29.IX	16	50	0,09	0,13	0,34	0,56	0,19	3,69	7,00
		190	0,09	0,13	0,34	0,56	0,00	3,69	7,00
10.X	22	0,5	1,77	0,14	0,00	1,91	0,27	-	3,13
		5	2,17	0,46	1,11	3,74	0,56	0,51	2,55
		30	1,17	0,47	0,82	2,46	0,69	0,70	2,64
		40	0,30	0,23	0,62	1,15	0,11	2,05	3,67
		80	0,33	0,05	0,23	0,61	0,00	0,70	3,67
26.X	1	0,5	2,40	0,34	1,54	4,28	1,89	0,64	2,36
		5	2,64	0,30	0,89	3,83	1,76	0,34	2,33
		25	1,21	0,09	0,57	1,87	1,60	0,47	3,27
		0,5	1,16	0,00	0,00	1,16	1,87	0,00	3,20
		5	1,54	0,18	0,26	1,98	0,80	0,17	2,57
	2	35	2,10	0,12	0,92	3,14	3,55	0,44	2,89

ки (ст. II-12), свидетельствуют о высоких показателях количественного состава (численности и биомассы) фитопланктона. Сказанное подтверждается результатами исследования структурных показателей фитопланктона данного региона (см. предыдущую статью). Наименьшее количество хлорофилла "а" отмечено в восточной части Финского залива (ст. 2), на севере от о-ва Готланд (ст. 13-15) и в южной части Балтийского моря (ст. 22), что, очевидно, связано с сезонной сукцессией фитопланктона.

Необходимо отметить, что смена летней ассоциации фитопланктона на осеннюю во время экспедиции (в связи с продолжительностью рейса - с 25.IX по 26.X - и большим интервалом времени отбора проб) не позволило установить четких тенденций в распределении содержания хлорофилла "а" по акватории моря. Имеющиеся в литературе сведения о тенденциях пространственного распределения содержания хлорофилла "а" по акватории Балтийского моря весьма противоречивы. Рядом авторов выявлено уменьшение количества хлорофилла "а" в южном направлении /2, 7/. Имеются данные о последовательном снижении концентрации хлорофилла "а" в северном направлении /6/. По мнению А.К. Юрковского /6/, значительная амплитуда сезонных колебаний количества хлорофилла затрудняет дифференциацию акватории моря по ее продуктивности.

В вертикальном распределении хлорофилла "а" повторяются закономерности, отмеченные при анализе количественных показателей (численность, биомасса) фитопланктона. Наибольшее содержание хлорофилла "а" выявлено в слое 0-5 м. В 64% случаев максимальные концентрации данного пигмента отмечены в горизонте 0,5 м. Далее следует постепенное снижение содержания хлорофилла "а" до верхней границы термоклина, ниже слоя температурного скачка следует резкое снижение.

Наличие в пробе даже большой концентрации хлорофилла "б" указывает на присутствие зеленых водорослей. Количество хлорофилла "б" в фотическом слое открытой части Балтики составляет 0,00 (ст.14) - 0,79 (ст.16) мг/м<sup>3</sup>, в Финском заливе - от 0,00 (ст. 2;8) до 0,86 (ст.10) мг/м<sup>3</sup>.

Максимальные концентрации хлорофилла "b" отмечены в поверхностном слое воды. Низкие показатели содержания хлорофилла "b" в трофогенном слое Балтийского моря свидетельствуют о второстепенном значении представителей группы Chlorophyta в строении сообщества летне-осеннего фитопланктона. В отдельных районах моря наблюдается тенденция к повышенному содержанию хлорофилла "b" по сравнению с численностью зеленых водорослей фитопланктона. Очевидно, это вызвано присутствием в поверхностных слоях моря значительных количеств мелких жгутиковых - до  $753,4 \text{ мг/м}^3$  (средневзвешенная биомасса в слое 0-10 м), основная масса которых содержит пигмент хлорофилл.

Содержание хлорофилла "c", свидетельствующее о присутствии диатомовых водорослей в трофическом слое воды открытой части Балтийского моря, составляет от 0,00 (ст. 22) до  $1,68$  (ст. 11)  $\text{мг/м}^3$ . Финский залив характеризуется более высокими показателями хлорофилла "c": 0,00 (ст. 2,8) -  $2,28$  (ст. 10)  $\text{мг/м}^3$  (см. табл.).

Для характеристики состояния фитопланктонного сообщества необходимо учитывать данные о содержании феопигментов - продуктов распада хлорофилла. Количество данных пигментов в Балтийском море за характеризуемый период колеблется от 0,00 до  $3,95 \text{ мг/м}^3$  (см. табл.). Содержание феопигментов в открытой части Балтийского моря сопоставимо с содержанием хлорофилла "a". Соотношение  $\frac{\text{феопигменты}}{\text{хлорофилл "a"} + \text{феопигменты}}$  в

поверхностном 0,5 м горизонте открытой части моря не превышает 30%. Повышенное содержание феопигментов по отношению к хлорофиллу "a" отмечено в Финском заливе. Количество феопигментов в поверхностном горизонте восточной и западной частей залива в большинстве случаев превышает концентрации хлорофилла "a" (см. табл.). Концентрация феопигментов составляет 50-63% от суммы хлорофилл "a" + феопигменты. Сравнительно большое количество феопигментов в Финском заливе свидетельствует об интенсивности распада хлорофилла, потери физиологической активности планктонных водорослей, что,

\* По данным Э.Е.Бойковой.

очевидно, связано со старением определенных популяций фитопланктона вследствие смены летней ассоциации фитоценоза на осеннюю.

Показателями, характеризующими физиологическое состояние и фотосинтетическую активность фитопланктона, является соотношение между концентрациями хлорофилла "с" и хлорофилла "а", а также пигментный индекс. Пониженному содержанию хлорофилла "а" в горизонтах под термоклином соответствует уве-

личение соотношения  $\frac{\text{хлорофилл "с"}}{\text{хлорофилл "а"}}$  (3,6-9,6), что ука-

зывает на затухание развития планктонных водорослей и снижение их фотосинтетической активности в нижних горизонтах моря. Относительно высокое содержание хлорофилла "а" в горизонтах 0,5 и 5,0 м, по сравнению с хлорофиллом "с", свидетельствует об интенсивной фотосинтетической активности водорослей в поверхностном слое воды. Величина соотно-

шения  $\frac{\text{хлорофилла "с"}}{\text{хлорофилл "а"}}$  в 0-5 м слое воды колеблется от 0,00 (ст. 2) до 0,81 (ст. 9). Максимальные показатели соотношения данных пигментов отмечены в восточной части Финского залива, что подтверждает мысль о наличии факторов (возможно, связанных с сезонной сукцессией фитопланктона), тормозящих процесс новообразования органического вещества. Анализ пигментных систем водорослей Балтийского моря позволяет установить некоторое ухудшение физиологического состояния планктонных водорослей в западной части Финского залива (ст. 9) и по величине пигментного индекса  $\frac{D_{430}}{D_{665}}$  /1/. В

вертикальном распределении отмечено повышение данного показателя при увеличении глубины. В горизонтах, расположенных ниже слоя температурного скачка, данный показатель состояния водорослей составляет от 3,3 (ст. 15) до 9,0 (ст. 9). В трофогенном слое воды соотношение  $\frac{D_{430}}{D_{665}}$  гораздо ниже

(1,7-5,5), что, вероятно, связано с интенсивным продуцированием органического вещества в фотическом слое воды.

## С п и с о к л и т е р а т у р ы

1. В е д е р н и к о в В.И., К о н о в а л о в Б.В.,  
К о б л е н ц - Л и ш к е О.И. Результаты применения  
спектрофотометрического метода определения феопигмента  
"а" в пробах морской воды // Тр. ИО АН. - 1973. - Т. 95.  
- С. 138-146.
2. К а р л б е р г С., Л е о н о в Е.М. Фотосинтетичес-  
кие пигменты // Исследование экосистемы Балтийского моря.  
- Л.; 1981. - Вып. I. - С. 38-40.
3. Методы физиолого-биохимического исследования водорослей  
в гидробиологической практике. - Киев, 1975. - 230 с.
4. Руководство по методам биологического анализа морской  
воды и донных отложений. - Л., 1980. - 191 с.
5. С у щ е н я Л.М., Ф и н е н к о З.Э. К изучению про-  
дуктивности планктона трофической части Атлантического  
океана // Океанология. - 1964. - Т. 4, вып. 5. - С. 866-  
872.
6. Д р к о в с к и й А.К., Б р а м а н е А.Э. Применение  
пигментного анализа для индикации колебаний первичной  
продукции по районам Балтийского моря в 1972-1973 гг. //  
Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского  
моря. - Рига, 1975. - Вып. II. - С. 31-46.
7. А с к е ф о р г Н., Н е р н г о т h L., L i n -  
d a h l O. Studies on the primary and secondary  
production of plankton in the Baltic in 1973 and  
1974 // Ann. biol. - 1974 (1976). - Vol. XXXI. -  
P. 73-75.
8. Determination of photosynthetic pigments in sea wa-  
ter. - 1966. - 69 p.
9. J u r k o v s k i s A., L i n e R., В р а м а -  
н е А. et al. Phosphorus and the seasonal dynamics  
of phyto-, bacterio-, and zooplankton in the Baltic  
Sea in 1974 // Ann. biol. - Vol. XXXI. - 1974 (1976). -  
P. 75-79.

10. R e n k s H., T o r b i c k i H., O c h o c k i S.  
P o p o w s k a B. Chlorophyll "a" in the Baltic Sea  
in 1974 // Ann. biol. - Vol. XXXI. - 1974 (1976). -  
P. 70-72.
11. S t r i c k l a n d I.D.H., P a r s o n s T.R.  
A manual of sea water analysis. - Ottawa, 1960. -  
P. 107-112.
12. S t r i c k l a n d I.D.H., P a r s o n s T.R.  
A practical handbook of sea-water analysis // Bull.  
Fisheries Res. Board Canada. - 1968. - Vol. 167. -  
P. 185-205.
13. S t r i c k l a n d I.D.H., P a r s o n s T.R.  
Discussion of spectrophotometric determination of mari  
ne plant pigments with rivissed equations for ascer-  
taining chlorophylls and carotenoids // J. Marine  
Res. - 1963. - Vol. 21, N 3. - P. 15-22.



БИОЛОГИЯ  
БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ  
СОСТОЯНИЕ  
ПРИБРЕЖНЫХ ВОД  
И ГРУНТОВ  
ЮГО-ВОСТОЧНОЙ  
ЧАСТИ  
БАЛТИЙСКОГО  
МОРЯ

28.082  
340  
УДК 577.472(26)

Экологическое состояние прибрежных вод и грунтов юго-восточной части Балтийского моря / Р.Ю.Лагановска, З.К.Сейсма, С.О.Апине, В.А.Крковска, М.Я.Балоде, Г.С.Лагздинь, И.Р.Куликова, Р.С.Филмановича, У.Я.Ботва, В.З.Клява, М.Б.Легздиня, И.Я.Берзиня. - Рига: Зинатне, 1990. - 125 с. - ISBN 5-7966-0385-X.

В монографии изложены материалы гидрохимического и гидробиологического (бактерио-, фито- и зоопланктон, зообентос) исследования прибрежной части Балтийского моря района Клайпеда-Швянтуйи. Приведены количественные характеристики пространственного распределения гидробионтов, а также рассмотрены особенности их видового состава на участках различной степени сапробности и загрязнения. Дана оценка экологического и санитарно-биологического состояния района в 1986 и 1987 гг., отмечена тенденция развития гидробиоценозов.

Книга предназначена для гидрохимиков и гидробиологов моря. Табл. II, ил. 32, библиогр. 71 назв.

#### Р е ц е н з е н т ы:

канд. биол. наук Р.Я.Лине,  
канд. биол. наук А.К.Зандмане

9  $\frac{I903040I00-009}{MBII(II)-90}$  53-90

© Институт биологии  
АН ЛатвССР, 1990

ISBN 5-7966-0385-X

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Балтийское море со слабо выраженными приливами и отливами и относительно незначительным водообменом с открытыми морями и океаном подвержено усиленному загрязнению, особенно у берегов, вблизи населенных пунктов и портов.

Прибрежная зона, ограниченная по своим размерам, является одним из наиболее уязвимых районов моря. Она интенсивно используется для отдыха, а также для строительства, рыболовства и судоходства. Поэтому остро ставится вопрос о согласованности народнохозяйственной деятельности с охраной окружающей среды.

Дноуглубительные работы - род целенаправленного организованного воздействия человека на окружающую среду. Такие работы и отвал грунта в море обычно приводят к физическим, химическим и биологическим изменениям, которые могут быть положительными, безвредными или вредными. В настоящее время для сохранения в морском канале у Клайпедского морского торгового порта глубины не менее 5 м необходимо проведение регулярных дноуглубительных работ. Отвал вынутаго грунта на морской свалке около Клайпеды в объеме 75,56 тыс. м<sup>3</sup> был проведен в период с 10 июня по 10 июля 1987 г.

Особую тревогу вызывает экологическая ситуация в Куршском заливе Балтийского моря. К настоящему времени воды залива относятся к мезосапробным, а в южной части - к полисапробным. Эвтрофированные воды через узкий Клайпедский пролив поступают в прибрежную зону моря, ухудшая тем самым качество водных экосистем.

Для определения состояния флоры и фауны и качества воды и грунта в прибрежной зоне от Святойи до Клайпеды необходимо было осуществить следующее:

- 1) выявить особенности формирования гидрохимического режима;
- 2) установить закономерности распространения микроорганизмов, фито- и зоопланктона в толще воды;
- 3) выяснить количественное и качественное состояние бентофауны;

4) исследовать распространение тяжелых металлов в грунтах;

5) дать санитарно-химическую оценку качеству воды.

Настоящее исследование является продолжением работ, начатых в 1978 г., по изучению влияния отвала грунта при дноуглубительных работах на состояние прибрежной морской среды.

Р е д к о л л е г и я

## I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Материал для определения гидрохимических, микробиологических и биологических показателей воды и грунтов и содержания тяжелых металлов в грунтах был отобран 7-13 июня 1986 г., 28 июня-1 июля и 22-24 августа 1987 г. Пробы воды и грунта отбирали в прибрежной зоне Балтийского моря от Клайпеды до Швянтойи на семи разрезах, в районе отвала грунта Клайпедского порта на пяти станциях (рис. 1). Пробы отбирали на 5-, 10- и 20-м изобатах на соответствующих горизонтах - 0, 5, 10 и 20 м.

**Гидрохимия.** Пробы воды для гидрохимического анализа брали с кормовой части судна в батометрах БМ-48. Основная часть параметров определялась сразу, на борту судна, а соленость и окисляемость - в стационарной лаборатории после окончания рейса. Определение гидрохимических показателей проходило согласно методикам /40, 41, 44/.

**Тяжелые металлы.** Металлы, которые поступают в морские донные отложения в результате загрязнения, не входят в структуры силикатов, поэтому при определении их содержания в донных отложениях достаточно ограничиться обработкой проб одной азотной кислотой /27/.

В основе определения содержания металлов в донных отложениях - соответствующие методики /27, 60/ с некоторыми изменениями в зависимости от данных лабораторных условий. Сто граммов образца в кварцевых тиглях сушили при температуре 80-85°C в течение 24 ч. Из каждого гомогенизированного образца брали по 5 г высушенного материала, помещали в кварцевые тигли, добавляли по 25 мл концентрированной  $\text{HNO}_3$  и нагревали до растворения солей. Затем пробу охлаждали, фильтровали через кислотоупорный фильтр и разбавляли дистиллированной водой до объема 30 мл.

Определение проводили пламенным атомно-абсорбционным методом на спектрофотометре ААС-1.

Все известные способы определения ртути в морских донных осадках основаны на ее экстракции смесью сильных минеральных



Рис. 1. Схема сборов проб (римскими цифрами обозначены разрезы; кружками - станции наблюдений)

пия проб вследствие возможных потерь соединения ртути из-за повышенной летучести.

Многочисленные исследования показали, что в наиболее эффективные смеси для экстракции обязательно должен входить атом хлора, который в самом процессе превращается в свободный хлор. Последний быстро и, главное, количественно разрушает все имеющиеся в осадках неорганические и органические формы ртути и переводит их в раствор.

Наилучшей смесью такого типа являются  $H_2SO_4-HNO_3-HCl$  в присутствии  $KMnO_4$  и  $H_2S_2O_8$  /35/.

Все результаты выражены на сухую массу грунта.

Доверительный интервал ( $t_{0.05} \cdot S_{\bar{x}}$ ) для приведенных металлов не превышал 15-20%.

Микроорганизмы. Пробы воды для микробиологических анализов отбирали в стерильные склянки со следующих горизонтов - 0, 5, 10 и 20 м. Пробы грунта извлекали дночерпателем Ван-Вина и помещали в стерильные стеклянные трубки. Микробиологическому анализу подвергали верхний (0-3 см) грунтовый слой. Всего обработано 70 проб воды и 13 проб грунта. Определяли следующие микробиологические показатели: общую численность и биомассу бактериопланктона, количество сапрофитных бактерий и коли-индекс.

Общее количество бактериопланктона определяли методом прямого микроскопического учета на окрашенных мембранных ультрафильтрах ("Синпор"; диаметр пор - 0,23 мкм) по методу А.С.Разумова. Количество бактерий в воде рассчитывали по формулам /38, 39/, а бактериальную биомассу - по общей численности бактерий и среднему объему бактериальных клеток.

Для санитарно-бактериологической характеристики воды и грунта использовали сапрофитные бактерии, растущие при 20° и 37°С, и бактерии группы кишечной палочки /14, 70/. Для выращивания и учета сапрофитных бактерий использовали агаризованную стандартную среду РПА (рибопептонный агар). Бактерии группы кишечной палочки определялись титрационным методом. Метод включает 3 этапа: 1) накопление БКП на глюкозопептон-

и в пробках 17 часов на среде Видог 3) выросли на питательную среду с индикатором БР (голубой и розоловая кислота) и глюкозой. На конечном этапе наличие роста бактерий определяли по изменению цвета среды и газообразованию.

Фитопланктон. Пробы воды для анализа фитопланктона отбирали батометром БМ-48 на стандартных горизонтах: 0,5, 5, 10 и 20 м. В 1937 г. фитопланктон определяли в интегрированных пробах, в 1938 — по горизонтам. Для концентрирования проб использовали метод фильтрации с применением пластиковых фильтров с дальнейшей обработкой ( $\varnothing = 1,0 \mu$ ; скорость фильтрации — 50 л/мин·см<sup>2</sup>). В качестве консерванта применен 40%-ный нейтрализованный формалин. Перед определением водоросли обрабатывали раствором Люголя, подкисленным уксусной кислотой, что облегчает подсчет и идентификацию видов. Анализ проб проводили в камере Намота при увеличении — 160 и 640 раз.

Определение видового состава, общей численности и биомассы планктонных водорослей проводили в соответствии с рекомендациями для биологов Балтийского моря /67/, за исключением метода концентрации проб. Для определения видового состава фитопланктона использованы определители морского /64, 66, 68/ и пресноводного фитопланктона /6, 10, 18/.

Подсчет синезеленых и колониальных форм зеленых водорослей проводили по нитям или колониям, остальных форм водорослей — по клеткам /67/. Численность водорослей выражали в млн. счетных единиц/м<sup>3</sup>, биомассу — в мг/м<sup>3</sup>. За период исследования обработано 116 проб фитопланктона.

Зоопланктон. Пробы зоопланктона собраны большой сетью №-2. Сеть была изготовлена из синтетического волокна, размер ячеек — 0,076 мм. Количественный учет организмов проводили при помощи камеры Богорова. Зоопланктон отлавливали по горизонтам: 0-5, 5-10 и 10-20 м. Всего было собрано и обработано 144 п. обн.

Бентос. Пробы отбирали дночерпателем Ван-Вина, площадью захвата — 0,05 м<sup>2</sup>. Собранный материал обрабатывали по предложенной методике балтийских биологов /22/.

## II. ГИДРОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИБРЕЖНОЙ ЧАСТИ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ В РАЙОНЕ КЛАЙПЕДА-ШВЯНТОЙИ

На многих участках прибрежной части моря чрезвычайно велика антропогенная нагрузка на экосистему. К таким относится участок Клайпеда-Швянтойи, где в 1986 и 1987 гг. проводились исследования на НИС "Дзинтарьюра". В этом районе находится большой порт - Клайпеда (промышленные и бытовые сточные воды, загрязнение нефтяными углеводородами и т. п.), имеет место значительная рекреационная нагрузка; в прибрежный участок моря поступают довольно загрязненные воды Куршского залива и небольших речек; для обеспечения судоходства осуществляются дноуглубительные работы, вследствие которых большое количество грунта высыпается на свалке напротив пос. Гирулай на 20-м изобате.

Соленость и температура. В начале июля 1986 г. на I-м и II-м разрезах в слое воды от поверхности до глубины 10 м наблюдается практически полная гомотермия (рис. 2, а). Южнее II-го разреза, т. е. по направлению к Клайпеде, прослеживается уже четко выраженная стратификация водных масс. Максимальный вертикальный градиент температуры наблюдается на 20-м изобате VII-го разреза и на IO-й и II-й станциях свалки, где он достигает 0,43-0,59°C/м. Причиной этого являются пониженная соленость и повышенная температура вод Куршского залива, которые направлены вдоль берега в северную сторону. Довольно узкая полоса опресненных вод Куршского залива (соленость < 5,5‰) прослеживается примерно до IV-го разреза (рис. 2, б).

Вследствие ветра и глубинных и поверхностных течений на VII-м разрезе в районе 20-м изобаты образовался участок воды, где температура всего водного слоя примерно на 3°C ниже, чем в окружающих районах, а соленость выше, особенно на поверхности - 6,90‰ по сравнению с близлежащими станциями (№ 8 и 9) - 3,85 и 4,12‰.

В конце июля 1987 г. в исследуемом районе наблюдаются небольшие вертикальные градиенты температуры (рис. 3, а). На участках, где выявлено влияние вод Куршского залива, верти-

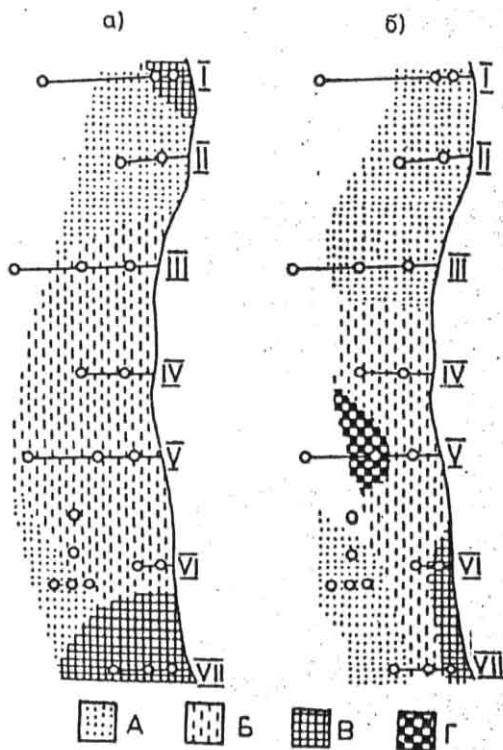


Рис. 19. Коли-индекс бактерий группы кишечной палочки в грунтах в июне 1987 г. (а) и августе 1987 г. (б): А - менее 90 000; Б - 200 000; В - 2 000 000; Г - 20 000 000

с другой стороны, попадание в воду аллохтонной патогенной микрофлоры представляет угрозу появления и распространения инфекционных заболеваний.

Подводя итог изложенному, следует отметить, что уровень развития микрофлоры в районе Швянтойи-Клайпеда является высоким и соответствует таковому мезотрофных вод, местами с признаками эвтрофных. Санитарно-гигиеническое состояние воды по коли-индексу в прибрежной зоне на расстоянии 0,5-1,0 миль от берега в 25-44% случаев не соответствует санитарным нормам.

### Фитопланктон

Результаты исследования структуры фитоценоза прибрежной зоны Балтийского моря в районе Швянтойи-Клайпеда в начале лета (7-12 июня) 1986 г. свидетельствуют о неравномерном распределении планктонных водорослей по акватории изученного региона (рис. 20, а; табл. 5). Общая численность и биомасса\* микроскопических водорослей юго-восточной части прибрежья Балтики колеблется в широких пределах - от 200 (I-й разрез) до 937 (IV-й разрез) млн. счет. ед./м<sup>3</sup> и от 424 (I-й разрез) до 3569 (V-й разрез) мг/м<sup>3</sup> соответственно, что, в основном, вызвано гетерогенностью распределения биогенных элементов в прибрежной полосе моря (см. гл. II).

Большим значительным интервалом флюктуаций данных показателей (более порядка) характеризуется также поверхностный 0,5-м горизонт воды, где численность планктонных водорослей составляет 125 (I-й разрез)-1391 (IV-й разрез) млн. счет. ед./м<sup>3</sup>, а биомасса - от 363 (I-й разрез) до 4493 мг/м<sup>3</sup> (V-й разрез), в среднем - 606 млн. счет. ед./м<sup>3</sup> и 1571 мг/м<sup>3</sup> соответственно. Максимальная плотность фитопланктона отмечена на 10-м изобате IV-го и V-го разрезов, минимальная - на 20-м изобате I-го и III-го разрезов. Высокими показателями количественного состава фитопланктона характеризуется 5-м изобата - биомассы планктонных водорослей в 86% случаев близки или превышают 1000 мг/л.

\* Приведены средние данные (результаты интегрированных проб) всей толщи воды.

Таблица 5

Сводная таблица количественных характеристик фитопланктона в районе  
Швэйтий-Кюйпста в 1986-1987 гг. (в среднем для толщи воды)

Место отбора проб	Изобата, м	Численность, млн. счет. ед./м <sup>3</sup>			Биомасса, мг/м <sup>3</sup>		
		7-12/VI 1986 г.	23/VI-1/VII 1987 г.	22-24/VII 1987 г.	7-12/VI 1986 г.	26/VI-1/VII 1987 г.	22-24/VII 1987 г.
I	2	3	4	5	6	7	8
I-й разрез	5	873	1213	570	2455	3452	932
	10	521	949	110	1416	1624	936
	20	200	270	209	424	1046	414
II-й разрез	5	605	792	753	1145	1915	1632
	10	651	982	429	2349	3601	1801
III-й разрез	5	667	1189	630	3133	2695	1448
	10	678	179	685	3236	552	2232
	20	311	283	223	712	628	482
IV-й разрез	5	238	722	778	1060	2159	1342
	10	937	608	375	3172	1972	2047
V-й разрез	5	471	1198	731	2847	2668	2741
	10	573	717	831	3569	2744	3476
	20	337	374	611	840	834	2808
VI-й разрез	5	435	1320	2052	1160	3004	2966
	10	489	602	1378	1227	1112	2990

Окончание таблицы 5

I	2	3	4	5	6	7	8
VII-й разрез	5	425	-	405	1322	-	1135
	10	195	-	861	431	-	4231
	20	345	-	489	917	-	2185
Свалка:							
8-я станция	20	305	1087	538	2018	4356	1693
9-я станция	20	446	238	843	2762	1466	2701
10-я станция	20	333	315	501	2089	773	2628
11-я станция	20	377	597	645	2026	2180	3161
12-я станция	20	532	572	407	1644	2216	1548
Интервал							
Флюктуаций:							
минимум		200	179	209	424	552	414
максимум		937	1320	2052	3569	4356	4231

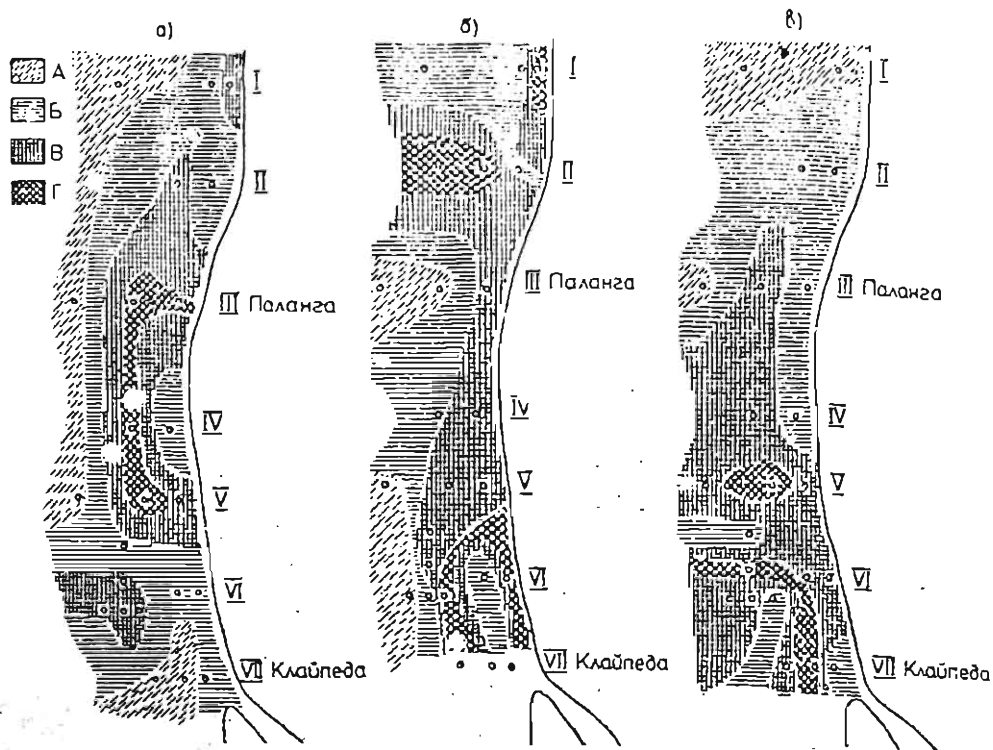


Рис. 20. Биомасса фитопланктона в районе Пянтуйи-Клайпеда 7-12 июля 1986 г. (а); 28 июня-1 июля 1987 г. (б); 21-24 августа 1987 г. (в) в среднем для толщи воды  $\text{mg/m}^3$ : А - менее 1000; Б - 1000-2000; В - 2000-3000; Г - более 3000

Исследуемый район моря характеризуется широким спектром видового состава фитопланктона. Богатое видовое разнообразие, а также высокий потенциал размножения раннелетнего фитопланктона, связанный с небольшими размерами клеток, способствует приспособлению водорослей к быстро изменяющимся условиям среды. Видовой состав фитопланктона исследуемого района одновременно представлен водорослями двух характерных биологических комплексов: морского-холодноводного и пресноводно-солонатоводного. Всего за период исследования (с 7 по 12/VI) отмечено 65 видов планктонных водорослей (23% - синезеленые, 25 - диатомовые, 8 - перидиниевые, 43 - зеленые и 1% - хризодитовые), 1/3 которых доминирующие. Среди них встречаются представители самых разнообразных систематических групп.

Наибольшим обилием характеризуются синезеленые - *Gomphosphaeria lacustris*, *G. aronina*, *Microcystis* sp., *Oscillatoria limnetica*, *Aphanizomenon flos-aque*; перидиниевые - *Peridinium* sp., *Dinophysis* sp., *Coryaulax catenata*; диатомовые - *Diatoma elongatum*, *Scletonema costatum*, *Thalassiosira baltica*; зеленые - *Scenedesmus* sp., *Pediastrum* sp., *Oocystis* sp., *Botryococcus braunii*, *Pandorina morum*, *Coelastrum microporum*. Указанный состав водорослей придает планктону данного района выраженный лимнический характер, типичный для северной части моря и Финского залива.

Основная часть доминирующих водорослей - индикаторы сапробности воды. Интенсивное развитие упомянутых видов водорослей является причиной "цветения" воды. На 5- и 10-м изобатах "цветение" воды, в основном, вызывают перидиниевые и зеленые водоросли, на 20-м изобате - синезеленые и диатомовые. Высокие показатели количественного состава раннелетнего фитопланктона, большое значение водорослей пресноводно-солонатоводного комплекса в формировании фитоценоза, а также исключительно крупные размеры планктонных водорослей (особенно зеленых водорослей родов *Scenedesmus* и *Oocystis*) свидетельствуют об участии трофогенных пресных вод в формировании фитоценоза прибрежной зоны (5- и 10-м изобаты) района Швянтойи-Клайпеда. Это также является признаком усиленной эвтрофикации.

нии вод исследуемого участка /5/.

Гайси свалки, по сравнению с другими районами 20-м изобате, характеризуется высокими количественными показателями планктонных водорослей (см. табл. 5). Биомасса фитопланктона в 100% случаев превышает 1000 мг/м<sup>3</sup>. Пространственное распределение водорослей относительно равномерно. Численность и биомасса планктонных водорослей в поверхностном 0,5-м горизонте воды соответственно составляют 384 (8-я станция)-1185 (12-я станция) млн.счет.ед./м<sup>3</sup> и 1093 (8-я станция)-2087 (9-я станция) мг/м<sup>3</sup>, а в среднем для слоя 0-20 м - от 333 до 532 млн.счет.ед./м<sup>3</sup> и 1644-2762 мг/м<sup>3</sup>.

Интенсивному развитию водорослей в районе свалки, очевидно, способствует сравнительно высокое содержание биогенных элементов - до 145 мкг/л N-NO<sub>3</sub> и до 125 мкг/л N-NH<sub>4</sub> (см. гл. II). Планктонное сообщество исследуемого полигона, в основном, формируется из представителей морского-холодноводного и пресноводно-солопатоводного комплекса, среди которых преобладают диатомовые (*Skeletonema costatum*, *Thalassiosira baltica*), синезеленые (*Aphanizomenon flos-aque*) и зеленые водоросли (*Scenedesmus* sp.).

В середине лета (28 июня-1 июля) 1987 г. исследуемый участок побережья Балтийского моря (от Швянтои до Клайпеды) также характеризовался высокими показателями количественного состава фитопланктона. Численность микроскопических водорослей в толще воды в среднем составляет от 179 до 1320 млн.счет.ед./м<sup>3</sup>, биомасса - от 552 до 4356 мг/м<sup>3</sup> (см. табл. 5). Повышенными показателями численности водорослей - от 722 до 1320 млн.счет.ед./м<sup>3</sup> (в среднем 1072 млн.счет.ед./м<sup>3</sup>) - характеризуются мелководные станции, расположенные на 5-м изобате (рис. 20,б). Интенсивному развитию водорослей на 5-м изобате побережья способствует влияние эвтрофных прибрежных вод, на что указывает высокое содержание органических веществ (см. рис. 12,а): перманганатная окисляемость - от 4,58 до 6,50 мг O<sub>2</sub>/л, БПК<sub>5</sub> - от 2,41 до 2,90 мг O<sub>2</sub>/л (см. гл. II). Об усиленной эвтрофикации данного региона свидетельствуют результаты, полученные летом 1987 г. (28 июня-1 июля) в при-

бросной зоне полигона Швянтойти-Клайпеда и Вентспилса. Общее количество и биомасса водорослей полигона в слое 0-20 м в среднем в 4-6 раз превышают данные показатели в районе Вентспилса.

Интенсивное развитие водорослей в конце июня привело к почти полному исчерпанию биогенных элементов (см. рис. 9). По мере удаления от берега отмечено относительное снижение численности счетных единиц фитопланктона - в среднем до 309 млн.счет.ед./м<sup>3</sup> на 20-м изобате. Распределение водорослей на 20-м изобате весьма равномерно. Диапазон флуктуации численности фитопланктона - от 270 (I-й разрез) до 374 млн.счет.ед./м<sup>3</sup> (V-й разрез). Максимальная плотность планктонных водорослей (1320 млн.счет.ед./м<sup>3</sup>) отмечена на 5-м изобате VI-го разреза, что, очевидно, связано с непосредственной близостью отвала грунта и влиянием трюнных вод Куржского залива. Необходимо отметить, что для фитопланктона прибрежного района Швянтойти-Клайпеда, особенно на 5-м изобате, характерны крупные размеры водорослевых клеток.

Район свалки характеризуется гетерогенным распределением планктонных водорослей - численность от 238 до 1087 млн.счет.ед./м<sup>3</sup> и биомасса от 733 до 4356 мг/м<sup>3</sup> (см. рис. 20,б; табл.5), причиной которого, вероятно, является осуществленный здесь с 10 июня по 10 июля 1987 г. сброс грунтов. Максимальная плотность водорослей отмечена в восточном направлении от севера свалки (на 8-й станции). Численность водорослей (1087 млн.счет.ед./м<sup>3</sup>) здесь в 3 раза превышает среднюю численность водорослей других районов 20-м изобаты участка Швянтойти-Клайпеда (309 млн.счет.ед./м<sup>3</sup>) и характеризуется также максимальным содержанием нитратного азота ( $N-NO_3$  составляет 58 мкг/л) и сравнительно высокими показателями перманганатной окисляемости (до 7,8 мг O/л). Значительное снижение численности водорослей (см. табл. 5) отмечено в центре свалки (9-я станция) и в западном направлении от нее (10-я станция), что, возможно, объясняется перестройкой фитоценоза по мере удаления от берега, но не исключено также отрицательное воздействие отвала грунта (75 560 м<sup>3</sup>) на интенсивность роста водорослей /3/.

В середине лета отмечено также и значительное видовое разнообразие фитопланктона, однако в этот период "цветению" водн, в основном, способствовали представители синезеленых водорослей, которые в 0-20-м слое воды составляли до 73% общей численности фитопланктона. Немаловажную роль в строении фитоценоза играют также зеленые водоросли, которые в 0-20-м слое воды в среднем составляют 21% общей численности фитопланктона. Основными представителями фитопланктона являются синезеленые (*Lyngbya* sp., *Aphanizomenon flos-aque*, *Oscillatoria* sp., *Gomphosphaeria lacustris* и *Microcystis* sp.) и зеленые водоросли (*Scenedesmus quadricauda* и *Monoraphidium* sp.), которые представляют пресноводно-солонатоводный комплекс водорослей и придают планктону данного региона лимнический облик /5/. Кроме водорослей пресноводно-солонатоводного комплекса, фитопланктон исследуемого участка побережья ЛитССР представлен водорослями морского-холодноводного комплекса.

Во второй половине лета (21-24 августа) 1987 г. в прибрежной части района Швянтойи-Клайпеда продолжалось летнее "цветение" воды. Интенсивному развитию водорослей способствовали высокая температура воды (до 17,7°C) и значительные количества нитратного (за исключением I-го и II-го разрезов) и аммонийного азота. Максимальные количества нитратного и аммонийного азота были отмечены на VI-м и VII-м разрезах и сопровождалась максимальным скоплением планктонных водорослей - до 2052 млн.счет.ед./м<sup>3</sup> на VI-м разрезе и 4231 мг/м<sup>3</sup> на VII-м разрезе (рис. 20, в).

В 70% случаев максимальное количество водорослей отмечено на 5-м изобате. Однако по сравнению с результатами исследования фитопланктона в середине лета 1987 г. количественные показатели развития фитопланктона в северной части полигона (I-IV-й разрезы) снизились (особенно на прибрежных 5- и 10-м изобатах), а в восточной - возросли или оставались на прежнем уровне (см. табл. 5). Максимальная плотность водорослей отмечена на IV-м разрезе - 2052 млн.счет.ед./м<sup>3</sup> (на 5-м изобате). О высокой трофности вод района VI-го разреза свидетельствуют

также показатели перманганатной окисляемости (в поверхностном горизонте воды до 8,7 мг О/л), БПК<sub>5</sub> (до 9,67 мг С<sub>2</sub>/л) и аммонийного азота (N-NH<sub>4</sub> - 415 мкг/л). В пространственном распределении водорослей отмечены значительные колебания (до 10 раз) численности и биомассы.

Распределение планктонных водорослей в районе свалки весьма равномерно. Численность водорослей колеблется: от 406 до 842 млн.счет.ед./м<sup>3</sup>, максимум - в центре свалки (см. рис. 20, в, табл. 5).

Существенных изменений в структуре фитоценоза по сравнению с исследованиями в середине лета не отмечено. Превалируют по-прежнему синезеленые водоросли (от 41 до 83% общей численности водорослей). Второе место принадлежит зеленым и диатомовым водорослям, составляющим соответственно до 31 и 28% общей численности водорослей. Видовой состав фитопланктона в районе Швянтойи-Клайпеда исключительно богат. По качественному составу фитопланктона водная толща в зоне 5-10-м изобаты является загрязненной до  $\alpha$ - $\beta$ -мезосапробной, в зоне 20-м изобаты - до  $\beta$ -мезосапробной степени.

На основании полученных результатов можно заключить, что исследуемый район Швянтойи-Клайпеда характеризуется значительной гетерогенностью распределения планктонных водорослей как в качественном, так и в количественном отношении. Повышенная плотность микроскопических водорослей выявлена в прибрежной зоне моря (5- и 10-м изобаты), а также в районе отвала грунта. Участие трофогенных пресных вод в формировании фитоценоза прослеживается в прибрежной полосе моря - до 10-м изобаты. В указанном районе значительную роль в строении фитоценоза играют водоросли пресноводно-солонатоводного комплекса, придавая планктону данного региона лимнический облик. Летнее "цветение" воды прибрежья Литвы осуществляется за счет периодических и зеленых водорослей в начале лета и синезеленых - в середине и второй половине лета. Количественный состав летней ассоциации фитопланктона прибрежных вод юго-восточной части Балтийского моря характеризуется высокими показателями численности (до 2 млрд.счет.ед./м<sup>3</sup>) и биомассы (до 4,4 г/м<sup>3</sup>) водорослей, что является признаком усиленной эвтрофикации вод данного региона.

Ecological State of Coastal Waters and Bed  
of the South-Western Region of the Baltic Sea

Riga "Zinātne" Publishers, 1990

Summary

Both hydrochemical and hydrobiological regimes in the coastal area of the Baltic Sea from the mouth of the River Šventoja to the town Klaipėda were formed directly under the impact of polluted brackish waters of the Kuršių Bay and the surface drainage waters of the surrounding regions.

In such a way marine waters of the coastal areas get enriched with organic substances and biogenous elements. The values of  $BOC_5$  obtained were close to the norm (MPL - 3.0 mg  $O_2$ /l) and exceeded these norms in 6% of cases in June (1986, 1987), and in 24% of cases in August (1987).

Maximum amounts of biogenous elements were observed in August 1987 in sections 6 and 7, mineral phosphorus was 53  $\mu\text{g/l}$ , nitritic nitrogen - 16  $\mu\text{g}$  (MPL 0.8), nitric nitrogen - 315  $\mu\text{g/l}$  (MPL 0.35), ammonia nitrogen - 475  $\mu\text{g/l}$  (MPL 1.2).

Planktonic organisms (phyto- and zooplankton) being indicators of the environment, demonstrate a considerably unequal distribution along the aquatorium.

The species composition of phytoplankton is extremely rich in the investigated area, and it is formed of marine cold-water and brackish fresh-water complexes giving the plankton of the area a typical limnetic character. Trophogenic fresh-waters are closely observed in the formation of phyto-cenosis to 10 m depth. In this zone water bloom occurs (in early June) due to the development of Peridiniaceae and the green algae being an indice of an increased eutrophication. In late June and August the water bloom is mainly promoted by the blue-green algae giving 39-73% of their total amount, respectively. Minimum amount of phytoplankton was stated 5 m deep. According to the qualitative composition of phyto-

plankton the water within 5 and 10 m depth is polluted to  $\alpha$ - $\beta$ -mesosaprobic degree and in the zone of 20 m to  $\beta$ -mesosaprobic degree.

High quantitative indicators of phytocenosis in the area of excavated sediment discharge reveal an increased eutrophication. Greater fluctuations in the amount of phytoplankton in this area are marked in late June (1987), obviously, due to the discharge of the excavated sediment.

Zooplankton in the coastal area of the Baltic Sea is of a brackish-marine type with a high specific weight of fresh-water forms. Under the impact of polluted continental water the amount of organisms increases and distributes as plankton clouds of 90-290 thous. indiv./m<sup>3</sup> or 800-1800 mg/m<sup>3</sup> density.

Maximum density of organisms has been marked in clouds at the depth of 5 and 10 m. This is a zone with the highest amount of fresh-water species of zooplankton. An increased amount of zooplankton was stated constantly in the areas Klaipeda - Karklinkai and Palanga - Shventoya. It has been found out that  $\beta$ -mesosaprobic water pollution does not cause any depletion in the composition of zooplankton species. However, there are cases when the composition of plankton species undergoes some reconstruction due to strong refreshment of marine waters or suspended waters where excavated sediment has been discharged. In the latter case an unregular and inconsiderable drop in the total amount of organisms has been marked. After the sediment discharge a short-time reconstruction in zooplankton was observed.

A high development of microflora, typical for eutrophic marine waters, has been marked in the investigation area of the coastal Baltics. Fecal bacteria reach the coastal zone with municipal waste waters. An extremely high amount of bacteria was observed in late summer (August, 1987). In this period maximum pollution of water was marked according to coli-index, in 44% of cases the water was considered as highly polluted. Exceeded norms of coli-index and increased level of saprophytes were mainly marked to 1 mile off coast. The

highest coli-index in the bottom (8-30% of cases) and the amount of saprophytes was observed in the area of excavated sediment discharge and along the direction Klaipeda - Karklinkai.

The level of heavy metals in the bottom around Klaipeda - Skventoya is within the limits of the permissible level. However, the compositional distribution of these metals in the bottom is under a certain regularity:

- the highest level of lead, zinc, copper, nickel, cobalt and chromium is 20 m deep, but that of mercury and cadmium - 10 m deep;
- increased level of heavy metals is in the bottoms opposite to more densely inhabited places (Palanga, Klaipeda);
- increased level of metals in the bottom after the discharge of excavated sediment.

The bottom of the investigated area is rather rich in macrofauna. The density and biomass of macrofauna in the bottom is high. Collector and filtrator species are dominating in the whole investigation area, mainly of marine origin. In the area of active water swaying the species composition and biomass of benthos gets depleted. According to benthofauna the whole investigation area is characterized by  $\alpha$ - $\beta$ -mesosaprobic pollution of the bottom.

Taking into consideration the ecological situation of the south-east shore of the Baltics as well as the results of secondary pollution of waters due to the excavated sediment discharge, 1) the discharge of excavated sediment is not recommended in the investigation area to avoid the erosion of coast; 2) exceptional cases of sediment discharge may occur, but it should be at least 40 m off the coast.

## О Г Л А В Л Е Н И Е

Предисловие.....	5
I. Материал и методика исследований .....	7
II. Гидрохимическая характеристика прибрежной части Балтийского моря в районе Клайпеда-ШвянтоЙи (Р.С.Филмановича, У.Я.Ботва, В.З.Клява).....	II
III. Содержание тяжелых металлов в грунтах (З.К.Сейсума, М.Б.Лагздиня, И.Р.Куликова).....	32
IV. Гидробиологический режим района Клайпеда-ШвянтоЙи..	57
Бактериопланктон (С.О.Апине, В.А.Юрковска)....	57
Бактериобентос (С.О.Апине, В.А.Юрковска).....	61
Фитопланктон (М.Я.Балоде).....	65
Зоопланктон (Р.Ю.Лагановска, И.Я.Берзиня).....	74
Макробообентос (Г.С.Лагздинь).....	103
Заключение .....	II2
Список литературы .....	II5
Summary .....	I22

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ВСЕСОЮЗНОЕ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО  
МУРМАНСКИЙ МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

**6 СЪЕЗД  
ВСЕСОЮЗНОГО ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКОГО  
ОБЩЕСТВА**

(8—11 октября 1991 г.)

**Тезисы докладов  
Часть I**

Мурманск, 1991

## СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРИБРЕЖНОЙ ЭКОСИСТЕМЫ РИЖСКОГО ЗАЛИВА

Андрушайтис Г., Андрушайтис А., Апине С., Балодэ М.,  
Ботва У., Звайгзне С., Лагановска Р., Лагздиньш Г., Платпи-  
ра В., Пфейфере М.

В целях научного обоснования защиты вод Рижского залива от загрязнений Институтом биологии Латвийской Академии наук в последние годы были проведены обширные исследования последствий антропогенного воздействия на прибрежную экосистему.

Под влиянием антропогенных факторов за последние 10—20 лет в Рижском заливе произошли заметные изменения химического и биологического режима. Постоянно снижаются запасы основного промыслового объекта залива — балтийской сельди из-за сокращения естественных нерестилищ. В отдельных районах залива временами наблюдаются условия кислородного голодания.

В наибольшей степени антропогенной нагрузке подвержена прибрежная рекреационная зона залива, в которую попадает преобладающая часть неочищенных стоков рек Даугава, Лиелупе, Гауя. Анализ причин неблагоприятной экологической ситуации залива указывает на перенасыщение системы органическим веществом и соединениями биогенных элементов.

Установлено, что 0,9 млн. т органического углерода в год залив получает с площади водосбора; 3,8 млн. т разлагается в водном столбе и 1,2 млн. т оседает на дно. Из этого количества 0,5 млн. т органического углерода минерализуется аэробно, а 0,2 млн. т — анаэробно. Таким образом валовая годовая первичная продукция составляет по меньшей мере 4,0 млн. т органического углерода.

Как следствие антропогенного воздействия на прибрежную экосистему наблюдается массовое "цветение" некоторых видов водорослей. Так, в период весеннего максимума численность фитопланктона достигает 1,8—9,3 млрд. счетных ед./м<sup>3</sup> и биомасса 1,4—6,6 г/м<sup>3</sup>. Основными предшественниками весеннего фитопланктона являются — *Chaetoceros wighamii*, *Achnanthes taeniata*, *Nitzschia acicularis*. Летнее "цветение" фитопланктона происходит за счет бурного развития сине-зеленых и зеленых водорослей.

В прибрежных водах увеличивается количество зоопланктона и зообентоса, изменяется их видовой состав; в отдельных участках залива количество зоопланктона превышает 1 млн. экз./м<sup>3</sup>, биомасса *Mesocyclops baltica* достигает 750 г/м<sup>3</sup>.

Выявлен высокий уровень развития микрофлоры, характерный для эвтрофных вод. Летом санитарное состояние воды прибрежья залива крайне неблагоприятно. Санитарно допустимая норма по коли-индексу в зоне купания превышена в 2—20 раз. Установлено, что скорость бактериальной деструкции нефтяной органики, поступающей в залив, протекает слабо.

8



**ЭКСПЕРИМЕН-  
ТАЛЬНАЯ  
ВОДНАЯ  
ТОКСИКО-  
ЛОГИЯ**

УДК 582.26:53.096:546.3

М.Я.Балоде

Институт биологии АН Латвийской ССР, Рига

**ДЕЙСТВИЕ СВИНЦА НА СТРУКТУРНЫЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ  
ПОКАЗАТЕЛИ ПРИРОДНЫХ СООБЩЕСТВ ФИТОПЛАНКТОНА  
РИДСКОГО ЗАЛИВА**

В последние десятилетия под влиянием загрязнения химический состав морских водоемов заметно изменяется. В природный круговорот веществ включаются все новые соединения как естественного, так и антропогенного происхождения. Опасным загрязнителем экосистем являются тяжелые металлы. Поступая в биосферу, они активно включаются в различные миграционные циклы и, обладая способностью к аккумуляции в различных компонентах эко- и геосистем, представляют потенциальную опасность для живого вещества биосферы /2/. Это определяет интерес к данному виду загрязнения /5,6,11,14-16,19,23,24/.

К числу наиболее опасных загрязнителей морской среды относится свинец /11/. Судя по различным биологическим показателям, это сильный ингибитор клеточного метаболизма /15,18/. Кроме того, свинец способен увеличивать токсичность других металлов /4/. Антропогенные источники поступления свинца в морскую среду весьма разнообразны. Увеличение его содержания в воде способствует сброс сточных вод производств металлургических, металлообрабатывающих, машиностроительных, химических, химико-фармацевтических, нефтехимических, лакокрасочных, текстильных, спичечных, фотоматериалов /4/. Существенный источник поступления свинца в атмосферу - выбросы транспорта.

В морских водоемах загрязнение тяжелыми металлами носит локальный характер, и чаще всего ему подвергаются бухты, заливы, прибрежные воды замкнутых и полузамкнутых морей, каковым яв-

ляется и Балтийское море. По сравнению с водами открытого океана, где подавляющая часть металлов находится в форме довольно стабильных комплексов с неорганическими анионами и продуктами метаболизма морских организмов, для прибрежных вод замкнутых и полужамкнутых морей характерны последствия сбросов сточных вод, содержащих смесь переменного состава химически активных неорганических и органических веществ, которые резко увеличивают многообразие химических форм металла /25/. В системе морей, омывающих берега Европы, Балтийское море по гидрохимическому режиму занимает особое место, что связано со специфическими физико-географическими условиями, определяющими значительную роль речного стока, слабый водообмен с Северным морем и ограниченный по глубине вертикальный обмен воды. Эти факторы способствуют загрязнению Балтийского моря и могут рассматриваться как источники загрязнения, в том числе соединениями тяжелых металлов. Имеющиеся данные о содержании свинца в водах Балтийского бассейна представлены в табл. I. Пространственное распределение тяжелых металлов в Балтийском море неоднородно /9/, повышенные концентрации свинца отмечены в водах датских проливов. Вертикальное распределение свинца характеризуется некоторым снижением его концентрации на глубинах до 50 м с последующим чередованием слоев с повышенными и пониженными концентрациями. В придонном слое количество свинца заметно ниже, чем в поверхностном /9/.

Т а б л и ц а I

Содержание свинца в поверхностных водах  
Балтийского моря

Концентрация свинца, мкг/л		Литературный источник
средняя	предел	
1,6	0,5-8,6	/10/
1,5	0,25-10	/13/
0,6	0,2-1,7	/3/
0,8	0,1-6,4	/20/
-	0-5,9	/22/
1,1	-	/26/

Высокой чувствительностью к присутствию загрязненных веществ в морской среде отличаются одноклеточные водоросли /8, II/. Токсикорезистентность фитопланктонных организмов, основных продуцентов органического вещества в море, в значительной мере определяет трофические взаимоотношения гидробионтов и уровень продуктивности водоема. Данные о биологическом действии свинца на развитие морских одноклеточных водорослей представлены главным образом исследованиями токсикорезистентности фитопланктонных организмов Каспийского, Средиземного и Красного морей /5, II/. Сведения об устойчивости одноклеточных водорослей Балтийского моря в присутствии свинца весьма ограничены и отражают картину кратковременного действия ингибитора на продукционные способности фитопланктона Балтийского моря /29/.

Настоящая работа — одна из первых попыток оценить влияние свинца на структурные и продукционные характеристики природных сообществ фитопланктона Балтийского моря, избрав в качестве показателей токсичности интенсивность роста, относительную скорость ассимиляции углерода и изменения пигментного состава водорослей.

#### Материал и методика

Эксперименты проводились в весенний (апрель-май), летний (июнь-июль) и осенний (сентябрь) сезоны года. Структура и продукция естественных популяций фитопланктона исследовались в лабораторных условиях, максимально приближенных к природным ситуациям: (апрель-май), а также *in situ*, в полиэтиленовых мешках емкостью 300 л. Изучение влияния свинца на развитие природных сообществ фитопланктона Рижского залива *in situ* являлось частью комплексной работы лаборатории морской биологии Института биологии АН Латв.ССР. Эксперименты продолжительностью 10 дней позволяли проследить за динамикой продуцирования органического вещества и перестройкой видового состава планктонного фитоценоза в широком диапазоне концентраций свинца в водной среде — от I до 1500 мкг/л (ПДК свинца для внутренних морей соответствует 10 мкг/л) /II/. Учитывая,

что основной формой нахождения металлов в морской воде является неорганический ионно-молекулярный раствор /10/, в экспериментальные системы вносили свинец в виде неорганической соли -  $PbNO_3$ .

Интенсивность фотосинтеза определяли с помощью радиоуглеродного метода. Радиоактивность фильтров измеряли на сцинтилляционном счетчике "SL 4221" французской фирмы "Inter-technique".

Концентрирование проб для определения качественного и количественного состава фитопланктона осуществляли методом фильтрации, применяя мембранные фильтры "Synpor -2" с диаметром пор 2,5 мкм. Наблюдения за изменением структурных особенностей фитопланктона под воздействием ингибитора осуществляли методом прямого счета под микроскопом "Ergaval".

При определении пигментного состава водорослей использовали метод Парсонса и Стрикленда /27/. Спектры регистрировали на "Spectord uv vis". Результаты по содержанию пигментов рассчитывали по уравнениям, предложенным Парсонсом и Стриклендом /27,28/ и рабочей группой МЕСКО /21/.

При постановке токсикологических опытов использовали методы и рекомендации С.А.Патина /11/, Н.С.Строганова /12/, В.Г.Хоботьева и Б.И.Капкина /17/.

### Результаты и их обсуждение

Краткосрочное (суточное) действие свинца в концентрации I - 100 мкг/л оказывает стимулирующее или относительно независимое влияние на интенсивность роста водорослей природных сообществ фитопланктона Рижского залива (рис.1,2). Ингибирующее действие ионов металла по критерию прироста числа клеток отмечено при концентрациях, в 50-100 раз превышающих ПДК свинца для внутренних морей (10 мкг/л) /11/. По характеристике фотосинтетической активности фитопланктона выявлена высокая чувствительность водорослей к присутствию свинца, что хорошо согласуется с результатами других исследователей /11, 24/. Это обуславливает возможность установления ингибирующего действия свинца при относительно низком уровне загрязнения. Концентрация 100 мкг Pb.л снижает фотосинтетическую активность водо-

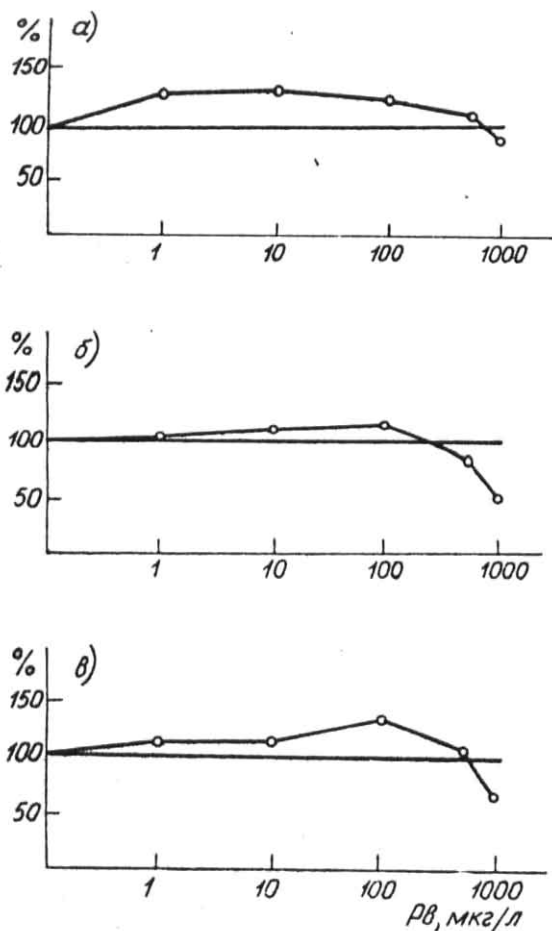


Рис. 1. Динамика относительной (в % к контролю) численности клеток (а), скорости ассимиляции углерода (б) и содержания хлорофилла "а" (в) в природных сообществах фитопланктона Рижского залива после кратковременного действия свинца. Время проведения экспериментов апрель-май.

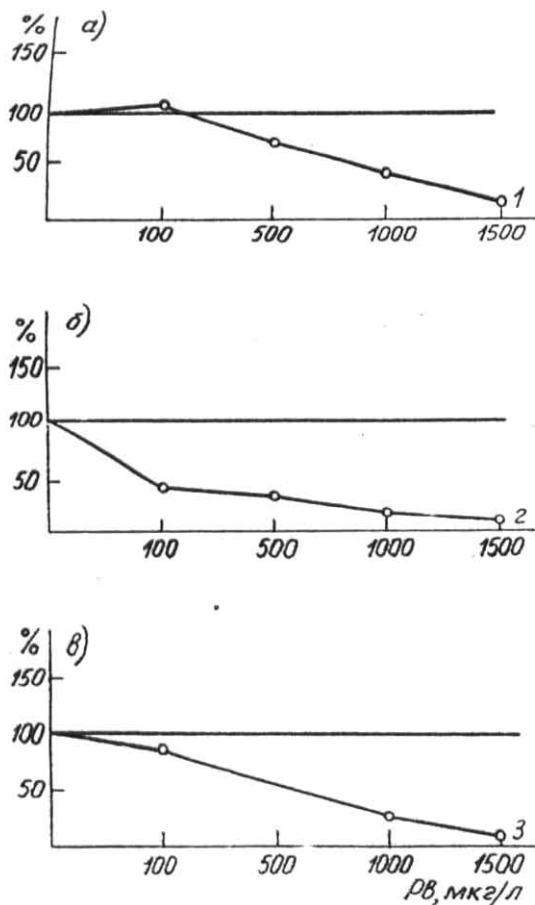


Рис. 2. Динамика относительной (в % к контролю) численности клеток (а), скорости ассимиляции углерода (б) и содержания хлорофилла "а" (в) в природных сообществах фитопланктона Рижского залива после кратковременного действия сынца. Время проведения экспериментов: 1, 2 - июль-август; 3 - сентябрь.

рослей более чем на 50% (см. рис. 2), не затрагивая интенсивность роста клеток летнего комплекса фитопланктона.

При продлении времени экспозиции до 10 сут ингибирующее действие свинца проявляется при более низких концентрациях металла. Результаты многосуточных экспериментов показали значительную токсичность свинца в диапазоне концентрации 50 - 1500 мкг/л (табл. 2-4). Концентрация 50 мкг/л, не оказывающая токсического действия на интенсивность роста и ассимиляцию радиоактивного углерода водорослями во время первых суток эксперимента, в течение последующих суток способна вызвать снижение данных показателей более чем на 30% по сравнению с контролем (см. табл. 2,3). С повышением количества свинца до 1500 мкг/л отмечено снижение общей численности клеток на 80% (см. табл. 3) и полное прекращение продукционных возможностей водорослей (см. табл. 4). Снижение фотосинтетической активности фитопланктона на 20% по сравнению с контролем при концентрации свинца 50 мкг/л выявлено также при исследовании токсикорезистентности природных сообществ фитопланктона Каспийского моря /II/. Сходство данных о влиянии свинца на жизнеспособность природных популяций фитопланктона разных морей дает основание полагать наличие общих закономерностей воздействия указанного металла на морские фитоценозы. Имеющиеся данные по биологическому действию свинца на развитие природных популяций летнего фитопланктона Куршского залива /29/ свидетельствуют о снижении интенсивности фотосинтеза начиная с концентрации 1000 мкг/л; в диапазоне 5 - 500 мкг/л не установлено явно выраженной токсичности. Предполагается, что относительно высокая устойчивость водорослей Куршского залива по сравнению с устойчивостью водорослей Рижского залива обусловлена коротким сроком воздействия токсиканта - 24 ч /29/.

Исследования токсикорезистентности природных сообществ фитопланктона при однократной добавке токсиканта показали возможность частичного восстановления продукционных способностей фитопланктона при относительно высоких дозах токсиканта. Репарационные способности водорослей отмечены во время летнего

Т а б л и ц а 2

Динамика численности клеток (в % к контролю) природных популяций фитопланктона Рижского залива в зависимости от концентрации свинца в воде (время проведения эксперимента апрель-май)

Длительность эксперимента, сут	Систематическая группа фитопланктона	Концентрация свинца, мкг/л						
		1	5	10	50	100	500	1000
1	P	113,3	80,0	100,0	133,3	100,0	120,0	100,0
	B	128,3	136,8	130,2	124,5	122,8	108,0	89,0
	$\Sigma$	128,1	135,9	129,7	134,5	122,4	108,2	89,8
3	P	144,0	144,0	100,0	100,0	100,0	60,0	50,0
	B	126,3	113,9	122,7	111,0	107,6	90,6	80,7
	$\Sigma$	126,7	114,5	122,2	110,8	107,5	90,0	80,1
5	P	150,0	100,0	175,0	25,0	25,0	-	-
	B	121,5	98,3	99,2	71,1	63,6	56,2	46,3
	$\Sigma$	122,0	98,4	100,4	70,3	63,0	55,3	45,0
7	P	100,0	120,0	127,5	100,0	37,5	-	-
	B	107,6	101,0	102,7	95,8	79,5	49,1	40,2
	$\Sigma$	107,4	101,5	103,3	96,0	78,2	47,7	39,0
10	P	100,0	100,0	112,3	100,0	50,0	-	-
	B	109,7	107,6	110,8	72,1	68,9	51,0	49,4
	$\Sigma$	109,4	107,3	110,8	73,0	68,3	49,4	47,9

Примечание: P - Pyrrophyta; B - Bacillariophyta;  $\Sigma$  - общая численность клеток фитопланктона.

Т а б л и ц а 3

Динамика численности клеток (в % к контролю) природных популяций фитопланктона Рижского залива в зависимости от концентрации свинца в воде (время проведения эксперимента июнь-июль)

Длительность эксперимента, сут	Систематическая группа фитопланктона	Концентрация свинца, мкг/л			
		100	500	1000	1500
1	С	94,9	57,1	-	-
	Р	100,0	75,0	50,0	50,0
	В	116,7	66,7	83,3	16,7
	Сн	120,0	90,0	100,0	40,0
	Σ	103,7	66,7	39,3	14,8
3	С	60,0	40,0	-	-
	Р	133,3	100,0	33,3	41,7
	В	140,0	60,0	60,0	40,0
	Сн	250,0	100,0	87,5	100,0
	Σ	103,8	60,0	28,8	26,3
5	С	40,0	5,0	-	-
	Р	67,5	66,7	33,3	-
	В	200,0	125,0	75,0	50,0
	Сн	150,0	100,0	100,0	75,0
	Σ	79,3	38,9	25,8	19,4
7	С	23,6	-	-	-
	Р	50,0	50,0	25,0	-
	В	100,0	133,3	100,0	100,0
	Сн	150,0	25,0	68,8	52,5
	Σ	58,6	27,6	32,8	24,8
10	С	62,5	-	-	-
	Р	33,3	33,3	40,0	-
	В	125,0	75,0	125,0	50,0
	Сн	100,0	150,0	50,0	50,0
	Σ	78,9	52,6	43,2	21,1

Примечание: С - Cyanophyta; Р - Euglenophyta;  
В - Bacillariophyta; Сн - Chlorophyta;  
Σ - общая численность клеток фитопланктона.

Т а б л и ц а 4

Изменение относительной (в % к контролю) интенсивности фотосинтеза природных сообществ фитопланктона Рижского залива в зависимости от концентрации свинца в воде

Длительность эксперимента, сут	Концентрация свинца, мкг/л							
	1	5	10	50	100	500	1000	1500
Апрель - май								
1	105,0 ±5,2	106,5 ±3,9	107,8 ±6,1	96,3 ±7,2	114,7 ±6,4	11,5 ±8,4	52,0 ±8,0	-*
3	112,6 ±2,6	121,4 ±3,1	125,5 ±3,4	123,2 ±6,1	105,8 ±8,4	51,6 ±3,2	40,6 ±8,1	-
5	115,6 ±3,8	108,4 ±6,4	116,3 ±26,2	50,4 ±4,2	51,2 ±2,6	55,3 ±6,4	38,6 ±6,4	-
7	119,7 ±7,9	109,4 ±2,6	98,5 ±6,8	65,4 ±2,3	66,4 ±4,8	48,3 ±6,4	26,4 ±2,9	-
10	106,4 ±7,1	115,3 ±3,4	116,2 ±9,1	68,2 ±4,1	60,4 ±4,6	49,6 ±3,1	20,2 ±5,0	-
Июнь - июль								
1	-	-	-	-	43,5 ±2,3	33,8 ±3,1	19,5 ±2,2	5,5 ±3,0
3	-	-	-	-	31,0 ±5,1	17,2 ±4,2	17,2 ±2,1	0
5	-	-	-	-	74,2 ±2,8	66,7 ±4,2	25,8 ±5,3	0
7	-	-	-	-	114,3 ±4,5	34,3 ±6,1	23,4 ±3,2	0
10	-	-	-	-	80,5 ±5,1	33,5 ±3,2	35,0 ±6,1	25,1 ±2,4

\* Данные отсутствуют.

эксперимента в присутствии 100 мкг Pb-л (см. табл. 4).

Критерием высокой чувствительности служат также изменения пигментного состава водорослей. Изучение количественных соотношений пигментов фитопланктона позволяет судить о физиологическом состоянии водорослей и их физиологической активности [17]. По результатам экспериментов, даже кратковременный контакт с ингибирующими концентрациями свинца приводит к нарушению процесса синтеза хлорофилла, что подтверждают количественные показатели пигментного состава водорослей и заметное обесцвечивание водорослевых клеток. Снижение количества хлорофилла "а", играющего ведущую роль в фотосинтетическом процессе, отмечено начиная с концентрации свинца 50 мкг/л (табл. 5). С повышением концентрации наблюдаются существенные различия в количествах хлорофилла "а" контрольных и экспериментальных систем. При концентрации токсиканта 1500 мкг/л прекращается синтез данного пигмента (концентрация хлорофилла "а" снижается на 98% по сравнению с контролем). Более высокая чувствительность этого показателя соответствует осени, времени снижения интенсивности развития фитопланктона (см. табл. 5). Уменьшение количества хлорофилла "а" наблюдалось при концентрации 100 мкг Pb-л в период осеннего эксперимента и 1000 мкг Pb-л в период весеннего эксперимента (см. табл. 5).

Увеличение концентрации свинца сопровождается снижением содержания хлорофилла "б". Наличие данного пигмента в составе фитопланктона после воздействия высоких концентраций свинца (до 1500 мкг/л) указывает на присутствие зеленых водорослей. Это, в свою очередь, свидетельствует о высокой устойчивости водорослей группы Chlorophyta к свинцу.

Физиологическое состояние и физиологическую активность фитопланктона характеризует отношение концентраций хлорофилла "с" и хлорофилла "а". С увеличением концентрации свинца снижается содержание хлорофилла "а" и повышается - хлорофилла "с", что указывает на затухание процесса развития фитопланктона.

В период наблюдения в составе фитопланктона преобладали следующие виды водорослей: во время весенних экспериментов -

Т а б л и ц а 5

Изменение содержания хлорофилла "а" (в % к контролю) природных сообществ фитопланктона Рижского залива в зависимости от концентрации свинца в воде (время проведения опытов апрель-май 1978 г.)

Длительность эксперимента, СУТ	Концентрация свинца, мкг/л							
	1	5	10	50	100	500	1000	1500
Апрель - май								
1	116,2 ±4,2	122,6 ±3,6	113,4 ±4,8	124,3 ±3,1	137,6 ±4,9	102,4 ±2,6	63,6 ±5,2	-*
3	124,1 ±3,1	136,9 ±4,1	129,8 ±5,3	118,4 ±4,2	113,6 ±5,1	70,4 ±4,6	50,9 ±6,2	-
5	120,1 ±4,6	136,6 ±2,9	119,2 ±4,9	97,4 ±2,6	98,6 ±3,6	69,6 ±3,3	49,3 ±7,6	-
7	122,9 ±5,2	112,1 ±5,0	101,8 ±5,2	92,6 ±4,3	85,6 ±4,2	4,9 ±4,6	45,4 ±5,4	-
10	110,1 ±5,3	109,4 ±4,6	112,8 ±5,6	100,4 ±3,6	87,4 ±6,1	83,6 ±6,3	42,6 ±6,8	-
Сентябрь								
3	-	-	-	-	87,9 ±3,9	56,3 ±6,1	23,0 ±4,3	1,5 ±8,1
5	-	-	-	-	88,6 ±2,6	50,4 ±4,3	28,1 ±5,1	18,6 ±5,4
7	-	-	-	-	81,9 ±4,3	61,2 ±6,0	27,5 ±4,4	18,1 ±7,0
10	-	-	-	-	86,7 ±6,1	63,6 ±5,6	34,6 ±6,3	34,3 ±7,2

\* Данные отсутствуют.

перидиниевые *Gonyaulax catenata*, *Exuviaea baltica*, диатомовые *Achnanthes taeniat*, *Coscinodiscus granii*, *Thalassiosira baltica*, во время летних - сине-зеленые *Gleocoryca turgida*, *Aphanizomenon flos-aquae*, перидиниевые *Gonyaulax catenata*, *Dinophysis baltica*, зеленые *Oocystis submarina*, во время осенних - сине-зеленые *Gleocoryca turgida*, перидиниевые *Dinophysis baltica*, диатомовые *Coscinodiscus granii*, *Thalassiosira baltica*. Исследованиями перестройки видового состава планктонного фитопланктона Рижского залива в присутствии свинца выявлены некоторые закономерности. Так, длительное воздействие ингибирующих доз металла сопровождается снижением видового разнообразия, что может служить показателем деградации экосистемы. Результаты экспериментов выявили относительную устойчивость диатомовых водорослей *Coscinodiscus granii*, *Achnanthes taeniat*, *Thalassiosira baltica*, перидиниевых *Gonyaulax catenata*, *Dinophysis baltica*, зеленых *Oocystis submarina*. Упомянутые виды водорослей способны к клеточному делению даже в присутствии высоких экспериментальных доз токсиканта - 1500 мкг РЬ.л. Наиболее чувствительны к воздействию свинца сине-зеленые водоросли *Aphanizomenon flos-aquae* и *Gleocoryca turgida*, массово распространенные в летнем фитопланктоне Рижского залива. Существенное снижение интенсивности прироста клеток сине-зеленых водорослей соответствует концентрации 100 мкг РЬ.л (см. табл. 3). Воздействие свинца в концентрации 500 мкг/л сопровождается снижением интенсивности роста сине-зеленых водорослей на 100% в течение 10 сут. Концентрации 1000 мкг РЬ.л летальна для представителей группы *Cyanophyta* уже в первые сутки эксперимента.

Различия токсикорезистентности отдельных видов водорослей служили причиной существенной перестройки видового состава фитопланктона в период эксперимента (см. табл. 3). Так, например, в начале летнего эксперимента видовой состав летнего фитопланктона в основном определялся сине-зелеными, перидиниевыми и зелеными водорослями. К концу эксперимента доминировали диатомовые и зеленые водоросли с преобладанием видов *Coscinodiscus granii* и *Oocystis submarina*. Полученные результаты

позволили ориентировочно определить последовательность изменения чувствительности отдельных систематических групп фитопланктона. По уровню снижения устойчивости к присутствию свинца морские и солоноватоводные водоросли Рижского залива располагаются следующим образом: зеленые - диатомовые - перидиниевые - сине-зеленые. Однако эта последовательность условна, так как степень интоксикации фитопланктона соединениями тяжелых металлов зависит от целого ряда биотических и абиотических факторов /16/.

По результатам исследований природных сообществ фитопланктона под воздействием свинца выявлены значительные различия токсикорезистентности водорослей в зависимости от сезона года. Весной, в период массовой вегетации фитопланктона в Рижском заливе, альгцидные свойства исследуемого металла проявляются при его более высоких концентрациях, чем осенью. Это свидетельствует о сезонной динамике токсических эффектов /11/. Вероятно, в этом обстоятельстве существенную роль играет "эффект биомассы" и температурный режим воды. Относительную устойчивость весеннего фитопланктона к свинцу определяет также преобладание в нем сравнительно устойчивых видов водорослей - *Gyrodinium catenata*, *Coccolodiscus granii*, *Thalassiosira baltica*, высокую токсикорезистентность которых подтвердили и эколого-токсикологические эксперименты с моновидовыми культурами одноклеточных водорослей Рижского залива /1/ (рис.3).

Таким образом, ингибирующее действие свинца на природные сообщества фитопланктона Рижского залива начинает проявляться с концентрации 50 мкг/л.

Высокочувствительным показателям токсичности свинца являются продукционные способности водорослей, что позволяет установить ингибирующее действие свинца при относительно низком уровне загрязнения.

Среди изученных групп фитопланктона Рижского залива наибольшей устойчивостью к действию свинца обладают зеленые водоросли, наименьшей - сине-зеленые. Различия токсикорезистентности водорослей служат причиной существенных изменений фито-

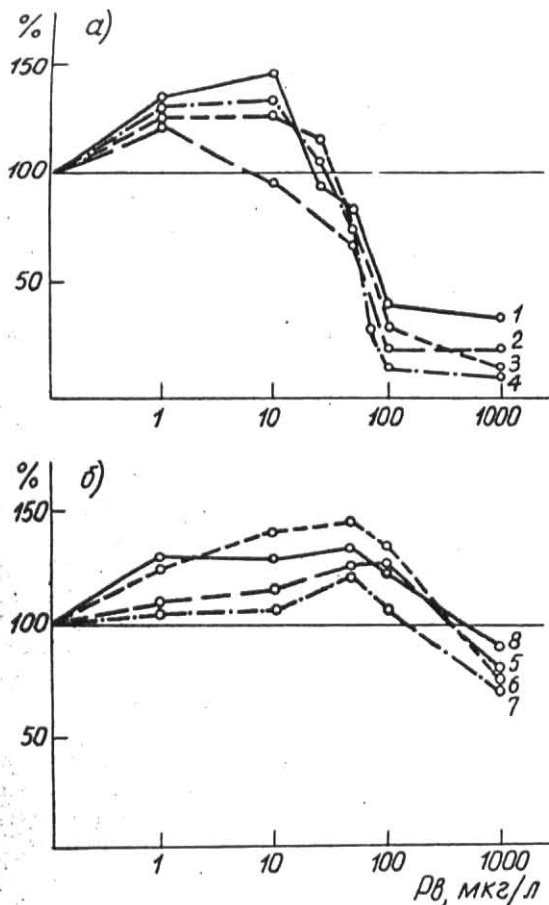


Рис. 3. Динамика относительной численности (в % к контролю) одноклеточных водорослей Рижского залива под воздействием свинца в условиях монокультуры (1-7) и природных сообществ фитопланктона (8) (продолжительность эксперимента 1 сут): 1 - *Botrydium elongatum*; 2 - *Chaetoceros costatum*; 3 - *Chaetoceros wighamii*; 4 - *Thalassiosira weissflogii*; 5 - *Coccolodiscus waikiki*; 6 - *Thalassiosira weissflogii*; 7 - *Dinorthis weissflogii*; 8 - природные сообщества фитопланктона.

ценоза в результате длительного воздействия ингибирующих доз свинца.

Хроническое действие высоких концентраций свинца сопровождается снижением видового разнообразия фитопланктона.

### С п и с о к л и т е р а т у р ы

1. Балодэ М.Я. Влияние изменений микрокомпонентного состава морской среды на развитие монокультур одноклеточных водорослей Рижского залива.—Экспериментальная водная токсикология. Рига, Зинатне, 1981, вып.7, с.141—157.
2. Бадаевков Э.И. Циклы миграции техногенных металлов в биосфере и принципы организации экологического мониторинга.—В кн.: Международный симпозиум по комплексному глобальному мониторингу загрязнения окружающей природной среды. Л., Гидрометеоздат, 1978, с.10—11.
3. Бругман Л. Определение цинка, кадмия и свинца в морской воде методом ампервольтометрии.—В кн.: Материалы симпозиума "Загрязнение солоноватых морей". Гдыня, 1974, с.21.
4. Грушко Я.М. Вредные неорганические соединения в промышленных сточных водах. Л., Химия, 1979. 160 с.
5. Ибрагим А.М., Патин С.А. Влияние ртути, свинца, кадмия и меди на первичную продукцию и фитопланктон некоторых прибрежных регионов Средиземного и Красного морей.—Океанология, 1975, т.15, № 5, с.886—890.
6. Дейнерте М.П., Сейсума Э.К., Андрушайтис Г.П. и др. Применение метода полиэтиленовых мешков в изучении влияния тяжелых металлов (Zn ;Pb ) на сообщества фито-, зоо- и бактериопланктона.—Экспериментальная водная токсикология. Рига, Зинатне, 1981, вып.7, с. 21—33.
7. Метелев В.В. Методика определения токсикозов по пероксидазной активности крови.—В кн.: Методика биологических исследований по водной токсикологии. М., Наука, 1971, с.73—76.

8. Миронов О.Г. Нефтяное загрязнение и жизнь моря. Киев, Наукова думка, 1973. 85 с.
9. Морозов Н.П., Демина Л.Л., Соколова Л.М., Прохорычева Н.П. Переходные и тяжелые металлы в воде и гидробионтах Балтийского бассейна.-Тр. ВНИРО. М., Пищевая пром-сть, 1974, т.100, с.32-36.
10. Морозов Н.П., Тихомирова А.А., Деминя Л.Л. и др. Микроэлементы в воде, взвешях и рыбах Балтийского бассейна. В кн.: Материалы I Всесоюзного симпозиума по океанографическим аспектам охраны вод от химического загрязнения. М., Наука, 1975, с.102-107.
11. Патин С.А. Влияние загрязнения на биологические ресурсы и продуктивность Мирового океана. М., Пищевая пром-сть, 1979. 303 с.
12. Строганов Н.С. Методика определения токсичности водной среды.-В кн.: Методика биологических исследований по водной токсикологии. М., Наука, 1971, с.14-61.
13. Тихомирова А.А., Морозов Н.П., Патин С.А. Ртуть, свинец и кадмий в поверхностных водах Балтийского моря.-В кн.: Материалы I Всесоюзного симпозиума по океанографическим аспектам охраны вод от химического загрязнения. М., Наука, 1975, с.150-153.
14. Каченко В.И., Мартина С.В., Луканкина Е.В. Методика проведения токсикологических опытов и некоторые результаты действия металлов на морские одноклеточные водоросли.-Тр. ВНИРО. М., Пищевая пром-сть, 1974, т.100, с. 63-67.
15. Узобб Л. Индикаторы ферментов и метаболизма. М., Мир, 1966. 350 с.
16. Фиденко О.Ф., Хоботьев В.Г. Загрязнение металлами.-Общая экология, биоценология, гидробиология. М., ВИНТИ, 1976, т.3, с.110-150.
17. Хоботьев В.Г., Капков Б.И. Культивирование зеленых водорослей и использование их в токсикологических экспериментах.-В кн.: Методика биологических исследований по водной токсикологии. М., Наука, 1971, с.219-331.

18. Школьник М.Я. Микроэлементы и нуклеиновые кислоты.-Успехи современной биологии, 1969, т.67, № I, с.3-23.
19. Алешин А.А. Potential bioassay of natural seawater and influence of certain trace elements on the growth of phytoplankton organisms.-Helgoländer wiss. Meeresunters., 1970, Bd.20, N I-4, S.229-248.
20. Brügmann L. Zur Verteilung einiger Schwermetalle in der Ostsee.-Acta hydrochem. hydrobiol., 1977, Bd.5, N I, p. 3-21.
21. Determination of photosynthetic pigments in sea water. UNESCO, 1966. 69 p.
22. Gupta R.S. On some metals in the Baltic.-AMBIO, 1972, vol.I, N 6, p.226-230.
23. Erickson S.J. Toxicity of copper to *Thalassiosira pseudonana* in enriched inshore sea water.-J. Phycol., 1972, vol.8, p. 318-323.
24. Harris R.C., White D.B., Macfarlane R.B. Mercury compounds reduce photosynthesis by phytoplankton.-Science, 1970, vol. 170, N 3959, p. 736-737.
25. Hartung R. Biological effects of heavy metal pollutants in water.- In: Metal ions biological systems, London, 1973, vol.40, p.161-172.
26. Kremling K. Voltametrische Messungen über die Verteilung von Zink, Kadmium, Blei und Kupfer in der Ostsee.-Kieler Meeresforschungen, 1973, Bd.29, S.77-84.
27. Parsons T.R., Strickland I.D.H. A manual of sea water analysis. Ottawa, 1960, p.107-112.
28. Parsons T.R., Strickland I.D.H. A practical handbook of seawater analysis. Ottawa, 1968, 311 p.
29. Patin S.A., Ajvasova L.E. Ecologo-toxicological aspects of chemical pollution of the Baltic Sea.- Ambio Special Report, 1977, N 5, p. 57-59.

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
КОМИТЕТ СССР  
ПО ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИИ  
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
ОКЕАНОГРАФИЧЕСКИЙ  
ИНСТИТУТ

USSR STATE COMMITTEE  
FOR HYDROMETEOROLOGY  
USSR STATE OCEANOGRAPHY  
INSTITUTE

ИССЛЕДОВАНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА  
В СИСТЕМЕ МОНИТОРИНГА  
БАЛТИЙСКОГО МОРЯ  
И ДРУГИХ МОРЕЙ СССР

PHYTOPLANKTON STUDIES  
IN THE MONITORING OF THE SEAS,  
WITH REFERENCE  
TO THE BALTIC SEA

Под редакцией  
И. Я. АГАРОВОЙ, Е. Ю. ГУПАЛО

Edited by I. AGAROVA, E. GUPALO



МОСКВА · МОСКОВСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ ГИДРОМЕТЕОИЗДАТА — 1991

HYDROMETEOROIZDAT (MOSCOW DIVISION) — 1991

## СУТОЧНЫЕ КОЛЕБАНИЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ФИТОПЛАНКТОНА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

М.Я. БАЛОДЕ (Институт биологии АН ЛатвССР)

Картина пространственного распределения планктонных водорослей морей и океанов в большинстве случаев создается на базе эпизодических измерений структурных и функциональных характеристик фитопланктона. На основании таких данных обычно дают характеристику состояния фитопланктонного сообщества исследуемого водоема, поэтому получаемое представление о состоянии биоты водоема и о его экосистеме в целом не всегда соответствует действительности.

Особенно актуальным вопрос становится при изучении пространственно-временного распределения фитопланктона Балтийского моря, своеобразие биоты которого определяется особенностями экологической истории и географических условий. Немаловажную роль в отражении достоверной картины пространственного распределения фитоценозов играет учет суточного ритма структурных характеристик фитопланктона [1, 2, 4, 9].

### Материал и методика

С целью исследования суточных колебаний численности и биомассы фитопланктона мы провели трехсуточные съемки 10–12 августа 1983 г. на комплексной многосуточной станции № 13 Экспериментального полигона (ЭОКП) в районе Вентспилса (во время межведомственной экспедиции по проекту "Балтика") и 13–16 сентября 1987 г. в приурезовой зоне (на изобате 0,5 м) Рижского залива в районе пос. Меллужи. Пробы фитопланктона брали через каждые 3 ч (14 сентября), 6 ч (остальные дни).

Пробы концентрировали методом обратной фильтрации через ядерные фильтры с диаметром пор 1 мкм. Фильтровали 0,5 л (Рижский залив) или 1,0 л (ст. 13) воды. Для консервации проб использовали раствор Люголя с уксусной кислотой [6]. Учет фитопланктона проводили в счетной камере типа Пажотта объемом 1,3 мл. Биомассу рассчитывали методом геометрического подобия с использованием формул, рекомендованных для фитопланктона Балтийского моря [6]. Для синезеленых и зеленых водорослей учитывали число колоний, для остальных групп фитопланктона — число клеток.

### Результаты и обсуждение

Набор фитопланктона, встреченный в период исследования, весьма ограничен (табл.1). В августе 1983 г. доминирующими (наиболее многочисленными) видами были синезеленые водоросли *Aphanizomenon flos-aquae* и *Nodularia spumigena*, обычно вызывавшие "цветение" воды в Балтийском море во второй половине лета [2]. В сентябре 1987 г. основной группой фитопланктона были диатомовые водоросли, в список массовых видов входили *Chaetoceros* sp., *Coccinodiscus* sp., *Fragilaria crotonensis*, *Navicula* sp., *Nitzschia acicularis*, *Rhoicosphaeria curvata*. В связи с явным преобладанием в обеих съемках водорослей лишь одной таксономической группы, четких тенденций суточных изменений соотношения разных групп фитопланктона установить не удалось (табл.2,3). Такие изменения, однако, наблюдали осенью 1987 г. (при значительном видовом разнообразии фитопланктона) для двух доминирующих групп водорослей – *Cyanophyta* и *Bacillariophyta*. Численность синезеленых водорослей составляла 3–22% общей численности фитопланктона, численность диатомовых – 51–100%. В ночное время доля численности диатомовых и синезеленых водорослей заметно снижалась (у синезеленых обычно до менее 3%), однако соотношение этих двух групп оставалось на одном уровне (табл.3).

Таблица I  
Видовой состав фитопланктона

Вид	Встречаемость	
	Август 1983 г.	Сентябрь 1987 г.
<i>Cyanophyta</i>		
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L.) Ralfs.	D	+
<i>Chroococcus turgidus</i> (Kütz.) Nag.	+	
<i>Gomposphaeria lacustris</i> Chod.	+	+
<i>Microcystis aeruginosa</i> Kütz.	+	
<i>Microcystis</i> sp.	+	
<i>Nodularia spumigena</i> Mertens	D	
<i>Chlorophyta</i>		
<i>Monoraphidium contortum</i> (Thuret) Kom.-Leg.		+
<i>Oocystis borgei</i> Snow		+
<i>O. solitaria</i> Wittr.		+
<i>O. submarina</i> Lagerh.	+	+
<i>Pediastrum boryanum</i> (Turp.) Menegh.		+
<i>Pediastrum</i> sp.		+
<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagero.) Chod.		+
<i>S. ecornis</i> (Ehr.) Chod.		+
<i>S. quadricauda</i> (Turp.) Breb.		

Вид	Встречаемость	
	Август 1983 г.	Сентябрь 1987 г.
Pyrrophyta		
<i>Dinophysis baltica</i> (Fauvel) Kof. et Skog.	+	+
<i>D. rotundata</i> Clap. et Lemm.		+
<i>Exuviaella baltica</i> Lemm.	+	
Bacillariophyta		
<i>Caloneis</i> sp.		+
<i>Chaetoceros danicus</i> Cl.		+
<i>Ch. wighamii</i> Bright.	+	D
<i>Chaetoceros</i> sp.	+	D
<i>Cocconeis pediculus</i> Ehr.		+
<i>Coscinodiscus granii</i> Hough.		D
<i>Diatoma elongatum</i> (Lyngb.) Ag.		+
<i>D. vulgare</i> Bory		+
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitt.		+
<i>Fragilaria</i> sp.		+
<i>Melosira varians</i> Ag.		+
<i>Melosira</i> sp.		+
<i>Navicula cryptocephala</i> Kutz.		+
<i>N. gracilis</i> Ehr.		+
<i>Navicula</i> spp.		+
<i>Nitzschia acicularis</i> W. Sm.		+
<i>Rhoicosphaenia curvata</i> (Kutz.) Grun.		+
<i>Synedra acus</i> Kutz.		+
<i>S. ulna</i> (Nitzsch.) Ehr.		+
Euglenophyta		
<i>Trachelomonas</i> sp.		+

Примечание. D - доминирующие (наиболее многочисленные) виды.

Суточный ритм колебаний общей численности и биомассы фитопланктона проявлялся довольно отчетливо. Днем отмечали позростание численности и биомассы планктонных водорослей с максимумом после полудня, далее наблюдали снижение этих показателей (рис. 1-3). Амплитуда суточных колебаний количественных характеристик фитопланктона была весьма значительной, максимальная численность превышала минимальную в 2-4 раза (рис. 1, 3). Например, средневзвешенная численность фитопланктона в слое 0-20 м в августе 1983 г. в течение

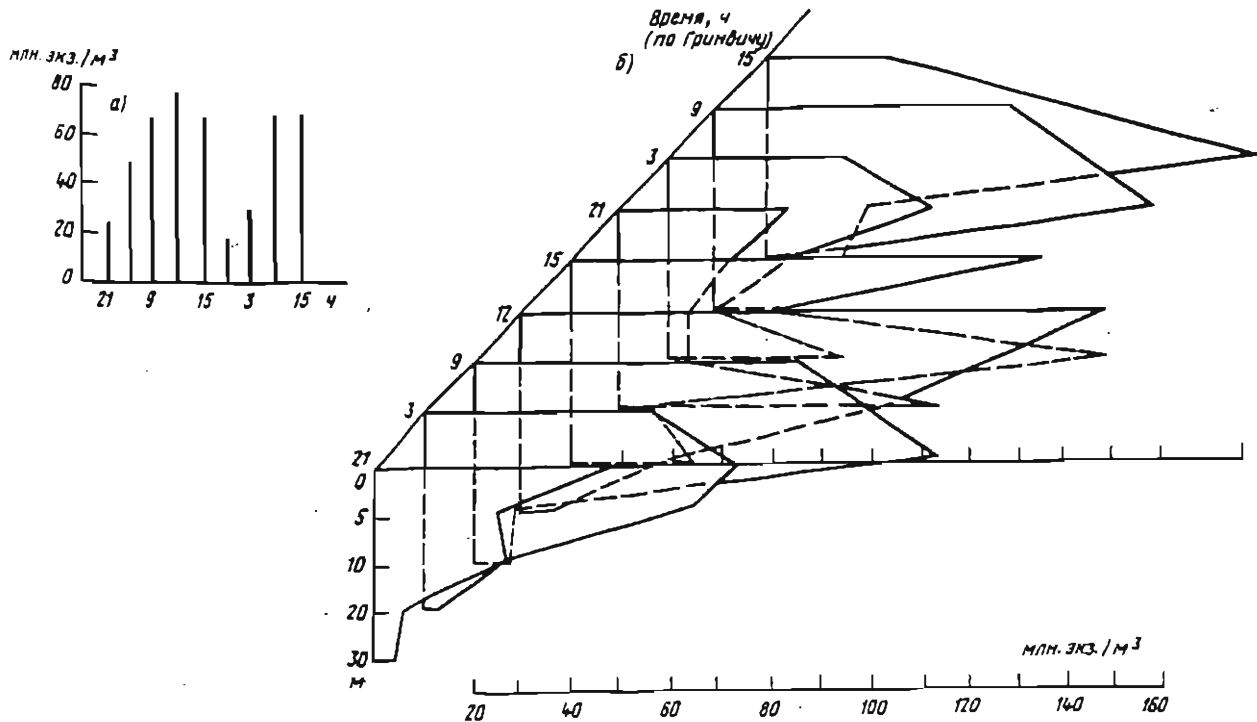


Рис. 1. Суточная динамика численности фитопланктона Балтийского моря в районе Вентспилса (ст. 13) 10-12 УШ 1983 г.:  
 а - средневзвешенная численность в слое 0-20 м, б - вертикальное распределение

Таблица 2

Суточные изменения численности фитопланктона Балтийского моря на одной станции в районе Вентспилса в августе 1983 г.

Дата	Время (по Гринвичу)	Численность фитопланктона, млн. экз./м <sup>3</sup>			
		поверхностный слой			слой 0-20 м
		общее количес- тво	% Cyanophyta	% Bacillariophyta	средневзвешенная численность
10 УШ	21	52,8	94	3	25,4
11 УШ	3	48,0	83	1	47,8
	9	68,8	99	1	66,0
	12	120,0	95	1	75,4
	15	96,0	97	1	66,2
	21	35,2	96	1	18,6
	12 УШ	3	33,6	99	1
9		59,2	99	1	65,6
15		22,4	99	1	68,0

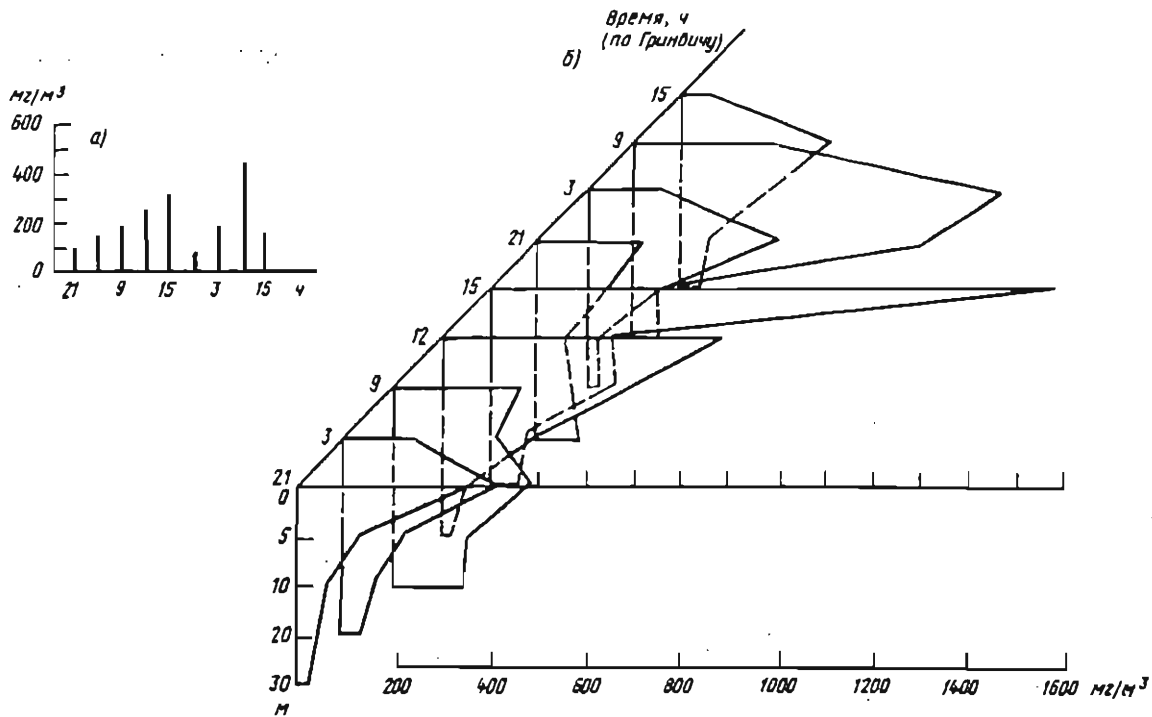


Рис. 2. Суточная динамика биомассы фитопланктона Балтийского моря в районе Вентспилса (ст. I.3) 10-12 УШ 1983 г.:  
 а - средневзвешенная биомасса в слое 0-20 м, б - вертикальное распределение

суток (с 3 ч 11 августа до 3 ч 12 августа) колебалась в пределах  $1,9 \cdot 10^7$  –  $7,5 \cdot 10^7$  экз./л, а биомасса менялась от 109 до 268 мг/м<sup>3</sup>.

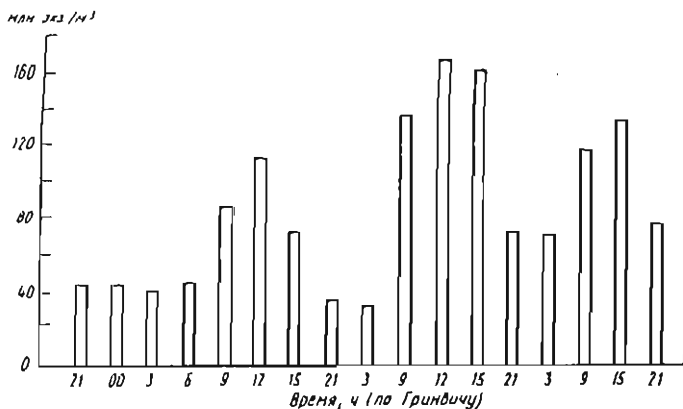


Рис.3. Суточная динамика численности фитопланктона приустьевой зоны южной части Рижского залива на изобате 0,5 м (пос.Меллужи) 13–16 IX 1987 г.

Аналогичные колебания наблюдали осенью 1987 г. (табл.3). При этом суточные колебания численности и биомассы фитопланктона часто были более заметны, чем изменения этих показателей по дням для определенного времени суток. Так, с 6 по 10 августа 1983 г. средняя численность фитопланктона в слое 0–20 м в 12 ч менялась от  $0,8 \cdot 10^7$  до  $3,4 \cdot 10^7$  экз./л.

Отчетливый суточный ритм численности и биомассы микроводорослей Балтийского моря, когда максимальные значения этих показателей отмечали после полудня, описан для разных районов Балтийского моря [1, 5, 7, 8]. Например, в районе Арконской впадины биомасса микроводорослей в течение суток менялась от 10,4 (00 ч) до 14,6 (15 ч) мгС/м<sup>3</sup> [5]. Аналогичные изменения отмечены для концентрации хлорофилла [4, 8].

Суточные изменения количественных характеристик фитопланктона связывают прежде всего с изменением освещенности [1, 4, 7, 8]. Показано, что суточные изменения фотосинтеза фитопланктона аналогичны наблюдаемым у высших растений [2]. В качестве других факторов приводят размножение преимущественно в определенное время суток и гравитационное осаждение [7, 8], выедание зоопланктоном [5]. Для синезеленых водорослей существенное значение может иметь изменчивость интенсивности перемешивания, так как их скопление у поверхности за счет пониженного удельного веса возможно только в тихую погоду [5].

Таблица 3

Численность Cyanophyta (I), Bacillariophyta (II) и общая численность фитопланктона (III) в приурзовой зоне южной части Рижского залива (пос.Меллужи) на изобате 0,5 м в сентлоре 1987г.

Дата	Время, ч (по Гринвичу)	Численность фитопланктона, млн.экз./м <sup>3</sup>		
		I	II	III
13 IX	21	5,0 (11)	38,9 (86)	45,2
14 IX	00	2,6 (6)	35,5 (77)	46,0
	3	1,3 (3)	26,3 (61)	43,3
	6	5,0 (11)	23,8 (51)	46,4
	9	13,8 (22)	37,7 (59)	87,9
	12	20,0 (18)	76,7 (67)	114,3
	15	13,1 (17)	40,7 (54)	76,2
15 IX	21	-	43,1 (93)	46,3
	3	-	31,5 (92)	34,1
	9	10,0 (7)	92,2 (67)	138,1
	12	12,6 (7)	123,0 (73)	169,4
	15	34,2 (21)	129,0 (79)	163,2
	21	-	70,3 (100)	70,3
16	3	3,8 (5)	69,0 (95)	72,8
	9	10,0 (8)	98,4 (82)	119,6
	15	13,7 (10)	120,9 (90)	134,5
	21	6,3 (8)	66,5 (87)	76,6

Примечание. Скобки - процент от общей численности.

С учетом того, что период нашего исследования соответствует периоду интенсивного развития фитопланктона [2], можно предположить, что суточные колебания интенсивности выедания заметно влияли на изменения численности и биомассы фитопланктона. По данным Т.С.Летипа, рачки обычно потребляют не только массовые виды фитопланктона, численность которых составляет более  $5 \cdot 10^6$  кл/м<sup>3</sup>, но также избирательно - крупные водоросли, численность которых может не превышать  $10^4$  кл/м<sup>3</sup> при высокой биомассе [2, 3]. Таким образом, с выеданием могут быть связаны значительные суточные колебания биомассы фитопланктона.

Результаты проведенного нами исследования свидетельствуют о необходимости придерживаться определенного времени при сборе материала по фитопланкtonу. Отбор проб фитопланктона Балтийского моря желательно проводить с 9 до 15 ч по Гринвичу, когда наблюдаются максимальные концентрации водорослей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Виллен Г., Вигквист Э.М. Фитопланктон открытых вод Балтийского моря в июле 1979 г. - В кн.: Исследования экосистемы Балтийского моря. Вып.2. Л., Гидрометеоиздат, 1985, с.160-170.
2. Очерки по биологической продуктивности Балтийского моря. Т.2. М., 1984. - 374 с.
3. Петипа Т.С., Сорокин Ю.И., Ланская Л.А. Исследования по питанию *Acartia clausi* Giesbr. с помощью радиоуглеродного метода. Биология моря. Вып.19. - Киев.: Наукова думка, 1970, с.166-182.
4. Петипа Т.С. Трофодинамика копепод в морских планктонных сообществах. - Киев.: Наукова думка, 1981. - 242 с.
5. Шultz С., Бройель Г. Изменения первичной продукции, хлорофилла "а", фито- и зоопланктона во время якорной стоянки в районе Архонской впадины в июле 1971 г. - В кн.: Труды XII конференции балтийских океанографов и УП совещания экспертов по водному балансу Балтийского моря. Л., Гидрометеиздат, 1981, с. 400-411.
6. Recommendations for marine biological studies in the Baltic Sea. - BMB N 5, 1979, p. 5-25.
7. Renk H., Ringer Z., Torbicki H. et al. Diurnal changes of phytoplankton biomass in the Gdansk Deep, May 1972. Merentutkinslait. Julk., 1975, vol.39, p. 49-57.
8. Renk H., Boruwiak M., Makoniészny J., Ochocki B. Dobowe fluktuacje biomasy fitoplanktonu. Biol. Morza, 1985, vol.46, p. 151-180.
9. Schulz S., Breuel G. On the variability of some biological parameters in the summer pelagic system of the Arkona Sea. Limnologia, 1984, vol.15, N 2, p.365-370.

DIURNAL CHANGES IN BALTIC PHYTOPLANKTON

M.J.BALODE

In August 1983 at the standard station near Ventspils and in September 1987 in the coastal area of the Riga Bay phytoplankton abundance and biomass gradually increased in the morning and maxima were recorded at about midday. Diurnal changes were much stronger than day-to-day variability. Possible effects of grazing, irradiance and water mixing are discussed. Phytoplankton samples in the Baltic Sea are to be collected between 9 and 15 o'clock GMT.

## СОСТАВ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА

В.Н.НИКУЛИНА (Государственный гидрологический институт)

Акватория Финского залива, на которой проводились исследования, интенсивно используется для рекреации, рыбного промысла, грузовых и пассажирских перевозок. На востоке она включает в себя Невскую губу, на западе ограничена меридианом мыс Шепелево – мыс Флотский. Изучение фитопланктона в течение пяти лет (с 1982 по 1986 г.) и сравнение с немногочисленными предыдущими исследованиями, проводившимися на данной акватории [1, 3, 4, 7], позволили выявить его характерные особенности и уточнить влияние антропогенного воздействия на состав планктонных водорослей.

В настоящей работе обсуждаются материалы, касающиеся только восточной части Финского залива: результаты исследований фитопланктона Невской губы опубликованы ранее [6].

Средняя глубина Финского залива в районе исследований составляет 17 м, максимальная – 30 м, время водообмена – 0,17 года. Средняя за май – октябрь соленость воды – около 2‰, с изменениями с востока на запад и от поверхности ко дну – в пределах 0,5–6‰.

### Материал и методы

Материал собирался по сетке станций (рис.1) в течение вегетационного сезона (май – октябрь). Были выделены опорные точки (ст. 1, 15, 16, 19, 23), где пробы отбирали по горизонтам (через 5 м) каждые 20 дней, на остальных – интегрированные из эвфотической зоны (слой 0 – 3–16 м). Количественные пробы (объем 0,7 л) фиксировали формалином, отстаивали в течение 7 – 10 сут с последующим отцеживанием до 30 – 50 мл. Водоросли подсчитывали в камерах Нанотта объемом 0,02 и 0,05 мл, биомассу определяли общепринятым расчетным способом.

За единицу численности водорослей принимали клетку. У синезеленых пилчатых форм, где клетки просматривались нечетко (*Aphanizomenon*, *Oscillatoria*), измеряли длину всего трихома и делили на 6, принимая в среднем длину клетки равной 6 мкм. У колониальных слизистых форм (*Microcystis*, *Gomphosphaeria*, *Coelosphaerium*) подсчитывали число клеток в "эталонной" колонии размером 20 мкм<sup>2</sup>, затем измеряли площадь колонии и учитывали количество клеток во всем ее объеме.



**18 th CONFERENCE  
OF THE BALTIC  
OCEANOGRAPHERS**

**ST.PETERSBURG,RUSSIA  
23-27 NOVEMBER,1992**

**PROCEEDINGS  
vol.1**

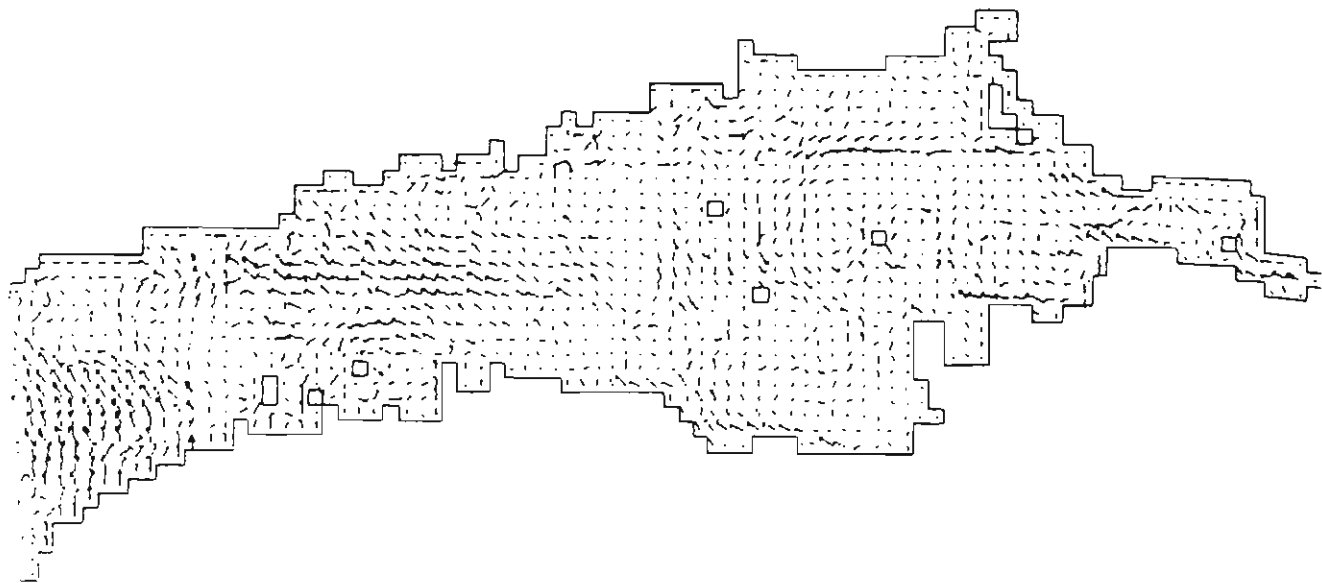


Fig.7 Calculated velocity field in the surface layer after three weeks modelling period.

THE BALTIC SEA AND THE RIGA GULF NEARSHORE AREA  
ENVIRONMENT STUDIES

18 th Conference of the Baltic Oceanographers, St-Petersburg, november 1992.

Apine S.\* , M. Balode\*, E. Boikova\*, R. Laganovska\*, G. Lagzdina\*,  
R. Filmanovicha\*, A. Auzina\*, P. Pallo\* and R. Gaumiga\*\*

\* Institute of Biology, Laboratory of Marine Biology, 3 Miera Street,  
Salaspils, LV 2169, Latvia

\*\* Institute of Fisheries Research, Ministry of Fisheries of  
Republic of Latvia, 6 Daugavgrivas Street, LV 1049, Riga

ABSTRACT

Results of the coastal studies in the areas Ainazi - Saulkrasti and Gipka - Ovisi are summarized. Quantitative and qualitative transformations in plankton and benthos organisms and ichthyofauna have been studied under anthropogenic load. Hydrochemical regime of the coastal areas has been estimated. Pollution level was evaluated according to saprobity degree and trophic level. Suggestions have been made for the protection of the nearshore area. The results can attract the interest of biologists, ichthyologists and specialists of nature conservation.

INTRODUCTION

In the study of the Baltic Sea a particular attention is being paid to the coastal zone which is an important part of ecosystem according to both the reproduction and protection of nature resources and economic point of view.

Investigations of the recent 25 years carried out at the Latvian Institute of Biology speak about a considerable eutrophication of the nearshore areas of Baltic and the Gulf of Riga. This process is indicated by such characters as lowered water transparency, increased accumulation of biogenous elements high level of organic stuff in water, essential structural transformations in biocenoses on various trophic levels express by replacement of dominating species and the increase in the total biomass.

In the coastal areas of the Gulf of Riga, particularly its southwest part, a bloom of algae not typical for the gulf has been observed (toxic blue algae *Microcystis aeruginosa*) lowering the quality of water. Structural transformations in biocenoses were observed in plankton heterotrophic part as well. Along the coastline of Vidzeme and Kurzeme high bacterial pollution has been stated. The sanitary norms have been exceed by 2.3 - 240 times in spring in 50 % of cases and in summer in 60 - 70 % of cases. Therefore bathing in many areas is prohibited.

In the result of increased eutrophication negative tendencies have been observed in the development of micro-, mesozooplankton and macrozoobenthos which being a food basis for fish, can result in great losses in fish-farming. The structural changes in microzooplankton in the Riga Gulf coastal wastes are related with a lowered species diversity, increased average biomass, and mass development of separate autotrophic ciliate forms ( *Mesodinium rubrum*, in particular ) which facilitate active utilization of biogenous stuff and indicate to their importance in the cycling of biogenous stuff.

In the development of mesozooplankton an increase of rotifer ( *Rotatoria* ) number and biomass was observed which use mixed type of food : ultrastolon, tiny algae, unicellulars, bacteria. The investigations revealed an increased role of filtrators and deposit feeders ( *Macoma balthica* ) and a decreased role of *Monoporeia affinis* ( indicator of a relatively clean environment ) in the structure of macrozoobenthos. Negative features of eutrophication are detected also in also in inhibited development of macrophytes, shifted fish spawning areas etc.

In 1991 there was done complex hydrochemical and hydrobiological studies along the coast of the Gulf of Riga and Baltic. The main task was to find out the present ecological situation and evaluate the nearshore pollution level in order to develop corresponding legislation for the protection of coastal areas.

#### MATERIAL AND METHODS

Ecosystem investigation in the coastal areas of the Gulf of Riga and the Baltic Sea was carried out in spring ( April - May ) and summer ( June - July ) of 1991. Sampling were carried out in pseudolittoral and sublittoral ( to 20 m depth ) on 39 stations ( fig. 1 ) on 0.5, 5, 10 and 20 m horizons. Sampling and treating was held according adopted methods ( 1, 5 - 9; 11 - 17 ).

#### RESULTS AND DISCUSSION

Results of the hydrochemical and hydrobiological studies indicate on a heavy anthropogenic load on the coastal zone of the Gulf of Riga and the Baltic Sea in the area Saulkrasti - Ainazi and Gipska - Ovisi. One of the main its indicators is eutrophication related with transformations in biocenoses and resulting in the increase of biological production accompanied by water " bloom ", changes in species composition and replacement of dominating species. A strong eutrophication of Vidzeme and Kurzeme areas is proved by high hydrochemical indices ( BOD 5 maxima 9.7 mg/l, oxidation of permanganate 14.4 mol/l, N-NO<sub>3</sub> - 38.2 mol/l, N-NO<sub>2</sub> - 0.93 mol/l, NH<sub>4</sub> - 24.3 mol/l, P-PO<sub>4</sub> - 1.03 mol/l ) facilitating an intensive development of plankton and benthos organisms. According to criteria plankton development the shallow water ecosystems is characterized by a beta-alfa mesosaprobic pollution level as indicated by the total number of bacteria reaching up to 8 million cells/ml ( fig. 2 ). One of the most important indicators to fecal pollution - the number of coliform bacteria per 1 l ( coli - index ), reveals a high bacterial pollution of the coastal waters ( fig. 2 ), particularly in the recreation zone where the sanitary permissible

levels ( 1000 cells/l ) in most of the station are exceeded 2 - 3 times. In 92 % of the cases observed water " bloom " was marked. Indicators of phytoplankton quantitative composition ( fig. 2 ) speak about intensive development of phytoplankton, particularly in spring. At the Vidzeme coast they were 0.1 - 9.4 ( mean 2.4 ) milliard units/m<sup>3</sup> and 0.2 - 13.2 ( mean 3.0 ) g/m<sup>3</sup>, and at the Kurzeme coast 0.8 - 18.9 ( mean 4.8 ) milliard units/m<sup>3</sup> and 1.6 - 17.0 g/m<sup>3</sup> ( mean 6.4 ), respectively. At the same time phytoplankton of the shallow waters of Vidzeme and Kurzeme is characterized by low indices of species diversity, particularly in the estuary areas of small rivers, speaking about considerable biogenous load formed by the river discharges ( fig. 3 ).

The mean values of Shannon index at the coasts of Vidzeme and Kurzeme ( 2.2 and 2.4, respectively ) in spring and 2.3 and 1.9 ( in summer ) indicate to high productivity, to polluted coastal waters ( 3 ). The considerable specific weight of fresh water species, the drastic shifts in dominating species near the river estuaries and the essential difference in phytoplankton species composition in the shallow waters speak about the importance of inland runoff and the local pollution in the formation of phytocenosis of given area. In general, the development of microalgae according to quantitative indices in the given areas does not lag behind the development of phytoplankton organisms in the pseudolitoral zones of the southern gulf ( 3 ). Eutrophication of the Vidzeme and Kurzeme coastal areas is proved by the following characters: high phytoplankton biomass; abundant water " bloom " in spring and summer; presence of blue algae in spring phytoplankton; increased importance of diatoms in summer phytoplankton contributing to 90 % of the total algal number and to 87 % of the total biomass. It is distinguished by a demand of high level of biogenous elements in water, particularly it concerns *Skeletonema costatum* ( 2 ). Intensive algal development was observed also in the coastal sublittoral zone to the depth of 20 m.

The other members of food web ( except zooplankton ) also have high quantitative indices. In separate coastal biotopes ( Vaide, Irbe estuary, Randu meadows, Ovisi, right bank of Salaca, Silmali, Dunte, Skulte ) the number of ciliates reaches even 120 million ind./m<sup>3</sup> with the maximum in summer. In the mentioned areas a high increase of ciliate biomass has also been observed - from some tens to several thousand mg/m<sup>3</sup>, in Ovisi in summer even to 32 g/m<sup>3</sup> ( fig. 4 ). The low values of species diversity speak about unfavorable conditions for the development of ciliate associations in the mentioned stations.

The zooplankton contribution in biomass is rather low ( fig. 5 ) particularly in spring. It can be explained by various reasons: the low temperature during zooplankton development in spring 1991, outgrazing ( consumption ) of the organisms taking into consideration that the Vidzeme coastal area is the main spawning and feeding site for young fish and the plankton eating fish.

Macrozoobenthos studies also revealed a high trophic level of the investigated areas. The average total biomass of organisms in Vidzeme and Kurzeme coastal areas is 4 - 8 g/m<sup>2</sup> with maximum in Ovisi ( 4379 g/m<sup>2</sup> ). It is notable that filtrators and consumers of sediment deposits dominate in biocenose which are considered as eutrophication

In summer during more intensive recreation activities ( especially at the Vidzeme beaches ) and increased water temperatures, a growth in bacterioplankton, protozooplankton and mesozooplankton organisms numbers has been observed. Thus, the total number of bacteria in comparison with spring, increases by 2 - 4 times in most of the stations, the number of saprophytic bacteria ( 20 °C ) by 5 - 30 times. The average number of ciliates increases by 15 - 18 times, but the number and biomass of flagellates by 12 and 15 times, respectively, being mean 12 g/n<sup>3</sup>. Intensive development of Euglenophyta group contributes to a great increase of flagellates. The mean values of mesozooplankton biomass increases by 5 - 50 times. Due to a high increase of anthropogenic load in summer, the concentration of readily oxidized substances is also observed to be increasing, with the mean 3.93 mgO<sub>2</sub>/l, as well as that of ammonium nitrogen reaching 24.3 mol/l ( Gipka ).

In general the coastal areas of the Riga Gulf Vidzeme side, in comparison with those of Kurzeme and the open Baltic areas, are characterized by higher anthropogenic loads due to greater population density and essential differences in hydrologic regime. At the Vidzeme coast the population density is more than twice above of that of the Kurzeme coast ( 4 ). These areas are more affected also by discharge of the big rivers - Daugava, Lielupe and Gauja, while the main currents are diverted eastward, and they carry up to 80 % of the total river runoff. In addition, there is a great number of small streams at the Vidzeme coast, the catchment basins of them are in areas of intensive agriculture, its effect is most expressed in spring. All these factors influence considerably the hydrochemical and microbiological regime of the given areas. The hydrochemical parameters ( except  $\text{NH}_4$  ) characterizing the biogeochemical load are much higher at the Vidzeme coast than those at the Kurzeme coast. For example, in spring the mean concentrations of nitrate nitrogen and general phosphorus at the Vidzeme coastal areas are 0.55 mol/l, 16.0 l/l and 0.45 mol/l, respectively, but at the Kurzeme coast the values were 0.21 mol/l, 6.3 mol/l and 0.11 mol/l. The maximum values of biological oxygen demand have also been observed at the Vidzeme coast, its maximum was at the Skulte station on the 11 m depth, 9.65 mgO<sub>2</sub>/l at the water surface corresponding the 3.22 max. permissible concentrations. It is typical that off the shore the values of BOD<sub>5</sub> usually fall. If among coastal stations 63 % of them exceed 3.0 mgO<sub>2</sub>/l, then in deep water stations it occurs only in 7 % of stations.

The permanganate oxidation at the Vidzeme coast is on the average 1.5 times higher than at the Kurzeme coast. This relationship is existing also in deep water stations, though the absolute values are lower than those of the coastal stations. The amount of oxidation is affected by the inflowing small river waters ( in the area Ainazi - Krūve ) rich in humid substances.

The hydrochemical differences in the given coastal areas have a marked effect on the development of plankton and benthic organisms. Quantitative indices of organism number and biomass are lower at the Vidzeme coast in comparison with those at the Kurzeme coast.

Under an increased anthropogenic load the pollution types may be different. In addition to the stimulation of organism development caused mainly by readily destructed organic substances and biogenous elements, in the pseudolittoral zone of the Vidzeme coast an inhibiting effect was observed which could be caused by the presence of toxic components. In the result of it the structure of plankton and benthos organisms is transformed, their functioning and natural selfpurification processes are inhibited as it can be clearly seen at the Vidzeme coast in spring, particularly in the area Liepupe - Peterupe. In spite of comparatively high concentrations of organic stuff and biogenous elements being completely able to support plankton development, an inhibition of its development has been observed reflected in the values of plankton total biomass and the low values of species diversity index (mean 2.0 for phytoplankton and 0.4 for microzooplankton). This area is distinguished also by an extremely unfavorable sanitary state (fig. 2). The number of coli bacteria reaches its critical limits, by 240 times exceeding the sanitary permissible level. It endangers human health as far as it proves a constant fecal pollution. An unfavorable sanitary state in the Liepupe - Saulkrasti area has been observed up to 10 m depth as indicated by the development of bacterioplankton, nanoplankton and heterotrophic microplankton. Towards the centre of the Gulf the water quality improves. That is clearly illustrated by the changes in the total number of bacteria. In such a way, 3 - 5 km off shore the total amount of bacterioplankton has decreased twice in comparison in comparison with the shallow water zone, the amount of saprophytes up to 10 times and coli index to 500 times lower. The studies of phytoplankton, microzooplankton, mesozooplankton and benthos also indicate to poor ecologic state at the Vidzeme sea coast. According to the organism number and biomass the zooplankton of Vidzeme coastal areas reveals considerably lower indices in comparison with that of the Kurzeme coast, the average of Vidzeme areas being 1250 ind./m<sup>3</sup> and 7 µg/m<sup>3</sup> opposite to the Kurzeme values 34 330 ind./m<sup>3</sup> and 216 µg/m<sup>3</sup>, respectively. That could be explained by the difference in outgrazing rate and the pollution of the river area. The quantitative and qualitative indices of benthic fauna also prove about unfavorable conditions at the Vidzeme coast. Due to the small distance from the open Baltic the conditions at the Kurzeme coast are much better for benthos development. The same refers also the development of microzooplankton that is clearly proved by the discrepancies in indices of species diversity.

Unfavorable ecologic situation and increased anthropogenic load at the Vidzeme coast was observed along all the investigated areas and in all the trophic levels. That was proved also by ichthyologic studies: large-scale perishing of herring eggs, morphologically transformed herring embryos, decreased number of young fish, particularly in summer (by 1.7 times, in comparison with spring). The mentioned phenomena were extremely notable in the area Dunte - Saulkrasti that speaks about essential disturbances in reproduction of fish resources (particularly herring) and appears to be a result of constant pollution (proved by studies of 1984 - 1988).

According to the studies of ichthyofauna the coastal areas of Kurzeme and Vidzeme, in particular, are important feeding sites for economically used fish (herring, flounder, Baltic herring) and their

young. The fish catch at the Vidzeme coast is 11.6 thous. ind./hr, at the Kurzeme coast 5.3 thous. ind./hr, that of the young fish is 1.5 thous. ind./hr and 1.3 thous. ind./hr respectively.

The Vidzeme coastal areas are important for herring and eelpout spawning, particularly its northern areas Ainazi - Svetupe. The area between Liepupe - Saulkrasti which receives an increased anthropogenic load, is rather intensive spawning area for herring. These areas are important feeding places not only for marine fish ( herring, eelpout ), but also for fresh water fish ( perch, bream etc. ) and their young.

Saprobity indices are also different for both coastal areas. According to quantitative and qualitative composition of indicator organisms the southern areas of Vidzeme coast are polluted to alpha - eta - mesosaprobic degree, but in the areas between Dunte and Skulte the pollution reaches a polysaprobic level. While the areas at the Kurzeme coast are characterized as -mesosaprobic ones ( separate areas as Kolka, Mazirbe, Irbe, Lielirbe, Nikelbaka ) with a tendency to alpha - mesosaprobic level. A polysaprobic pollution was stated only in the area Purvciems - Melnsils. According to trophic level both coastal areas belong under eutrophic degree with some ultraeutrophic features.

#### REFERENCES

Ankar S. et al. Comparison Between Soviet and Swedish Methods of Sampling and Treating Soft Bottom Macrofauna. Contributions from the Zoological Laboratory University of Stockholm, N-23, 1978, p. 38.

Assessment of the effects of pollution on the natural resources of the Baltic Sea. Helsinki, N-58, 1980, p. 426.

Balode M. Fitoplanktona loma Rigas juras lica eitrofikacijas procesa. Vispasaules latviesu zinatnieku kongress, Riga, 1991.

Emsis I., Melluma A. Rigas juras lica aizsargjoslas izmantosana un uzraudziba, Riga, 1985, p.69.

Holmes W.A., A.D. McIntyre Methods for the Study of Marine Plankton ( IBP Handbook N-16 ), Oxford & Edinburgh, 1971, p. 334.

Methods of Seawater Analysis, ed. by K. Grasshoff, M. Ehrhardt, K. Jorgensen, 1983, p. 419.

Pankow H. Algenflora der Ostsee. II Plankton, Jena, 1976, p. 493.

Recommendations for marine biological studies in the Baltic sea, Helsinki, N-5, 1979, p. 38.

Tranter D.L., Heron A.C. Experiments of filtration in plankton studies. Austral. Journal of marine and freshwater research, 18, 1967.

10. Библиографический указатель по теме Библиографический анализ качества вод. Л., 1974.
11. Бойкова Э. Простейшие — биомониторы морской среды. Рига, 1989. с. 265.
12. Родина А. Методы водной микробиологии. М. 1965. с. 362.
13. Руководство по морским гидрохимическим исследованиям. под ред. Блинова Гидрометеоиздат, М., 1959., с. 255.
14. Руководство по методам химического анализа морских вод. Гидрометеоиздат. Л., 1977. с. 207.
15. Руководство по методам морской воды и донных отложений. Л., 1980, с. 190.
16. Унифицированные методы исследования качества вод. Ч. III. Методы биологического анализа вод. М., 1977
17. Шапиро Л. С. О методах сбора ихтиопланктонных проб. Тр. АтлантНИРО 1971, вып. 35, с. 146—154.

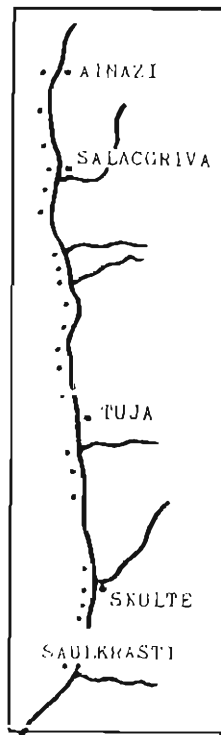
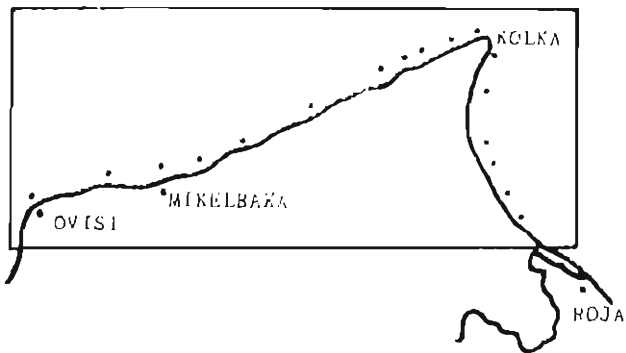
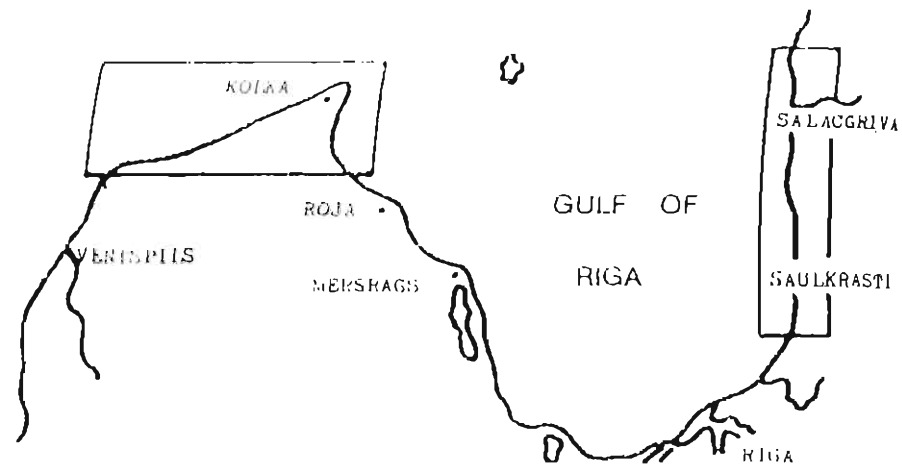


Fig 1 Location of sampling areas along the Latvian coastline in 1991.

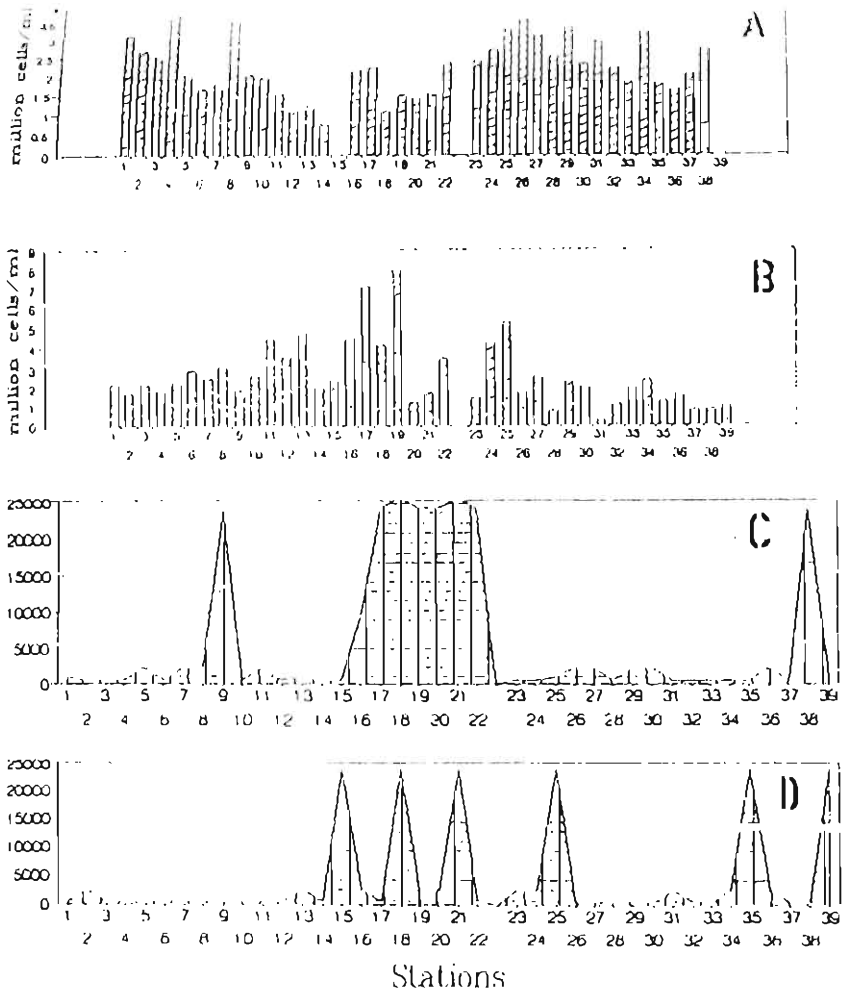


Fig. 2 The total bacterial number (A-spring, B-summer) and Coli index (C-spring, D-summer) in the Riga Gulf and the Baltic Sea nearshore area (pseudolittoral), 1991.

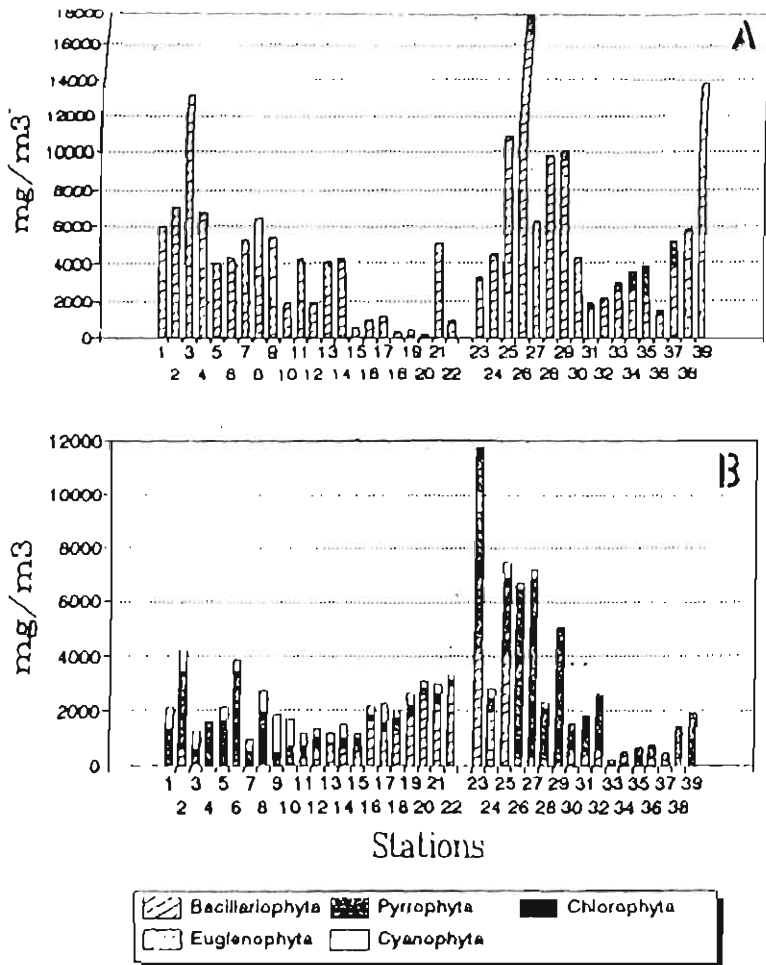


Fig. 3 The characteristic of phytoplankton structure in the Riga Gulf and the Baltic Sea nearshore area (A-spring, B-summer; pseudolittoral; 1991).

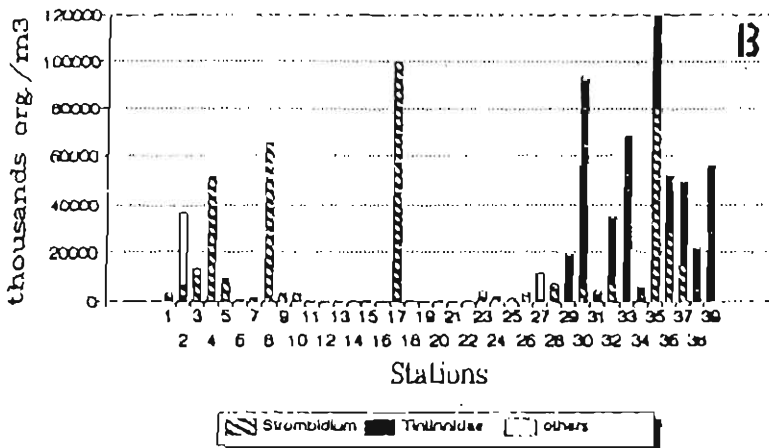
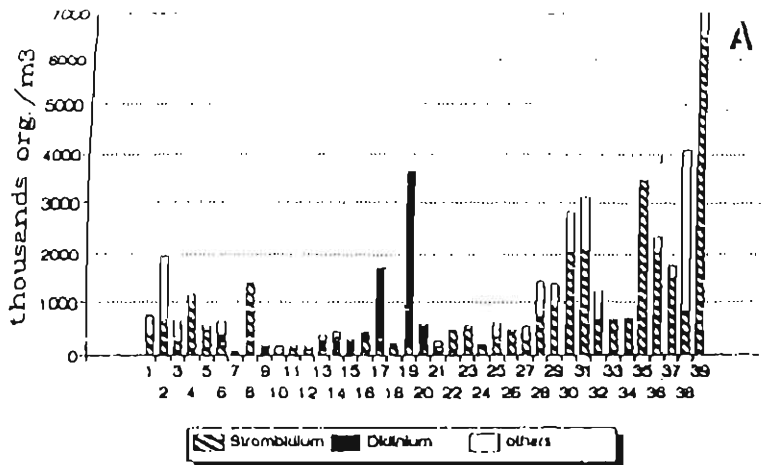


Fig. 4 The characteristic of microzooplankton (Ciliates) structure in the Riga Gulf and the Baltic Sea nearshore area (A-spring, B-summer; pseudolittoral; 1991.).

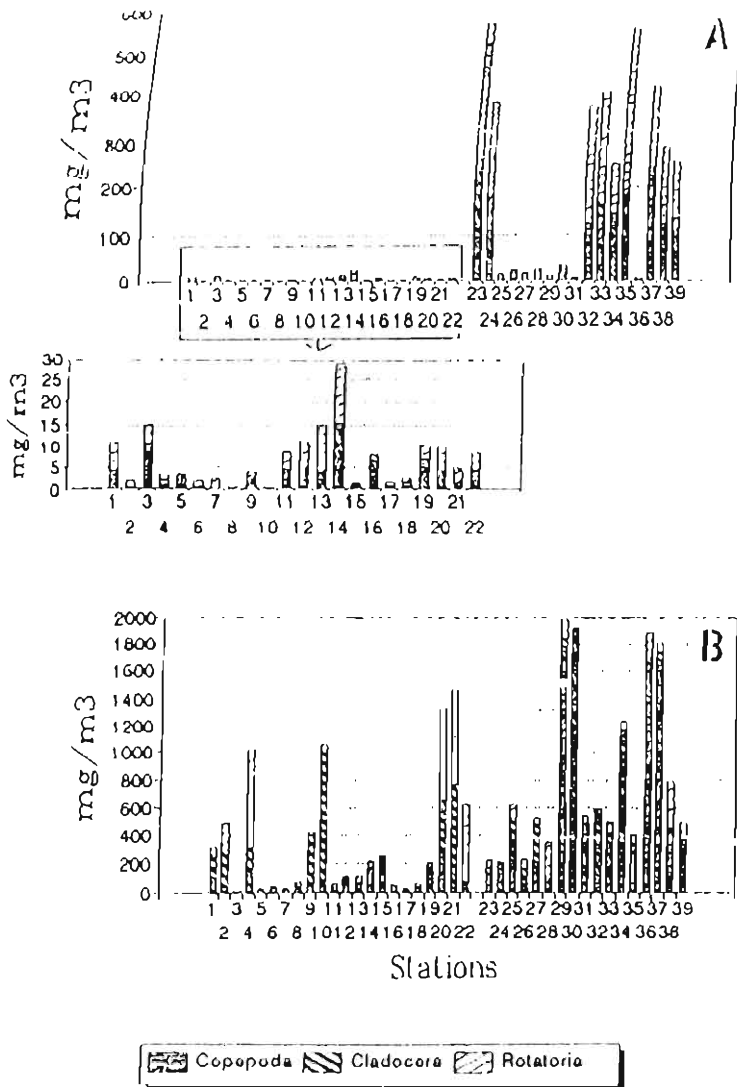


Fig. 5 The characteristic of mesozooplankton structure in the Riga Gulf and the Baltic Sea nearshore area (A-spring, B-summer; pseudolittoral, 1991.).

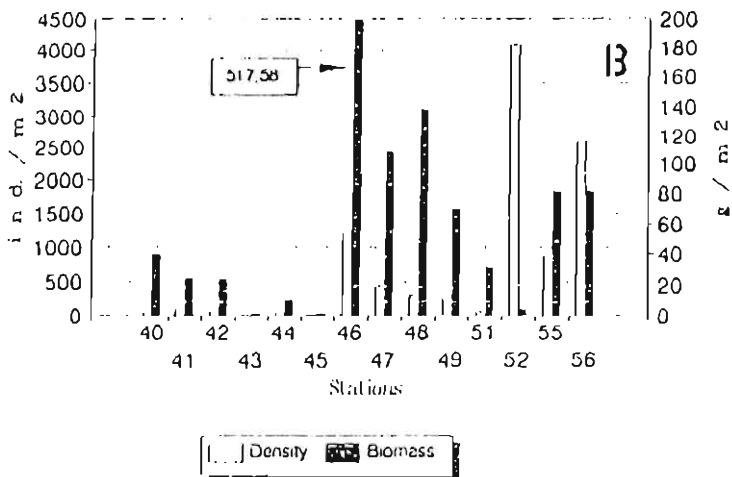
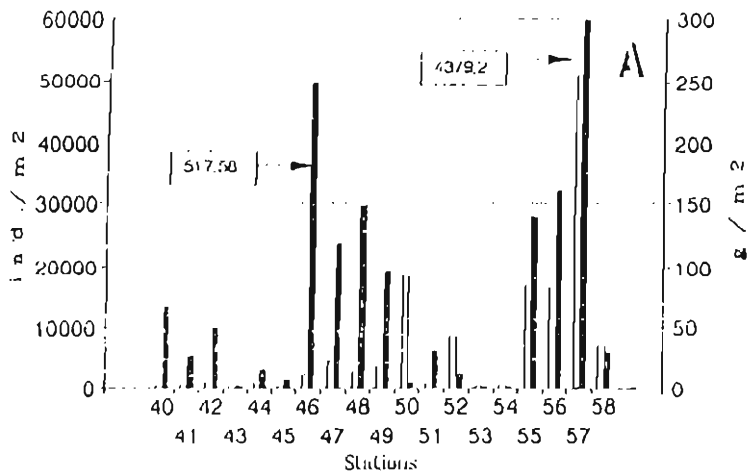
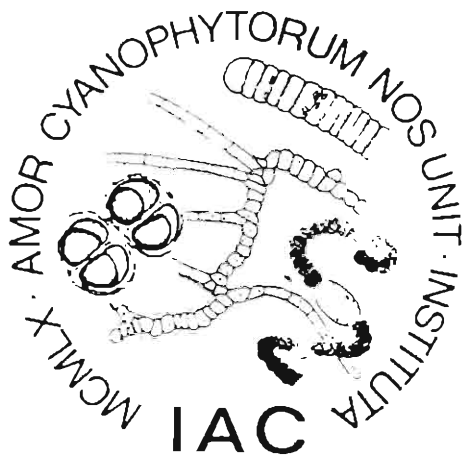


Fig. 6 Distribution of macrofauna (A) and *Macoma baltica* (B) in the Gulf of Riga

XIIIth INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON  
CYANOPHYTE RESEARCH



# Abstracts

Sjöarp, August 4 - 14, 1992

- 14 -

## THE ROLE OF CYANOPHYTA IN FORMATION OF PHYTOCENOSIS IN THE RIGA GULF

Maija Balode, Aldis Auzins. Institute of Latvian Academy  
of Sciences, 229021 Salaspils, 3 Miera str., Latvia.

The structural studies of phytoplankton in the Gulf of Riga have been started already early this century (1908), and they reveal a clear dominance of the blue algae in summer. The studies of the recent 25 years speak about an increasing eutrophication of the coastal areas, particularly the southern areas which are most subjected to anthropogenic impact. The importance of the blue algae is increasing on the formation of phytocenosis. The duration of blue algae dominance and its bloom period is becoming longer, it can be considered as hypertrophication of the sea. The specific weight of facultatively toxic blue algae *Aphanizomenon flos-aquae* and *Nodularia spumigena* is growing in summer plankton as well as in the formation of spring phytocenosis. In the recent years (1988-1990) a shift in the dominating species of summer phytoplankton has been observed that was reflected in the bloom of the blue algae *Microcystis aeruginosa* and *Aphanizomenon flos-aquae* in the coastal gulf waters.

ICES Marine Science Symposia

Actes du Symposium



Volume 197 July 1993

Measurement of Primary Production  
from the Molecular to the Global Scale

Proceedings of a Symposium held in La Rochelle,  
21–24 April 1992

Edited by William K. W. Li and Serge Y. Maestrini

International Council for the Exploration of the Sea  
Conseil International pour l'Exploration de la Mer

## VIII. Abstracts

---

ICES mar. Sci. Symp., 197: 260

# Eutrophication of the Gulf of Riga

A. Andrushaitis, M. Balode, and G. Lagzdins

The Gulf of Riga is one of a few regions of the Baltic Sea where the average concentration of nitrogen and phosphorus continue to increase; in most of the other regions they have been stabilizing since 1984. Average annual loads of eutrophying substances during the last decade are estimated at  $55.6 \times 10^3$  t of  $BOD_{05}$ ,  $80.2 \times 10^3$  t of  $N_{tot}$  (precipitation and N-fixation not included), and  $2.3 \times 10^3$  t of  $P_{tot}$ . Loads of both N and P are increasing by  $4.5 \times 10^3$  t and 180 t year<sup>-1</sup>, respectively. The rates of primary production and mineralization of organic carbon are 1.4–1.6 times higher, while the surface-specific load of organic carbon is 10 times greater compared with the entire Baltic. The maximal observed phytoplankton standing stock is 34 g m<sup>-3</sup>. High nutrient concen-

trations remaining during summer stimulate development of such mesosaprobic diatom species as *Nitzschia acicularis* and *Skeletonema costatum*. The dominance period of blue-greens gradually becomes longer. Mass development of the toxic cyanobacteria *Microcystis aeruginosa* has been observed in coastal waters during summer. Since the 1970s a dramatic increase in abundance of bottom molluscs and decrease of bottom crustaceans has been going on. This has caused a 4–15-fold increase of macrozoobenthos standing stock.

A. Andrushaitis, M. Balode, and G. Lagzdins: Institute of Biology, Latvian Academy of Sciences, 3 Miera Street, Salaspils 229021, Latvia.



13th BMB SYMPOSIUM  
Institute of Biology,  
Latvian Academy of Sciences.  
RIGA, JURMALA, 1 - 4 September, 1993

# ABSTRACTS

# ECOLOGICAL INVESTIGATIONS OF WATER QUALITY OF THE RIGA CITY TREATMENT PLANT OUTFALL AREA IN THE GULF OF RIGA

Boikova E., S. Apine, M. Balode, G. Lagzdiņš, R. Filmanovicha, A. Auziņš  
Institute of Biology Latvian Academy of Sciences,  
Laboratory of Marine Biology

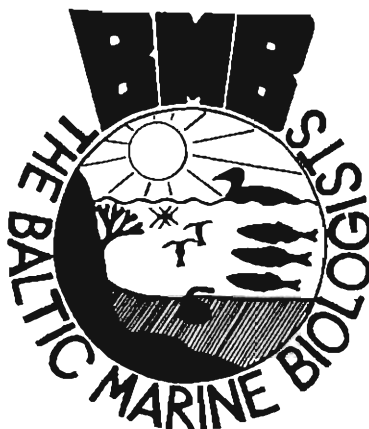
The state of coastal waters in the outlet area of the Riga city biological treatment plant was studied during the first year of its work (1991-1992). Complex ecological investigations including all trophic levels - bacterioplankton, protozooplankton, phyto- and mesozooplankton as well as macrozoobenthos and hydrochemistry at different seasons in outlet area and the mouth of rivers Daugava and Lielupe have been done. In 1992 the amount of biological treated waste water, reached about 40 - 50% in relation to 1989, when only 10% was treated. Obtained results illustrated that the effectiveness of biological treatment was relatively low, due to influence of toxic discharges from factories. Therefore the outfall area periodically is characterized as a impact source of pollution. However, general ecological condition in the Southern part of the Gulf is still governed by outfall from rivers Daugava and Lielupe.

## EUTROPHICATION IN THE SOUTHERN PART OF THE GULF OF RIGA

S. Apine, M. Balode, E. Boikova, R. Laganovska, G. Lagzdins, R. Filmanovicha ,  
A. Auzins, P. Pallo  
Department of Marine biology. Institute of Biology, LAS, 3 Miera street, Salaspils, LV  
2169, Latvia

The aim of project was investigate the structure of nearshore pelagic and benthic communities of the southern part including the main trophic levels, their dynamics in relation with abiotic factors and different levels of anthropogenic load. The results of recent years integrated with historical data illustrate essential changes in nearshore water hydrobiocenosis : the increase of mean and maximum standing stock of bacterio-, phyto- and zooplankton ( rotifers ) and small flagellates, toxic algae *Microcystis aeruginosa* and red tide ciliate *Mesodinium rubrum* bloom phenomenon, changes in communities structure appears. High nutrient concentrations remaining during summer stimulate development of such mesosaprobic diatom species as *Nitzschia acicularis* and *Skeletonema costatum*. Since 1970 s , a drastic increase of biomass of molluscs and decrease of density of amphipods is going on. In the recent 10 years the number of *Colli bacteria* increased ( 10 - 100 times ), therefore 50 - 500 times exceeding the MPC. Due to unsanitary sewage discharges beaches on the southern coasts had been closed for recreation. Observations of plankton and benthos indices the high level of eutrofication of the Gulf of Riga.

**THE BALTIC MARINE BIOLOGISTS  
PUBLICATION No. 16a**



# **Intercalibration and distribution of diatom species in the Baltic Sea**

## **Volume 1**

**Edited by Pauli Snoeijs**

**1993**

**OPULUS PRESS UPPSALA**

**THE FOLLOWING MEMBERS OF THE WORKING GROUP HAVE  
CONTRIBUTED TO VOLUME 1:**

- NATHALIE BALASHOVA**, Department of Botany, St. Petersburg State University,  
Univ. Embankment 7/9, 199034 St. Peterburg, RUSSIA
- MAIJA BALODE**, Institute of Biology, Latvian Academy of Sciences,  
3 Miera Street, LV-229021 Salaspils, LATVIA
- SUSANNA HAJDU**, Department of Systems Ecology, Uppsala Section,  
Stockholm University, Box 7050, S-750 07 Uppsala, SWEDEN
- HANNELORE HÅKANSSON**, Department of Quaternary Geology, University of Lund,  
Tornavägen 13, S-223 63 Lund, SWEDEN
- ANDRES JAANUS**, Institute of Ecological and Marine Research,  
Paldiski Road 1, EE-200031 Tallinn, ESTONIA
- JŪRATĖ KASPEROVIČIENĖ**, Institute of Botany, Žaliojų ežerų 47,  
LT-232021 Vilnius, LITHUANIA
- MATS KUYLENSTIERNA**, Department of Marine Botany, University of Göteborg,  
Carl Skottsbergs Gata 22, S-413 19 Göteborg, SWEDEN
- ELINA LESKINEN**, Department of Genetics, Uppsala University,  
Box 7003, S-751 07 Uppsala, SWEDEN
- URVE MILLER**, Department of Quaternary Research, Stockholm University,  
Odengatan 63, S-113 22 Stockholm, SWEDEN
- AGNETA NORDSTRÖM**, Department of Microbiology, Umeå Marina Forsknings  
Centrum, Norrbylaboratoriet, S-910 20 Hörnefors, SWEDEN
- IRINA OLENINA**, Lithuanian Marine Research Laboratory, Taikos Street 26,  
LT-235802 Klaipėda, LITHUANIA
- KAI PIIRSOO**, Institute of Zoology and Botany, University of Tartu,  
Vanemuise Street 21, EE-2400 Tartu, ESTONIA
- PAULI SNOEIJIS**, Department of Ecological Botany, Uppsala University,  
Box 559, S-751 22 Uppsala, SWEDEN
- KRISTINA SUNDBÄCK**, Department of Marine Botany, University of Göteborg,  
Carl Skottsbergs Gata 22, S-413 19 Göteborg, SWEDEN
- ERIK SYVERTSEN**, Department of Biology, Section of Marine Botany, University of  
Oslo, P.O. Box 1069 Blindern, N-0316 Oslo, NORWAY
- SIRJE VILBASTE**, Institute of Zoology and Botany, University of Tartu,  
Vanemuise Street 21, EE-2400 Tartu, ESTONIA
- KARL-ALBERT WEGENER**, Stephanistraße 1/2, D-17489 Greifswald, GERMANY
- MALGORZATA WITAK**, Institute of Oceanography, University of Gdansk,  
Pilsudskiego 46, PL-81378 Gdynia, POLAND
- ANDRZEJ WITKOWSKI**, Institute of Oceanography, University of Gdansk,  
Pilsudskiego 46, PL-81378 Gdynia, POLAND

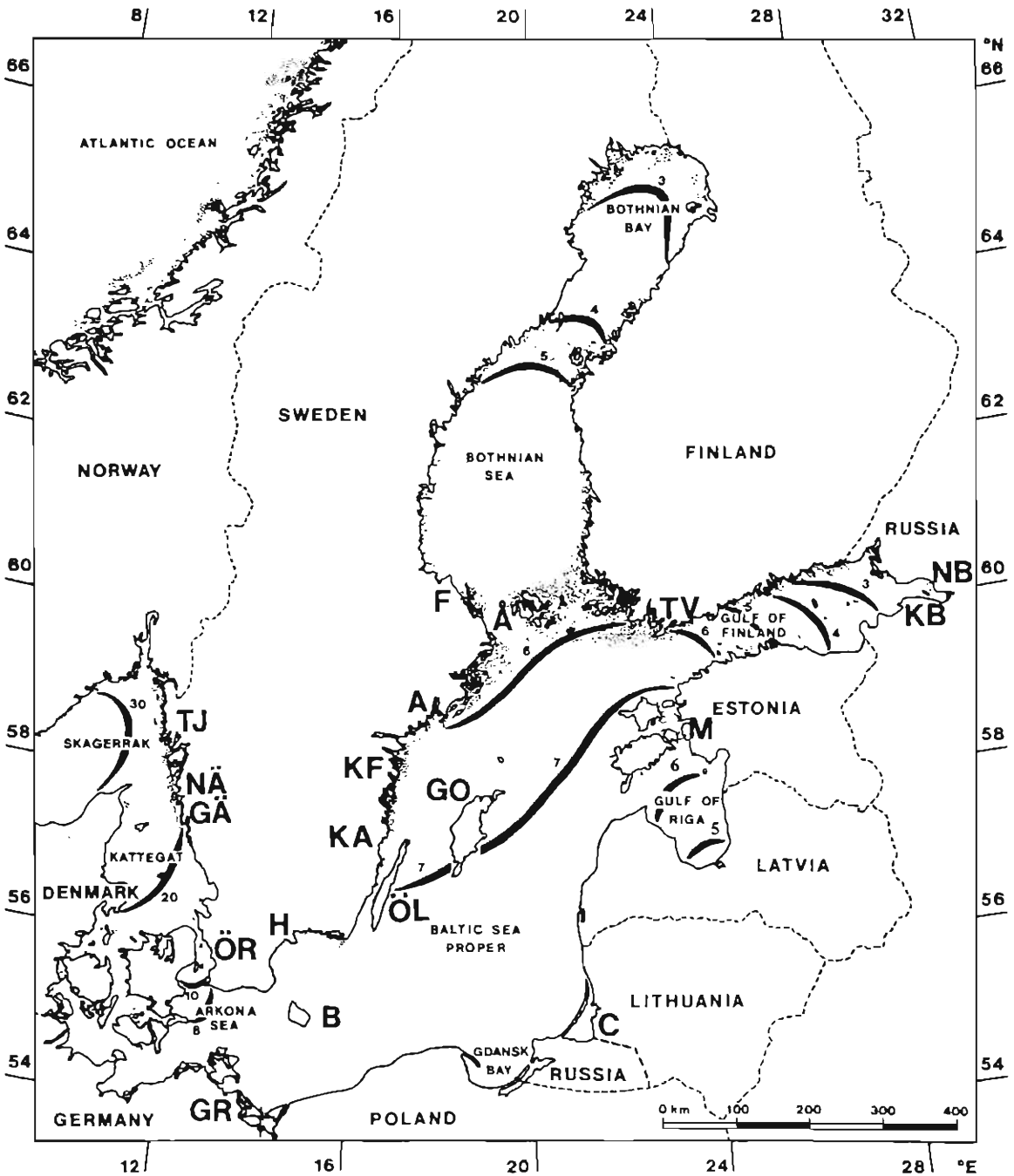


Fig. 1: Map of the Baltic Sea showing isohalines. Specific areas mentioned in this publication: A = Askö - Himmerfjärden area, B = Bornholm Sea, C = Curonian Lagoon, F = Forsmark area, GO = Gotland, GR = Greifswalder Bodden, GÄ = Göta Älv estuary, H = Hanösund, KF = Kvädöfjärden, KA = Kalmarsund, KB = Koporje Bay, M = Moonsund, NB = Neva Bay, NÄ = Nordre Älv estuary, TJ = Tjärnö, TV = Tvärminne area, Å = Åland Sea, ÖL = Öland, ÖR = Öresund.

## INTRODUCTION

It was found essential to agree upon diatom species identification in the Baltic Sea since difficulties have arisen due to the lack of exchange of literature and language barriers between the different countries around the Baltic Sea. Within the framework of the Baltic Marine Biologists (BMB) a new working group (BMB/WG 27) on diatom species identification was established by the BMB Committee during the meeting in Riga (Latvia) in November 1990. This book presents the results of the first workshop of BMB/WG 27 held in Forsmark (Sweden) 12-16 October 1992, providing illustrations and brief taxonomic details of 100 diatom species and their distribution in the Baltic Sea and adjacent waters in the south-west (Öresund and Kattegat)

The Baltic Sea is the world's largest brackish waterbody. For area descriptions see Magaard & Rheinheimer (1974), Voipio (1981) and Kullenberg (1983). It has a stable salinity gradient from ca 10‰ in the south to less than 1‰ in the northern Bothnian Bay and the eastern Gulf of Finland (Fig. 1). Many cosmopolitan diatom species are found in the Baltic Sea and some seem to find their optimum growth conditions in brackish water. Elsewhere they are often found in coastal areas receiving freshwater discharge (e.g. estuaries and lagoons), where the algae are mostly subject to strong salinity fluctuations. The stable salinity values of the Baltic Sea offer an excellent geographic region for studying the distribution of diatom species along a salinity gradient. Considering the large size of the Baltic Sea, this can only be achieved through cooperation between diatomists from the nine countries surrounding it (Sweden, Finland, Russia, Estonia, Latvia, Lithuania, Poland, Germany and Denmark).

## THE WORKING GROUP

The BMB/WG 27 consists of (palaeo-) ecologists and taxonomists who are working with diatom species from the Baltic Sea and adjacent (more marine) waters in the south-west. In January 1993, 28 members from ten countries were registered (the nine countries around the Baltic Sea, and Norway). Most members are active researchers working with scientific projects concerning effects of pollution and quaternary stratigraphy. The working group will always welcome new members.

The goals of BMB/WG 27 are the intercalibration of diatom species identification and the description of the distribution of the species in the Baltic Sea. At annual workshops, diatom species from different parts of the Baltic Sea will be compared and discussed. Decisions will be made on which identification is considered the most appropriate. Diatoms of all life-forms will be included.

## IDENTIFICATION PROBLEMS

Diatoms are increasingly being used in ecological studies on environmental changes as the concern grows about the pollution of aquatic ecosystems. A correct identification of the species is therefore of paramount importance for ecological interpretations and comparisons between different areas. The large number of extant diatom species, the extensive literature on diatom systematics with many old and incomplete descriptions of taxa, and continuous new developments in the field of taxonomy (e.g. Round *et al.* 1990) make it more and more difficult for the ecologist to give correct names to the species. Many diatom taxa occurring in the Baltic Sea have been insufficiently documented. A further problem is that euryhaline marine and freshwater species occurring in the brackish Baltic Sea may vary in size and shape, so that the descriptions in marine or freshwater floras do not correspond. Consequently, the same species may occur under different names in different ecological publications and check-lists, thus resulting in non-comparable studies for the different parts of the Baltic Sea.

Despite the fact that the diatoms of the Baltic Sea have been studied since the days of Carl Adolph Agardh at the beginning of the nineteenth century, there are many identification problems. During the first workshop it became quite clear that we share more problems than we could help each other to solve. For species identification we used marine and freshwater floras, mainly Germain (1981), Hendey (1964), Hustedt (1927-1966 & 1930) in combination with Simonsen (1987), Krammer & Lange-Bertalot (1986-1991), and the Russian floras of Zhuze *et al.* (1949), Zabelina *et al.* (1950) and the Diatoms of the USSR (1974-1992). Other floras, more specifically referring to the Baltic Sea area, also exist. The extensive work of Cleve-Euler (1951-1955) on the diatoms of Sweden and Finland includes also the Baltic Sea, but the author's line-drawings are often difficult to interpret. Publications of Mölder & Tynni (1967-1973) and Tynni (1975-1980) provide light micrographs of Finnish diatoms, including many species from the Baltic Sea. The plankton flora by Tikkanen and Willén (1992) includes many of the pelagic diatoms living in the Baltic Sea. The algal flora of the Baltic Sea

described by Pankow (1990) includes the diatoms, although it unfortunately uses line drawings, which, together with other information, a.o. about cell sizes, were mainly taken from other floras (many from Hustedt 1927-1966). Publications on the diatom flora of brackish-water areas, showing both light and electron micrographs, are often very useful, especially the works of Kuylenstierna (1989-1990) from the Nordre Älv estuary (Swedish west coast), Poulin, Bérard-Therriault & Cardinal (1984a,b,c, 1987), Cardinal, Poulin & Bérard-Therriault (1984, 1986) and Bérard-Therriault, Cardinal & Poulin (1986, 1987) from Québec (Canada), and Archibald (1983) from South Africa. Further information necessary for a correct identification of certain species is scattered in numerous smaller publications.

## INTERCALIBRATION

### General

In this first publication of the BMB/WG 27, we started with the relatively straightforward species, most of which are common in the Baltic Sea. Problem cases, i.e. species with a confused taxonomy and even undescribed species, will be dealt with in future publications following further studies and workshops.

It should be pointed out that this is an *intercalibration guide* and not a diatom flora. References to floras and other appropriate literature are given for each species, and for proper species identification this literature *must* be used. We have no pretensions of changing names or describing new taxa, but our future publications will include updates of the names used if and when such updates appear in the international diatom literature.

We present *original information* only; i.e. cell size, life-form, and distribution of the species are based on our own measurements and observations on diatoms from the Baltic Sea, Öresund and Kattegat. We have chosen this approach as we have found that published records are occasionally at odds with our own experiences.

Each of the members of the working group was responsible for a number of species, which she or he presented to the whole group in Forsmark. The information gathered by the responsible person was updated with results from our plenary discussions, and in some cases, other members of the working group have supplied photographs or measurements of the size. The name of the responsible person for each species is given at the foot of each page. The entire manuscript was reviewed by four members of the working group: Hannelore Håkansson, Mats Kuylenstierna, Urve Miller and Erik Syvertsen.

## Illustrations

All illustrations of the diatom species are micrographs of the Baltic Sea material. They document the species, but do not show its range of variability. In order to avoid errors, as photographic negatives were delivered by many different people, no sizes are indicated on the pictures (except for some electron micrographs with automatically generated scales). The diatoms chosen as illustration are those agreed upon in connection with our observations and measurements (distribution in the Baltic Sea, size etc.). The names may change in the future, but our pictures will still document those species that occur in the Baltic Sea. Light micrographs of diatom frustules (LM) and of living diatoms (LMI), as well as electron micrographs (SEM and TEM), are included. Especially for the smaller diatoms we include as many electron micrographs as there were available, because these often show distinguishing details that never can be shown by LM pictures.

## Species name

When no subspecific level is indicated after the species name, we always mean the nominate form.

## Synonyms

We included the most widely used synonyms only. Complete lists of synonyms can be found in the identification literature and Van Landingham (1967-1979).

## Size

We measured the dimensions of the diatoms in the positions in which they most often occur on permanent diatom slides. For pennate diatoms we usually measured the apical and transapical axes, but in some cases the apical and perivalvar axes (e.g. *Pteroncola inane*). For centric diatoms we always measured the diameter (if oval in shape the largest dimension), but in some cases both the diameter and the perivalvar axis (e.g. *Chaetoceros* spp., *Melosira* spp.). The mean dimensions are given between brackets (n = the number of measured specimens).

## Life-form

For each species we indicated the main life-form(s), and also the kind of colonies and way of attachment to the substratum are given. The following life-forms were distinguished:

### PELAGIC DIATOMS

Plankton diatoms, living in the open water

### BENTHIC DIATOMS

Littoral diatoms, living attached to or associated with different substrata. The benthic diatoms are subdivided in:

#### EIPELIC DIATOMS

Unattached, motile diatoms in and on sediments

#### EPIPSAMMIC DIATOMS

Diatoms attached to sand-grains

#### EPIPHYTIC DIATOMS

Diatoms attached to plants

#### EPILITHIC DIATOMS

Diatoms associated with rock surfaces.

The epilithic diatoms include a mixture of attached diatoms (e.g. *Cocconeis placentula*) and motile diatoms in mucilage tubes (e.g. *Berkeleya rutilans*), or a mucilage matrix (e.g. *Mastogloia smithii*), but also a number of motile species that wander around between the other components of the epilithic community (e.g. *Nitzschia* spp., *Navicula* spp., *Bacillaria paxillifer*). In some literature sources the latter species have been termed METAPHYTON (see Round 1981).

We present the main life-forms according to our personal observations. It should be noted that benthic diatoms may occur in plankton samples ('tychoplankton'), especially in near-shore areas, where they may be resuspended by water movement. Pelagic and epiphytic diatoms may occur in sediment samples, often being deposited empty frustules. Epipsammic diatoms may occur in epilithic samples as sand grains often occur on rocks, especially at sites less exposed to wave action.

## Distribution

We classified the species in different groups according to their distribution in the Baltic Sea with respect to salinity (see Table 6).

- B            Everywhere in the Baltic Sea, not decreasing in abundance towards the south or the north, or with an optimum distribution in the central Baltic Sea.
- B (M)        Widespread in the Baltic Sea, decreasing in abundance and/or becoming absent towards the north ('marine affinity').
- B (F)        Widespread in the Baltic Sea, decreasing in abundance and/or becoming absent towards the south ('freshwater affinity').
- M (B)        'Marine' species with brackish-water affinity, occurring in the Kattegat and/or Öresund, but (almost) absent in the Baltic Sea.
- F (B)        'Freshwater' species with brackish-water affinity, occurring in coastal waters throughout the Baltic Sea near freshwater discharges.

Note that this scheme is based on our own observations on the distribution of the species in the Baltic Sea. E.g., *Amphora pediculus* is a well-known freshwater species, but it is also widespread in the Baltic Sea, and therefore we have classified it here as B (F). *Asterionella formosa*, another well-known freshwater species, occurs only near freshwater discharges, and therefore we have classified it as F (B).

A number of so-called 'ARCTIC SPECIES', diatoms that occur in the arctic region (often associated with sea-ice), is also found in the Baltic Sea. Most of these species can be found in Hasle & Syvertsen (1988) and Medlin & Priddle (1990).

## Floras

We indicated one or several floras in which the species is clearly documented according to our opinion. When 'confusing' is indicated we did not find a satisfactory description in one of the major floras we used; in this case the species has mostly been confused with others.

## Literature

References are given to publications that deal specifically with the diatom species in question. These publications usually present detailed descriptions of the species, and contain electron micrographs.

## THE DISTRIBUTION OF THE DIATOM SPECIES

The geographical distributions of the 100 diatom species treated in this guide are given in Tables 1-5. Coastal areas may receive large amounts of freshwater from land runoff. Therefore, some subdivisions, depending on salinity, have been made within the different parts of the Baltic Sea. Mostly a subdivision has also been made between plankton and benthos samples, and between open sea plankton, coastal plankton and sea-ice samples. Table 6 presents the distribution of the 100 diatom species according to salinity, based on the data given in Tables 1-5.

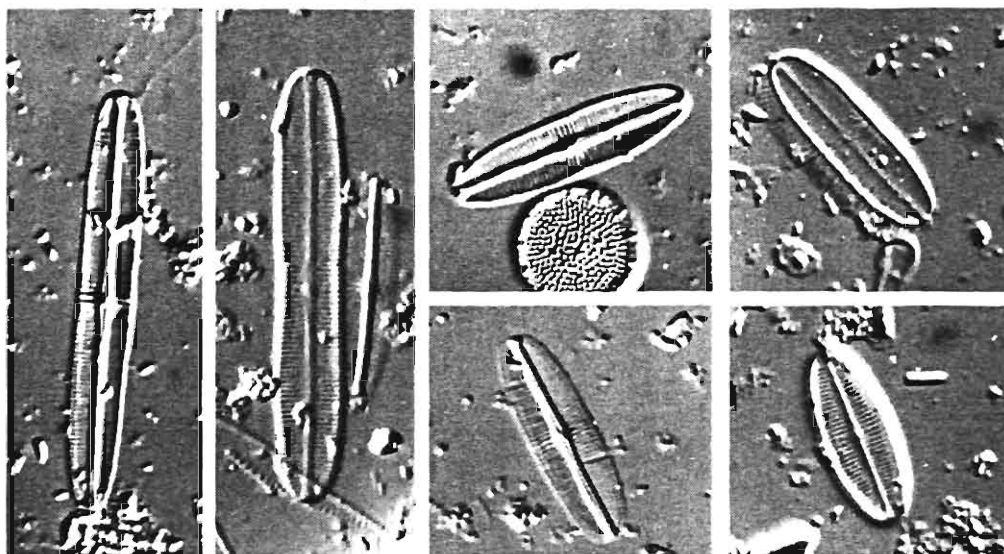
We have used the following occurrence scale:

- r = rare, observed only now and then, never with high abundance
- c = common, observed regularly, sometimes with high abundance
- vc = very common, observed often, sometimes in large blooms

No score means that the species was not observed, but this does not necessarily mean that the species does not occur. All scores are based on our own observations, and only living (no fossil) diatoms are included. Mostly, the scores are based on year-round samples (sometimes more than 10 years), but in some cases only spring samples were considered.

The results from the monitoring programme of HELCOM (the Baltic Marine Environment Protection Commission = Helsinki Commission, an intergovernmental organization) are based on analyses from the years 1979-1988, in some cases completed with data from 1989-1991. The analyses were made at different laboratories involved in the Baltic monitoring programme and were compiled by Torbjörn Willén (Swedish Environmental Protection Agency).

Photographs: Pauli Snoeijjs (LM: Askö, Sweden)



## 6. *Achnanthes taeniata* Grunow in Cleve & Grunow 1880

**Synonyms:** *Achnanthes taeniata* var. *hyperborea* Grunow in Cleve & Möller 1878  
*Achnanthes hyperborea* (Grunow) Grunow 1884

**Life-form:** Pelagic and on sea ice, forming ribbon-shaped colonies

**Size:** Apical axis = 15 - (20.8) - 35  $\mu\text{m}$ , Pervalvar axis = 5 - (7.3) - 10  $\mu\text{m}$   
n = 25 (Gulf of Riga, Latvia)

**Distribution:** B (Arctic species)

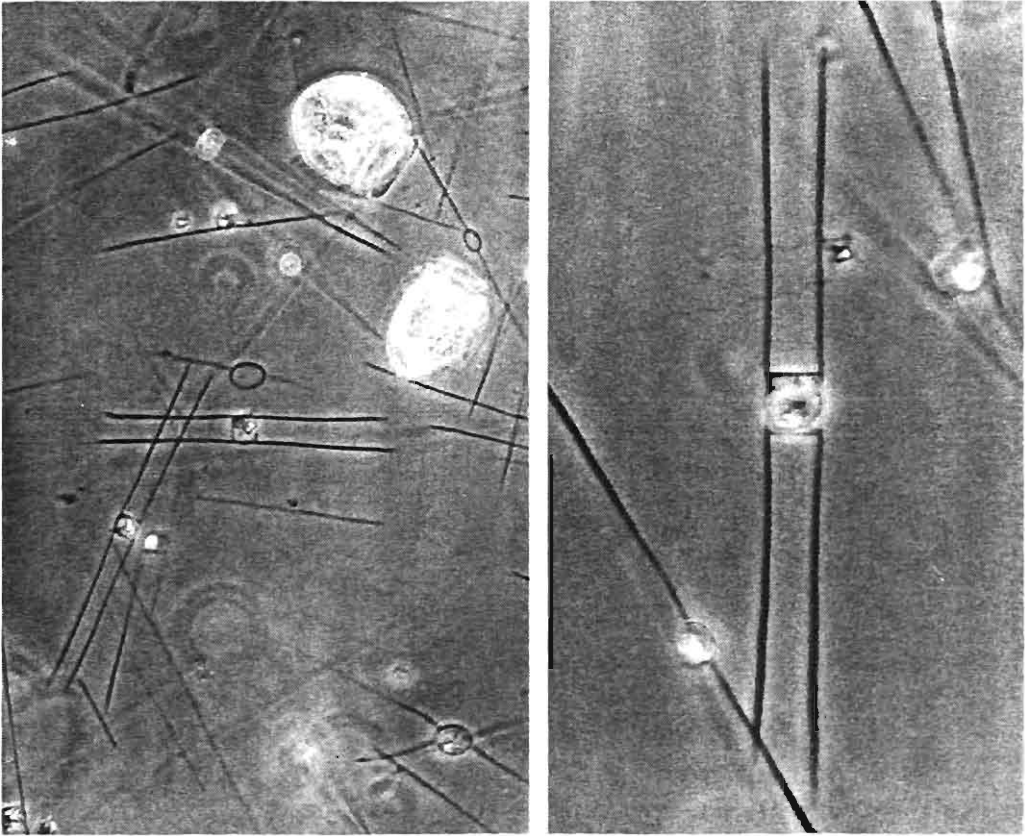
**Floras:** Hustedt (1931-1959: Fig. 828)  
Krammer & Lange-Bertalot (1991b: Fig. 29/10-13)  
Tikkanen & Willén (1992: p. 37/8a; p. 151/4)

### Literature:

Lange-Bertalot, H. & Krammer, K. 1989. *Achnanthes* - Eine Monographie der Gattung. *Bibl. Diatomol.* 18: 1-393.

Risberg, J. 1990. Siliceous microfossil stratigraphy in a superficial core from the north-western part of the Baltic proper. In: Stabell, B., Hasle, G.R. & Henningsmoen, K.E. (eds.) *Foredrag holdt ved Nordisk Diatomologmøte, Oslo 29-30 Mai 1989*. Institutt for Geologi, Universitetet i Oslo, Intern Skriftserie 60: 29-34 (SEM photograph).

Photographs: Susanna Hajdu (LM: between Öland and Gotland, Sweden)



## 20. *Chaetoceros danicus* Cleve 1889

**Life-form:** Pelagic, mostly solitary, sometimes cells united in short chains

**Size:** Diameter = 10 - (13.3) - 18  $\mu\text{m}$ , Pervalvar axis = 5 - (7.0) - 10  $\mu\text{m}$   
 $n = 25$  (Gulf of Riga, Latvia)

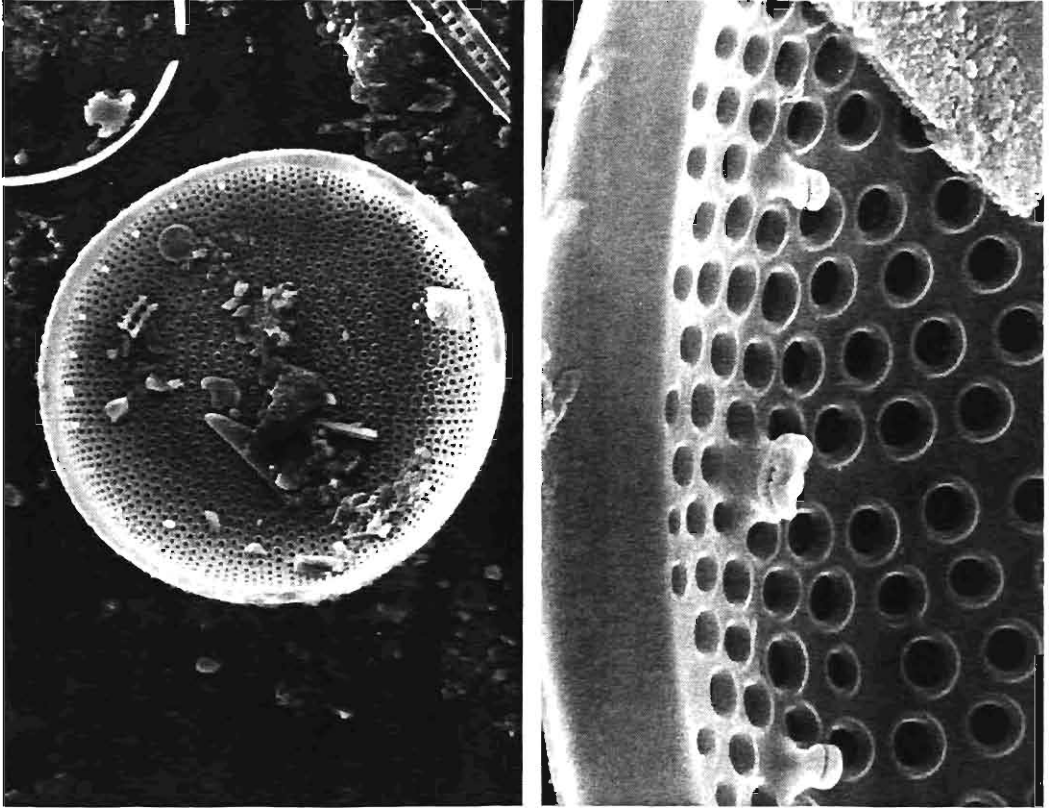
**Distribution:** B

**Floras:** Hendey (1964: Pl. X/5)  
 Hustedt (1927-1930: Fig. 373)  
 Tikkanen & Willén (1992: p. 125/1; p. 127/7)

### Literature:

Rines, J.E.B. & Hargraves, P.E. 1988. The *Chaetoceros* Ehrenberg (Bacillariophyceae) flora of Narragansett Bay, Rhode Island, USA. *Bibl. Phycol.* 79. 196 pp.  
 Sundström, B. 1973. *Chaetoceros* arter i Öresund. MSc Thesis Univ. of Lund. 77 pp.

Photographs: Susanna Hajdu (SEM: Baltic Sea proper, HELCOM)



## 28. *Coscinodiscus granii* Gough 1905

**Life-form:** Pelagic, solitary

**Size:** Diameter = 70 - (101.2) - 150  $\mu\text{m}$   
n = 25 (Gulf of Riga, Latvia)

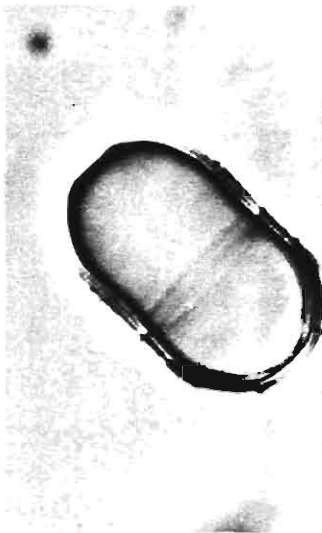
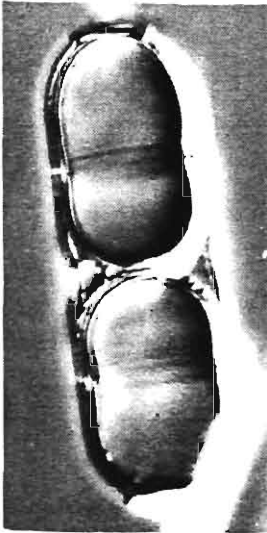
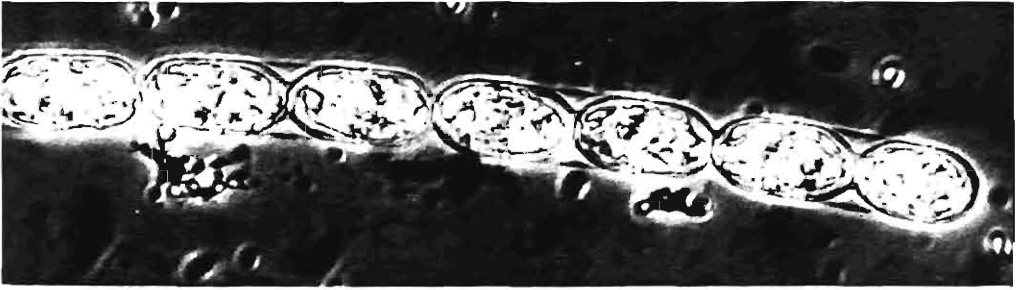
**Distribution:** B

**Floras:** Hustedt (1927-1930: Fig. 237)  
Tikkanen & Willén (1992: p. 131/16)

### Literature:

- Boalch, G.T. 1971. The typification of the diatom species *Coscinodiscus concinnus* Wm. Smith and *Coscinodiscus granii* Gough. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 51: 685-695.
- Hasle, G.R. & Lange, C.B. 1992. Morphology and distribution of *Coscinodiscus* species from the Oslofjord, Norway and the Skagerrak, North Atlantic. Diatom Research 7: 37-68.

Photographs: Agneta Nordström (LM: Bothnian Bay, Sweden) & Pauli Snoeijs (LM: Askö, Sweden)



## 60. *Melosira arctica* Dickie 1852

**Synonyms:** *Gaillonella arctica* Ehrenberg 1853  
*Melosira hyperborea* Grunow in Van Heurck 1882

**Life-form:** Pelagic and on ice, cells united in long chains

**Size:** Diameter = 11 - (15.1) - 20  $\mu\text{m}$ , Pervalvar axis = 14 - (19.5) - 25  $\mu\text{m}$   
n = 25 (Gulf of Riga, Latvia)

**Distribution:** B (Arctic species)

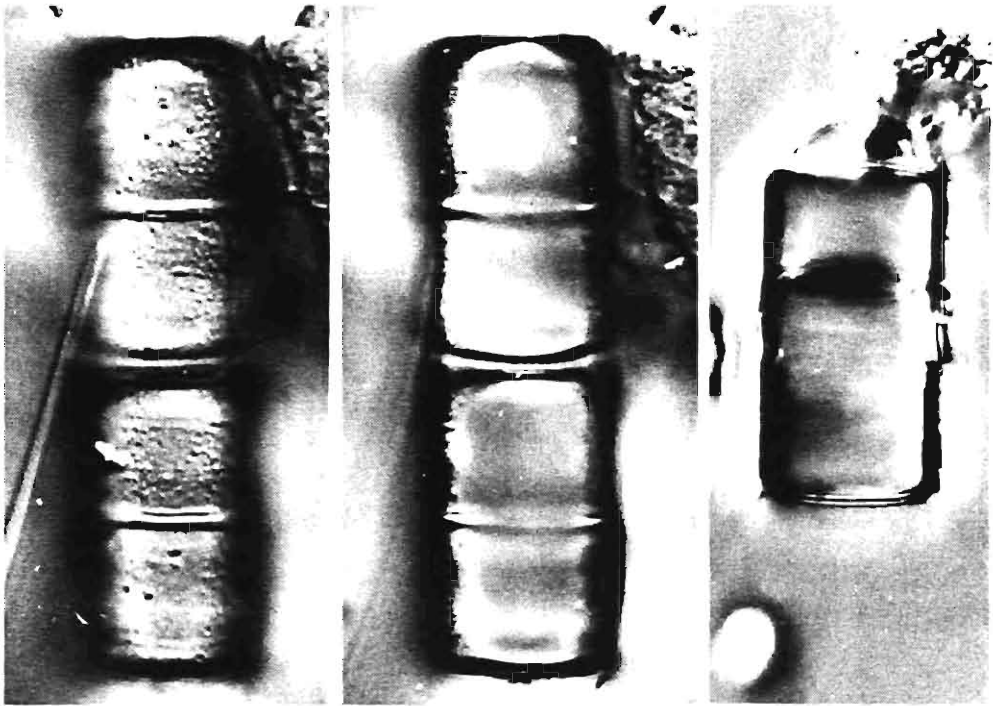
**Floras:** Cleve-Euler (1951: Fig. 29a-m)  
Hustedt (1927-1930: Fig. 96)  
Tikkanen & Willén (1992: p. 37/8b: p. 137/9)

### Literature:

Heimdal, B.R. 1973. The fine structure of the frustules of *Melosira nummuloides* and *M. arctica* (Bacillariophyceae). *Norw. J. Bot.* 20: 139-149.  
Syvertsen, E.E. & Hasle, G.R. 1988. *Melosira arctica* in the Baltic Sea and in the Oslofjord (a preliminary note). In: Miller, U. & Robertsson, A. (eds.). *Proc. Nordic Diatomist Meeting, Stockholm, 1987*. Univ. of Stockholm, Dept. of Quaternary Research, Report 12. pp. 79-84.

Agneta Nordström & Maija Balode

Photographs: Pauli Snoeijs (LM: Himmerfjärden, Sweden)



## 64. *Melosira varians* C.A. Agardh 1827

**Life-form:** Epilithic, epiphytic and pelagic, cells united in long chains

**Size:** Diameter = 9 - (13.0) - 15  $\mu\text{m}$ , Pervalvar axis = 13 - (20.9) - 30  $\mu\text{m}$   
n = 25 (Gulf of Riga, Larvia)

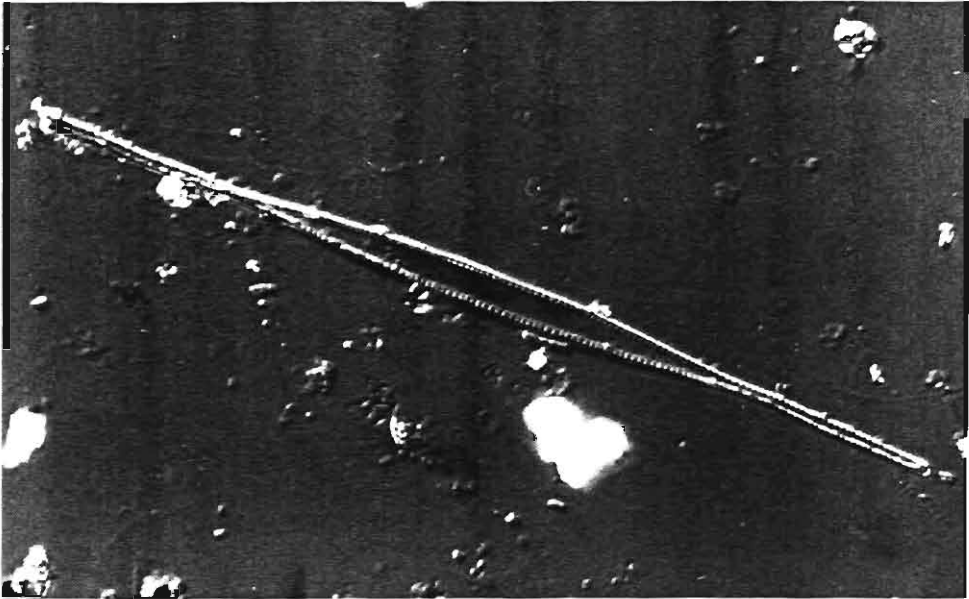
**Distribution:** F (B)

**Floras:** Hustedt (1927-1930: Fig. 100)  
Krammer & Lange-Bertalot (1991a: Fig. 3/8; Fig. 4/1-8)

### Literature:

- Crawford, R.M. 1971. The fine structure of the frustule of *Melosira varians* C.A. Agardh. Br. phycol. J. 6: 175-186.
- Crawford, R.M. 1978. The taxonomy and classification of the diatom genus *Melosira* C.A. Agardh. III. *Melosira lineata* (Dillw.) C.A. Ag. and *M. varians* C.A. Ag. Phycologia 17: 237-250.

Photograph: Irina Olenina (LM: SE Baltic Sea proper, Lithuania)



### 73. *Nitzschia acicularis* (Kützing) W. Smith 1853

**Synonym:** *Synedra acicularis* Kützing 1844

**Life-form:** Pelagic and epipelagic, solitary (motile)

**Size:** Apical axis = 55 - (72) - 100  $\mu\text{m}$ , Transapical axis = 3 - (3.6) - 4  $\mu\text{m}$   
 n = 25 (Gulf of Riga, Latvia)

**Distribution:** B (F)

**Floras:** Germain (1981: Pl. 137/5-9)  
 Hustedt (1930: Fig. 821)  
 Krammer & Lange-Bertalot (1988: Fig. 85/1-4)

## BORNHOLM SEA

### Open sea:

**BOR1** = Plankton Bornholm Sea (7.5-8.5‰): HELCOM, SNV

### Swedish coast:

**BOR2** = Epiphyton Hanö sund in spring (ca. 7‰): Pauli Snoeijs

## BALTIC SEA PROPER

### Open sea:

**BAL1** = Plankton western Gotland Sea (6-7‰): HELCOM, SNV

**BAL2** = Plankton eastern Gotland Sea (7-8‰): HELCOM, SNV

**BAL3** = Plankton whole Baltic Sea proper (7-8‰): Irina Olenina

**BAL4** = Plankton northern Baltic Sea proper (ca. 7‰): Andres Jaanus

### Polish coast:

**BAL5** = Benthos Gdansk Bay (7-8‰): Andrzej Witkowski

**BAL6** = Benthos river mouth Wisla (1-7‰): Andrzej Witkowski

### Lithuanian coast:

**BAL7** = Plankton northern Curonian Lagoon (0-4‰): Jūratė Kasperovičienė

**BAL8** = Benthos northern Curonian Lagoon (0-4‰): Jūratė Kasperovičienė

**BAL9** = Plankton southeastern coastal area (3-8‰): Irina Olenina

### Estonian coast:

**BAL10** = Benthos Moonsund area (2-7‰): Sirje Vilbaste

**BAL11** = Plankton Moonsund area (2-7‰): Kai Piirsoo

### Swedish coast:

**BAL12** = Epiphyton Kalmarsund and Kvädöfjärden in spring (6-7‰): Pauli Snoeijs

**BAL13** = Benthos Askö - Himmerfjärden area in spring (ca. 6‰): Pauli Snoeijs

**BAL14** = Plankton Askö - Himmerfjärden area (6-7‰): Susanna Hajdu

## GULF OF RIGA

### Latvian coast:

**RIG** = Plankton coastal zone of the Gulf of Riga (1-7‰): Maija Balode

Table 4: Geographical distribution of the 100 diatom species treated in this guide: Gulf of Riga (RIG) and Gulf of Finland (FIN). c = common, vc = very common, r = rare, - = not recorded.

	RIG	FIN1	FIN2	FIN3	FIN4	FIN5	FIN6	FIN7
<i>Achnanthes amoena</i>	-	-	-	r	r	-	-	-
<i>A. brevipes</i> var. <i>intermedia</i>	-	-	-	vc	c	-	-	-
<i>A. delicatula</i>	-	-	-	c	c	-	-	r
<i>A. longipes</i>	-	-	-	c	-	-	-	-
<i>A. minutissima</i>	-	-	-	c	c	-	r	-
<i>A. taeniata</i>	vc	vc	vc	-	-	vc	vc	c
<i>Amphora copulata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. hybrida</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. ovalis</i>	r	-	-	r	r	-	c	-
<i>A. pediculus</i>	-	-	-	c	c	-	c	r
<i>Asterionella formosa</i>	c	-	c	-	-	-	r	r
<i>Bacillaria paxillifer</i>	-	-	-	c	c	-	r	r
<i>Berkeleya rutilans</i>	-	-	-	vc	vc	-	-	-
<i>Brachysira aponina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Brebissonia lanceolata</i>	-	-	-	r	r	-	r	-
<i>Caloneis amphibaena</i> fo. <i>subsalina</i>	-	-	-	-	-	-	r	-
<i>Campylodiscus clypeus</i>	-	-	-	c	-	-	r	r
<i>C. echeneis</i>	-	-	-	-	-	-	r	-
<i>Catenula adhaerens</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chaetoceros danicus</i>	c	c	r	-	-	c	c	r
<i>C. holsaticus</i>	c	vc	vc	-	-	c	vc	vc
<i>C. wighamii</i>	vc	vc	c	-	-	vc	vc	vc
<i>Cocconeis pediculus</i>	vc	-	-	c	vc	-	c	c
<i>C. placentula</i>	c	-	-	c	c	-	c	c
<i>C. scutellum</i>	-	-	-	r	vc	-	r	r
<i>C. speciosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. stauroneiformis</i>	-	-	-	r	r	-	-	-
<i>Coscinodiscus granii</i>	vc	vc	vc	-	-	vc	c	c
<i>Ctenophora pulchella</i>	-	-	-	c	c	-	c	c
<i>Cyclostephanos dubius</i>	-	-	r	-	-	-	-	-
<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i>	-	-	-	c	c	-	-	-
<i>C. meneghiniana</i>	r	-	-	r	r	-	c	-
<i>Cylindrotheca closterium</i>	r	-	-	c	c	-	r	-
<i>Cymbella lanceolata</i>	r	-	-	r	r	-	-	-
<i>C. pusilla</i>	r	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diatoma moniliformis</i>	-	r	c	r	r	-	r	r
<i>D. tenue</i>	vc	-	r	vc	vc	-	r	r
<i>D. vulgare</i>	r	-	r	r	r	-	r	r
<i>Diploneis didyma</i>	-	-	-	-	-	-	r	-
<i>D. interrupta</i>	-	-	-	-	-	-	r	-
<i>D. smithii</i> var. <i>rhombica</i>	-	-	-	-	-	-	r	-
<i>Encyonema caespitosum</i>	-	-	-	r	r	-	-	-
<i>E. lacustre</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Epithemia sorex</i>	r	r	c	vc	c	-	c	r
<i>E. turgida</i> var. <i>westermanni</i>	r	-	-	c	c	-	c	-
<i>Fragilaria hyalina</i> var. <i>durietzi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>F. inflata</i> var. <i>istvanffy</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>F. striatula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gomphonema olivaceum</i>	r	-	-	c	c	-	r	-
<i>Gomphonemopsis exigua</i>	-	-	-	r	vc	-	-	-

Table 4 (continued):

	RIG	FIN1	FIN2	FIN3	FIN4	FIN5	FIN6	FIN7
<i>Licmophora communis</i>	-	-	-	C	C	-	-	-
<i>L. hyalina</i>	-	-	-	r	r	-	-	-
<i>Martyana atomus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. schulzii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mastogloia baltica</i>	-	-	-	C	-	-	-	-
<i>M. braunii</i>	-	-	-	r	-	-	r	-
<i>M. elliptica</i>	-	-	-	C	-	-	-	-
<i>M. pumila</i>	-	-	-	C	-	-	-	-
<i>M. smithii</i>	-	-	-	C	r	-	r	r
<i>Melosira arctica</i>	C	C	VC	r	r	-	C	C
<i>M. lineata</i>	r	-	-	C	VC	-	C	-
<i>M. moniliformis</i>	C	-	C	-	VC	-	r	-
<i>M. nummuloides</i>	VC	VC	VC	-	C	-	C	r
<i>M. varians</i>	r	-	r	-	-	-	r	r
<i>Navicula duerrenbergiana</i>	-	-	-	r	r	-	-	-
<i>N. lanceolata</i>	r	-	-	r	r	-	-	-
<i>N. palpebralis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. pelagica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. perminuta</i>	-	-	-	C	VC	-	-	-
<i>N. ramosissima</i>	-	-	-	C	C	-	-	-
<i>N. rhynchocephala</i>	C	-	-	C	C	-	C	-
<i>N. vanhoeffenii</i>	-	r	r	-	-	-	r	-
<i>Nitzschia acicularis</i>	C	-	C	-	C	C	C	C
<i>N. filiformis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. frigida</i>	r	-	C	-	-	-	C	-
<i>N. frustulum</i>	-	-	-	C	C	-	r	r
<i>N. inconspicua</i>	-	-	-	-	VC	-	-	-
<i>N. thermaloides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Opephora olsenii</i>	-	-	-	C	C	-	r	r
<i>Pteroncola inane</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhoicosphenia curvata</i>	C	C	C	VC	VC	-	C	C
<i>Rhopalodia gibba</i>	-	-	-	C	C	-	r	-
<i>Skeletonema costatum</i>	VC	VC	VC	-	-	VC	VC	VC
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	r	r	C	-	-	-	-	-
<i>S. hantzschii</i> fo. <i>tenuis</i>	-	-	-	r	r	-	-	-
<i>Surirella brebissonii</i>	r	-	-	C	C	-	-	-
<i>S. minuta</i>	r	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. strianula</i>	-	-	-	r	r	-	r	r
<i>Tabularia fasciculata</i>	r	-	C	VC	VC	-	C	r
<i>T. investiens</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>T. ktenoeides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>T. tabulata</i>	-	-	r	C	C	-	C	-
<i>T. waernii</i>	-	-	-	r	VC	-	-	-
<i>Terpsinoë americana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Thalassiosira baltica</i>	VC	VC	VC	-	-	VC	VC	C
<i>T. guillardii</i>	-	-	-	C	C	-	-	-
<i>T. hyperborea</i> var. <i>pelagica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>T. levanderi</i>	C	VC	VC	-	-	-	C	C
<i>T. proschkinæ</i>	-	-	-	C	C	-	-	-
<i>T. pseudonana</i>	-	-	-	C	C	-	-	-

Table 6: Distribution of the 100 diatom species treated in this guide according to salinity. For each species the maximum score in Tables 1-5 is given for four salinity ranges: 0-6‰ = Bothnian Bay and areas with freshwater discharge throughout the Baltic Sea, Öresund and Kattegat; 5-6‰ = Northern Baltic Sea; 6-10‰ = Southern Baltic Sea; >10‰ = Öresund and Kattegat. c = common, vc = very common, r = rare, - = not recorded.

	0-6‰	5-6‰	6-10‰	>10‰	Distribution
<i>Achnanthes amoena</i>	r	c	r	-	B
<i>A. brevipes</i> var. <i>intermedia</i>	r	vc	vc	c	B (M)
<i>A. delicatula</i>	c	c	vc	r	B (F)
<i>A. longipes</i>	-	r	c	c	B (M)
<i>A. minutissima</i>	c	c	r	-	B (F)
<i>A. taeniata</i>	vc	vc	vc	vc	B
<i>Amphora copulata</i>	c	r	r	-	F (B)
<i>A. hybrida</i>	r	c	r	-	B
<i>A. ovalis</i>	c	c	c	-	B (F)
<i>A. pediculus</i>	c	c	c	-	B (F)
<i>Asterionella formosa</i>	vc	r	r	-	F (B)
<i>Bacillaria paxillifer</i>	c	vc	vc	-	B (F)
<i>Berkeleya rutilans</i>	c	vc	vc	vc	B
<i>Brachysira aponina</i>	-	r	r	-	B
<i>Brebissonia lanceolata</i>	c	vc	vc	r	B (F)
<i>Caloneis amphibia</i> fo. <i>subsalina</i>	c	r	c	r	B
<i>Campylodiscus clypeus</i>	r	c	vc	-	B
<i>C. echeneis</i>	r	r	vc	-	B
<i>Catenula adhaerens</i>	r	vc	c	c	B (M)
<i>Chaetoceros danicus</i>	vc	vc	vc	c	B
<i>C. holsaticus</i>	vc	vc	vc	vc	B
<i>C. wighamii</i>	vc	vc	vc	vc	B
<i>Cocconeis pediculus</i>	vc	vc	vc	-	B (F)
<i>C. placentula</i>	vc	c	c	-	B (F)
<i>C. scutellum</i>	c	vc	vc	c	B
<i>C. speciosa</i>	-	-	c	vc	B (M)
<i>C. stauroneiformis</i>	r	r	vc	vc	B (M)
<i>Coscinodiscus granii</i>	vc	vc	vc	c	B
<i>Ctenophora pulchella</i>	vc	vc	vc	r	B (F)
<i>Cyclostephanos dubius</i>	c	r	r	-	F (B)
<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i>	r	vc	vc	r	B
<i>C. meneghiniana</i>	vc	c	c	-	B (F)
<i>Cylindrotheca closterium</i>	c	c	vc	vc	B
<i>Cymbella lanceolata</i>	c	vc	r	-	B (F)
<i>C. pusilla</i>	c	c	-	-	B (F)
<i>Diatoma moniliformis</i>	vc	vc	vc	c	B
<i>D. tenue</i>	vc	vc	vc	r	B (F)
<i>D. vulgare</i>	vc	vc	c	-	B (F)
<i>Diploneis didyma</i>	r	r	vc	r	B
<i>D. interrupta</i>	r	r	vc	r	B
<i>D. smithii</i> var. <i>rhombica</i>	r	r	vc	r	B
<i>Encyonema caespitosum</i>	c	c	r	-	B (F)
<i>E. lacustre</i>	c	c	-	-	B (F)
<i>Epithemia sorex</i>	c	vc	vc	-	B (F)
<i>E. turgida</i> var. <i>westermanni</i>	c	vc	vc	-	B (F)
<i>Fragilaria hyalina</i> var. <i>durietzi</i>	-	vc	vc	-	B
<i>F. inflata</i> var. <i>istvanffy</i>	vc	-	r	-	F (B)
<i>F. striatula</i>	c	r	-	-	M (B)
<i>Gomphonema olivaceum</i>	c	vc	c	r	B (F)
<i>Gomphonemopsis exigua</i>	r	vc	vc	c	B (M)

Table 6 (continued):

	0-6‰	5-6‰	6-10‰	>10‰	Distribution
<i>Licmophora communis</i>	-	C	C	VC	B (M)
<i>L. hyalina</i>	-	r	VC	VC	B (M)
<i>Maryana atomus</i>		VC	C	C	B
<i>M. schulzii</i>	r	C	C	r	B
<i>Mastogloia baltica</i>	C	C	r	-	B (F)
<i>M. braunii</i>	C	C	r	-	B (F)
<i>M. elliptica</i>	C	C	r	-	B (F)
<i>M. pumila</i>	C	C	r	-	B (F)
<i>M. smithii</i>	C	VC	r	-	B (F)
<i>Melosira arctica</i>	VC	VC	C	C	B
<i>M. lineata</i>	C	VC	VC	r	B (F)
<i>M. moniliformis</i>	C	VC	VC	C	B
<i>M. nummuloides</i>	VC	VC	VC	VC	B
<i>M. varians</i>	C	r	r	-	F (B)
<i>Navicula duerrenbergiana</i>	-	C	r	C	B (M)
<i>N. lanceolata</i>	VC	VC	VC	r	B (F)
<i>N. palpebralis</i>	-	-	C	r	B
<i>N. pelagica</i>	VC	-	-	-	*
<i>N. perminuta</i>	VC	VC	VC	VC	B
<i>N. ramosissima</i>	-	C	VC	C	B (M)
<i>N. rhynchocephala</i>	C	C	VC	r	B (F)
<i>N. vanhoeffenii</i>	C	C	C	r	B (F)
<i>Nitzschia acicularis</i>	VC	C	C	r	B (F)
<i>N. filiformis</i>	VC	VC	C	-	B (F)
<i>N. frigida</i>	VC	C	C	-	B (F)
<i>N. frustulum</i>	VC	VC	VC	r	B (F)
<i>N. inconspicua</i>	VC	VC	VC	r	B (F)
<i>N. thermaloides</i>	VC	VC	VC	r	B (F)
<i>Opephora olsenii</i>	C	C	VC	C	B
<i>Pteroncola inane</i>	-	r	VC	VC	B (M)
<i>Rhoicosphenia curvata</i>	VC	VC	VC	C	B
<i>Rhopalodia gibba</i>	C	C	C	-	B (F)
<i>Skeletonema costatum</i>	VC	VC	VC	VC	B
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	VC	C	C	-	B (F)
<i>S. hantzschii</i> fo. <i>tenuis</i>	VC	r	r	-	F (B)
<i>Surirella brebissonii</i>	VC	C	VC	r	B (F)
<i>S. minuta</i>	C	-	r	-	F (B)
<i>S. striatula</i>	r	r	VC	-	B
<i>Tabularia fasciculata</i>	r	VC	VC	VC	B (M)
<i>T. investiens</i>	-	-	-	VC	M (B)
<i>T. ktenooides</i>	C	-	-	C	M (B)
<i>T. tabulata</i>	C	VC	VC	-	B (F)
<i>T. waernii</i>	r	VC	VC	VC	B (M)
<i>Terpsinoë americana</i>	-	-	C	-	B
<i>Thalassiosira baltica</i>	VC	VC	VC	r	B (F)
<i>T. guillardii</i>	C	C	VC	C	B
<i>T. hyperborea</i> var. <i>pelagica</i>	C	-	C	-	B (F)
<i>T. levanderi</i>	VC	VC	VC	VC	B
<i>T. proschkinae</i>	-	C	C	-	B
<i>T. pseudonana</i>	VC	VC	VC	C	B

\* = only recorded from ice samples in the Bothnian Bay

SIXTH INTERNATIONAL CONFERENCE ON TOXIC MARINE  
PHYTOPLANKTON

*SIXIEME CONFERENCE INTERNATIONALE SUR LE  
PHYTOPLANKTON TOXIQUE*

ABSTRACTS AND POSTERS  
CLASSIFICATION

*RESUMES ET CLASSEMENT  
DES AFFICHES*



18 - 22 October 1993  
NANTES, FRANCE

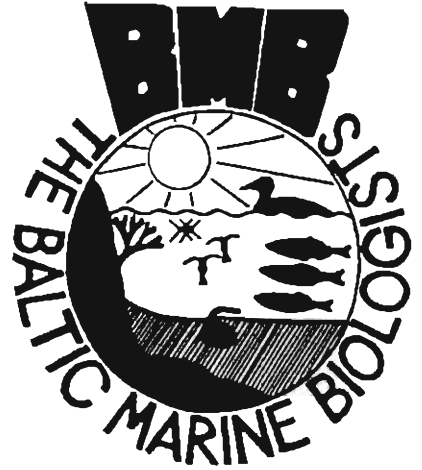
## BLOOM DYNAMICS OF TOXIC BLUE-GREEN ALGAE IN THE BALTIC SEA, GULF OF RIGA.

M. Balode

Institute of Biology, Latvian Academy of Sciences, Salaspils LV-2169, 3 Miera Str. , Latvia

The role of toxic or potentially toxic cyanobacteria in the phytoplankton succession in the Gulf of Riga was investigated. The long-term studies of phytocenosis structure in the coastal area of the Gulf of Riga revealed an increased significance of blue-green algae in the formation of phytocenosis. The summer phytocenosis is formed on the base of cyanobacteria *Aphanizomenon flos-aque*, *Anabaena flos-aque*, *Gomphosphaeria lacustris*, *Microcystis aeruginosa* and *Nodularia spumigena*, part of them belonging to the toxic or potentially toxic species with neurotoxic or hepatotoxic influence. In the summer-autumn periods these cyanobacteria are responsible for frequent blooms, reaching 90% of the total phytoplankton biomass. The maximal biomass of cyanobacteria -  $5.8\text{g/m}^3$  was observed in the southern part of the Gulf of Riga. The main features of hydrology and water chemistry during typical *Cyanophyta* bloom were following : high water temperature (reaches  $23\text{ }^\circ\text{C}$ ), decreased water transparency (1.0m in pseudolittoral, 1.4m in sublittoral), low nutrient concentrations and N:P ratio, high concentration of organic substances (the average  $\text{BOD}_5$  -  $5.5\text{ mgO}_2/\text{l}$  in pseudolittoral and  $3.0\text{ mgO}_2/\text{l}$  in sublittoral). Such bloom phenomenon is characterized by short time period, especially typical for *Microcystis aeruginosa*, whose blooming lasts only several days. The increasing trend of cyanobacteria occurrence in winter and early spring was also observed. Special attention was paid to determine the role of nutrients (total amounts and ratios) in the dynamics of some harmful cyanobacteria species. Although the *Cyanophyta* blooms are quite typical phenomenon in the Baltic Sea plankton annual dynamics due to low N:P ratio during summer, investigations of the recent 25 years indicates significant eutrophication of the coastal waters of the Gulf of Riga, particularly in the southern areas that are most subjected to the anthropogenic factor.

**THE BALTIC MARINE BIOLOGISTS  
PUBLICATION No. 16b**



# **Intercalibration and distribution of diatom species in the Baltic Sea**

**Volume 2**

**Edited by Pauli Snoeijis & Sirje Vilbaste**

**1994**

**OPULUS PRESS UPPSALA**

## THE FOLLOWING MEMBERS OF THE WORKING GROUP HAVE CONTRIBUTED TO VOLUME 2:

**ELINOR ANDÉN**, Department of Geology and Geochemistry, Stockholm University, S-10691 Stockholm, SWEDEN

**NATHALIE BALASHOVA**, Department of Botany, St. Peterburg State University, Univ. Embankment 7/9, 199034 St. Peterburg, RUSSIA

**MAIJA BALODE**, Institute of Biology, Latvian Academy of Sciences, 3 Miera Street, LV-2169 Salaspils, LATVIA

**JONAS BJÖRCK**, Department of Quaternary Research, Stockholm University, Odengatan 63, S-11322 Stockholm, SWEDEN

**SUSANNA HAJDU**, Department of Systems Ecology, Stockholm University, Uppsala Section, Box 7050, S-75007 Uppsala, SWEDEN

**HANNELORE HÅKANSSON**, Department of Quaternary Geology, University of Lund, Tornavägen 13, S-22363 Lund, SWEDEN

**JŪRATĖ KASPEROVIČIENĖ**, Institute of Botany, Žaliujų ežerų 47, LT-2021 Vilnius, LITHUANIA

**MATS KUYLENS TI ERNA**, Department of Marine Botany, University of Göteborg, Carl Skottsbergs Gata 22, S-41319 Göteborg, SWEDEN

**ELINA LESKINEN**, Department of Genetics, Uppsala University, Box 7003, S-75007 Uppsala, SWEDEN

**URVE MILLER**, Department of Quaternary Research, Stockholm University, Odengatan 63, S-11322 Stockholm, SWEDEN

**IRINA OLENINA**, Centre of Marine Research, Taikos Street 26, LT-5802 Klaipėda, LITHUANIA

**KAI PIIRSOO**, Institute of Zoology and Botany, Tartu University, Vanemuise Street 21, EE-2400 Tartu, ESTONIA

**MAIRE SAKSON**, Geological Survey of Estonia, Kadaka tee 80/82, EE-0026 Tallinn, ESTONIA

**PAULI SNOEIJS**, Department of Ecological Botany, Uppsala University, Villavägen 14, S-75236 Uppsala, SWEDEN

**KRISTINA SUNDBÄCK**, Department of Marine Botany, University of Göteborg, Carl Skottsbergs Gata 22, S-41319 Göteborg, SWEDEN

**DIEKE SÖRLIN**, Division of Ecology and Environmental Protection, Department of Environmental Planning and Design, Luleå University of Technology, S-95187 Luleå, SWEDEN

**RINES TANN**, Institute of Ecology, Tartu University, Lai 40, EE-2400 Tartu, ESTONIA

**SIRJE VILBASTE**, Institute of Zoology and Botany, Tartu University, Vanemuise Street 21, EE-2400 Tartu, ESTONIA

**KARL-ALBERT WEGENER**, Stephanistraße 1/2, D-17489 Greifswald, GERMANY

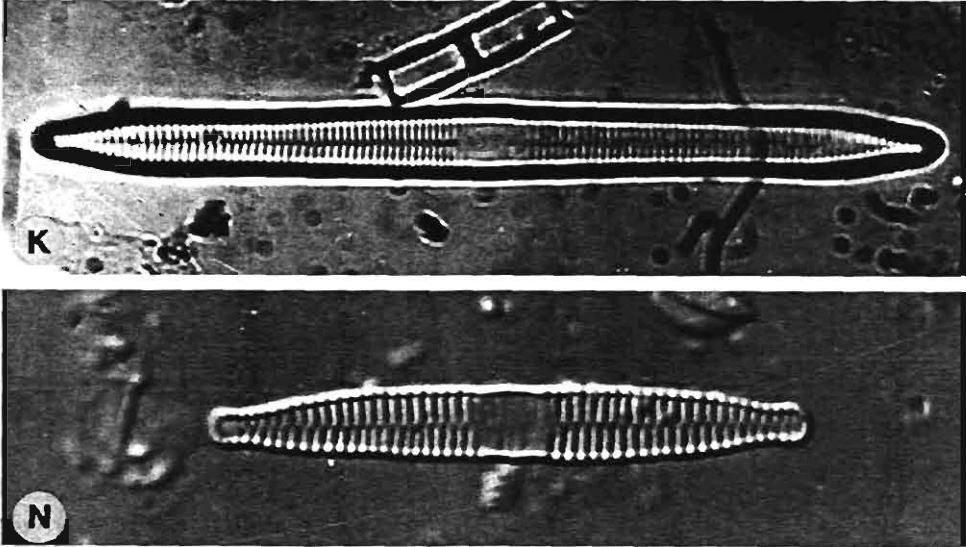
**PER WESTMAN**, Department of Quaternary Research, Stockholm University, Odengatan 63, S-11322 Stockholm, SWEDEN

**MALGORZATA WITAK**, Institute of Oceanography, University of Gdansk, Pilsudskiego 46, PL-81378 Gdynia, POLAND

**ANDRZEJ WITKOWSKI**, Institute of Oceanography, University of Gdansk, Pilsudskiego 46, PL-81378 Gdynia, POLAND

**ANGELA WULFF**, Department of Marine Botany, University of Göteborg, Carl Skottsbergs Gata 22, S-41319 Göteborg, SWEDEN

Photographs: Nathalie Balashova (LM: Koporje Bay (K), Russia) and  
Mats Kuylenstierna (LM: Nordre Älv estuary (N), Sweden)



### 136. *Fragilaria capucina* Desmazières 1825

**Life-form:** Pelagic, forming ribbon-shaped colonies

**Size:** Apical axis = 17 - (28) - 57  $\mu\text{m}$ , Transapical axis = 3 - (3.1) - 5  $\mu\text{m}$   
n = 25 (Koporje Bay, Russia)  
Apical axis = 26 - (34) - 60  $\mu\text{m}$ , Transapical axis = 3 - (3.6) - 5  $\mu\text{m}$   
n = 25 (Gulf of Riga, Latvia)

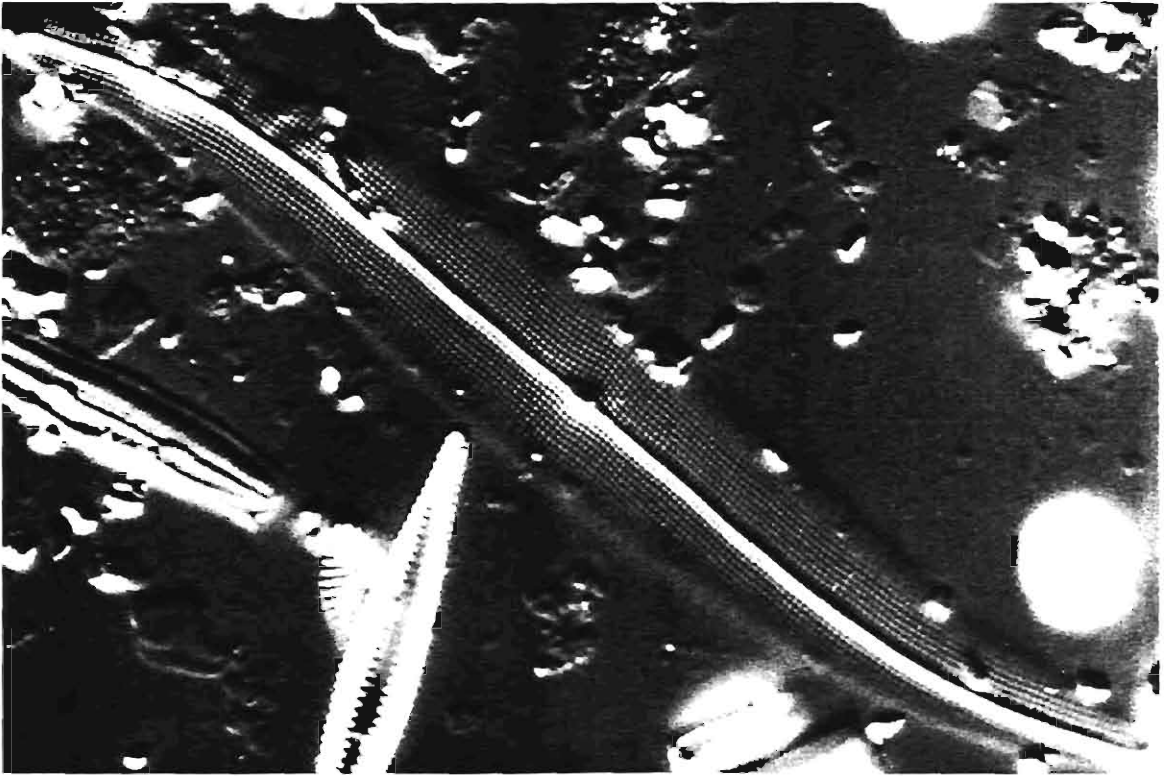
**Distribution:** F (BAL)

**Floras:** Germain (1981: Pl. 19/1-15)  
Hustedt (1931-1959: Fig. 659a-e)  
Krammer & Lange-Bertalot (1991a: Fig. 108/1-8)

**Literature:**

- Hürlimann, J. & Straub, F. 1991. Morphologische und ökologische Charakterisierung von Sippen um den *Fragilaria capucina*-komplex sensu Lange-Bertalot 1980. Diatom Research 6: 21-47.
- Lange-Bertalot, H. 1980. Zur systematischen Bewertung der bandförmigen Kolonien bei *Navicula* und *Fragilaria*. Nova Hedwigia 33: 723-787.
- Williams, D.M. & Round, F.E. 1987. Revision of the genus *Fragilaria*. Diatom Research 2: 267-288.

Photograph: Sirje Vilbaste (LM: Moonsund, Estonia)



## 142. *Gyrosigma acuminatum* (Kützing) Rabenhorst 1853

**Synonym:** *Frustulia acuminata* Kützing 1833

**Life-form:** Epipellic, solitary (motile)

**Size:** Apical axis = 90 - (120) - 150  $\mu\text{m}$ , Transapical axis = 12 - (15) - 17  $\mu\text{m}$   
 $n = 15$  (Gulf of Riga, Latvia)  
 Apical axis = 120 - (145) - 170  $\mu\text{m}$ , Transapical axis = 14 - (16) - 18  $\mu\text{m}$   
 $n = 25$  (Curonian Lagoon, Lithuania)

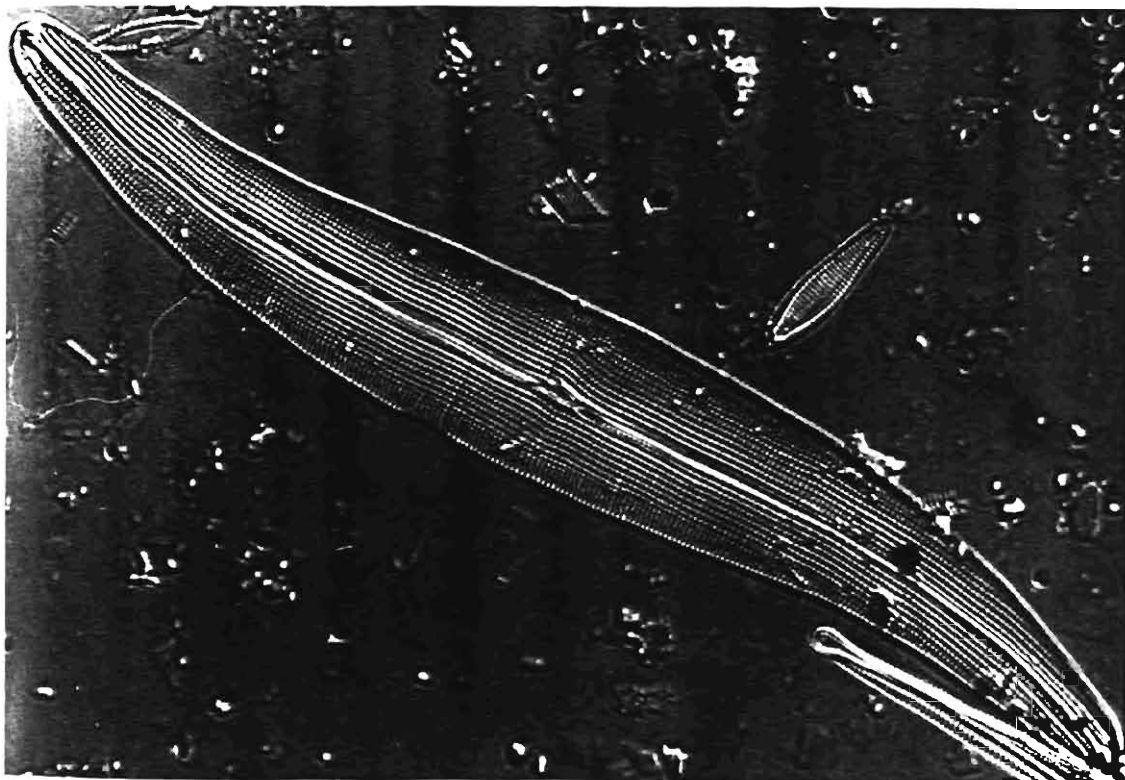
**Distribution:** BAL (F)

**Floras:** Germain (1981: Pl. 49/2-5)  
 Hustedt (1930: Fig. 329)  
 Krammer & Lange-Bertalot (1986: Fig. 114/4,8)

### Literature:

- Sterrenburg, F.A.S. 1991. Studies on the genera *Gyrosigma* and *Pleurosigma* (Bacillariophyceae). Light microscopical criteria for taxonomy. *Diatom Research* 6: 367-389.
- Sterrenburg, F.A.S. 1992. Studies on the genera *Gyrosigma* and *Pleurosigma* (Bacillariophyceae). The type of the genus *Gyrosigma* and other attenuati *sensu* Peragallo. *Diatom Research* 7: 137-155.

Photograph: Sirje Vilbaste (LM: Moonsund, Estonia)



### 143. *Gyrosigma attenuatum* (Kützing) Rabenhorst 1853

**Synonym:** *Frustulia attenuata* Kützing 1833

**Life-form:** Epipellic, solitary (motile)

**Size:** Apical axis = 170 - (190) - 220  $\mu\text{m}$ , Transapical axis = 22 - (24) - 27  $\mu\text{m}$   
n = 25 (Gulf of Riga, Latvia)

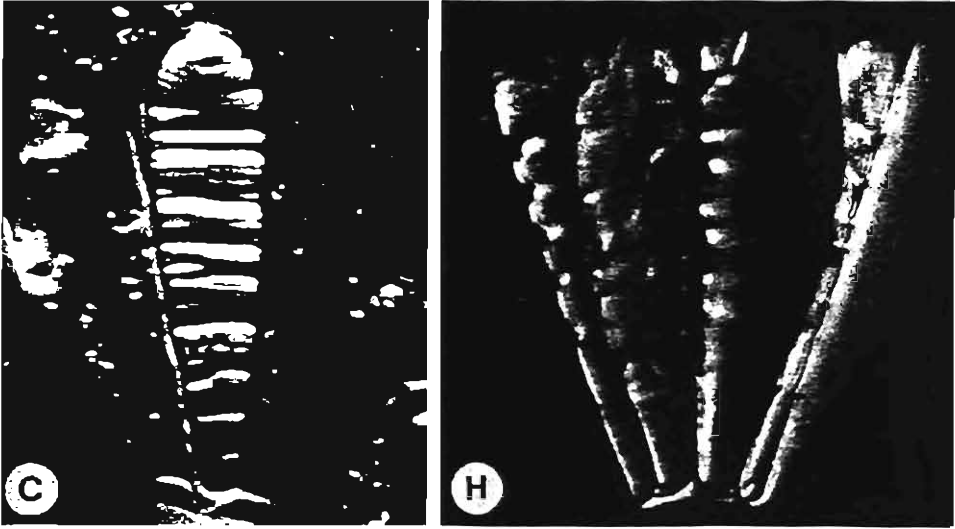
**Distribution:** BAL (F)

**Floras:** Germain (1981: Pl. 49/1)  
Hustedt (1930: Fig. 330)  
Krammer & Lange-Bertalot (1986: Fig. 114/5,7,9)

**Literature:**

- Sterrenburg, F.A.S. 1991. Studies on the genera *Gyrosigma* and *Pleurosigma* (Bacillariophyceae). Light microscopical criteria for taxonomy. *Diatom Research* 6: 367-389.
- Sterrenburg, F.A.S. 1992. Studies on the genera *Gyrosigma* and *Pleurosigma* (Bacillariophyceae). The type of the genus *Gyrosigma* and other attenuati *sensu* Peragallo. *Diatom Research* 7: 137-155.

Photographs: Jūratė Kasperovičienė (LM: Curonian Lagoon (C), Lithuania) and Pauli Soeijjs (LM: Himmerfjärden (H), Sweden)



## 154. *Meridion circulare* (Greville) C.A. Agardh 1831

**Synonyms:** *Echinella circularis* Greville 1822  
*Meridion vernale* C.A. Agardh 1824

**Life-form:** Epilithic and epiphytic, forming fan-shaped colonies

**Size:** Apical axis = 20 - (32) - 40  $\mu\text{m}$ , Transapical axis = 4 - (5.5) - 7  $\mu\text{m}$   
n = 26 (Moonsund, Estonia)  
Apical axis = 18 - (36) - 50  $\mu\text{m}$ , Transapical axis = 5 - (6.3) - 9  $\mu\text{m}$   
n = 35 (Gulf of Riga, Latvia)

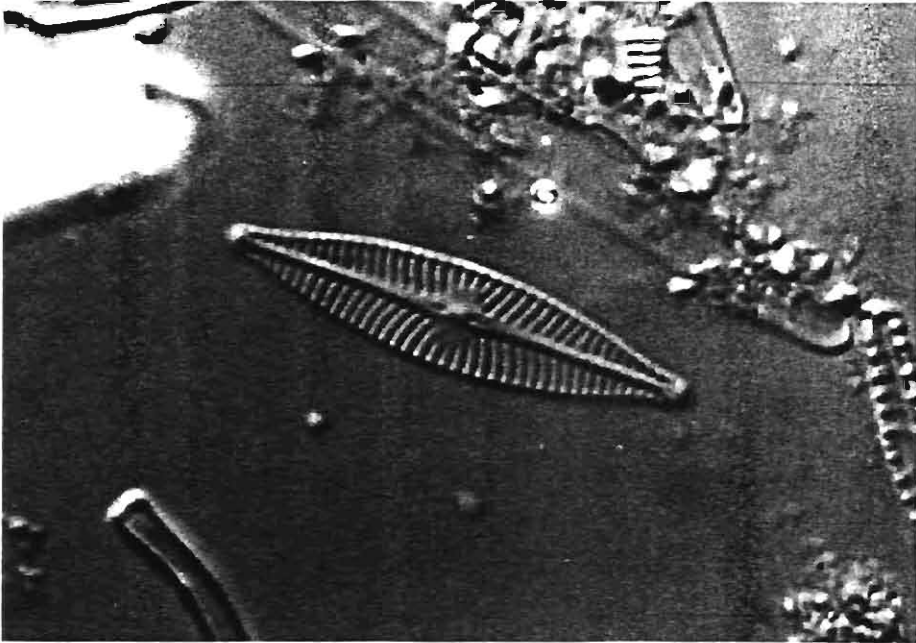
**Distribution:** F (BAL)

**Floras:** Germain (1981: Pl. 15/7; Pl. 16/1-13)  
Hustedt (1931-1959: Fig. 627a-f)  
Krammer & Lange-Bertalot (1991a: Fig. 100/1-3; Fig. 101/1-7; Fig 102/2,3)  
Patrick & Reimer (1966: 2/15, with notes on nomenclature)

### Literature:

- Geitler, L. 1940. Die Auxosporenbildung von *Meridion circulare*. Archiv für Protistenkunde 94: 288-294.  
Geitler, L. 1966. Anomalien der Auxosporen und Korrekturen während der Weiterentwicklung bei *Meridion circulare*. Österreichische Botanische Zeitschrift 113: 273-282.  
Geitler, L. 1967. Die Zweiteiligkeit der Chromatophoren bei Diatomeen und Chrysophyceen. Österreichische Botanische Zeitschrift 114: 183-188.  
Geitler, L. 1971. Die inaquale Teilung bei der Bildung der Innerschalen von *Meridion circulare*. Österreichische Botanische Zeitschrift 119: 442-446.  
Williams, D.M. 1985. Morphology, taxonomy and inter-relationships of the ribbed araphid diatoms from the genera *Diatoma* and *Meridion* (Diatomaceae: Bacillariophyta). Bibliotheca Diatomologica 8: 1-228 + 27 pls.

Photograph: Mats Kuylenstierna (LM: Nordre Älv estuary, Sweden)



## 157. *Navicula cryptocephala* Kützing 1844

**Life-form:** Epipellic, solitary (motile)

**Size:** Apical axis = 19 - (25) - 31  $\mu\text{m}$ , Transapical axis = 5 - (6.1) - 7  $\mu\text{m}$   
 n = 26 (Moonsund, Estonia)  
 Apical axis = 23 - (27) - 37  $\mu\text{m}$ , Transapical axis = 5.5 - (6.5) - 7  $\mu\text{m}$   
 n = 30 (Gulf of Riga, Latvia)

**Distribution:** F (BAL)

**Floras:** Germain (1981: Pl. 72/1-5; Pl. 157/3)  
 Hustedt (1930: Fig. 496)  
 Krammer & Lange-Bertalot (1986: Fig. 31/8-14)

**TABLES 1-5 ARE BASED ON THE FOLLOWING AREAS:**

**KATTEGAT**

Open sea:

KAT1 Plankton Kattegat ((13)16-25(34)‰):  
HELCOM, SNV

Swedish coast:

KAT2 Benthos Kattegat (ca. 10-25‰):

Mats Kuylenstierna

KAT3 Benthos transition area (ca. 5-10‰):

Mats Kuylenstierna

KAT4 Benthos river mouth Nordre Älv  
(ca. 1-5‰): Mats Kuylenstierna

**ÖRESUND**

Open sea:

ORE1 Plankton Öresund (10-20‰, depending  
on flow direction): HELCOM, SNV

Swedish coast:

ORE2 Epiphyton Öresund in spring (10-11‰):  
Pauli Snoeijs

**ARKONA SEA**

Open sea:

ARK1 Plankton Arkona Sea (7-10‰):  
HELCOM, SNV

German coast:

ARK2 Sediment and plankton Greifswalder  
Bodden (5-9‰): Karl-Albert Wegener

**BORNHOLM SEA**

Open sea:

BOR1 Plankton Bornholm Sea (7.5-8.5‰):  
HELCOM, SNV

Swedish coast:

BOR2 Epiphyton Hanö sund in spring  
(ca. 7‰): Pauli Snoeijs

**BALTIC SEA PROPER**

Open sea:

BAL1 Plankton western Gotland Sea (6-7‰):  
HELCOM, SNV

BAL2 Plankton eastern Gotland Sea (7-8‰):  
HELCOM, SNV

Polish coast:

BAL5 Benthos Gdansk Bay (7-8‰):  
Andrzej Witkowski

BAL5a Epiphyton Gdansk Bay (7-8‰):  
Andrzej Witkowski

BAL6 Benthos river mouth Wisla (1-7‰):  
Andrzej Witkowski

Lithuanian coast:

BAL7 Plankton northern Curonian Lagoon  
(0-4‰): Jūratė Kasperovičienė

BAL8 Benthos northern Curonian Lagoon  
(0-4‰): Jūratė Kasperovičienė

BAL9 Plankton southeastern coastal area  
(3-8‰): Irina Olenina

Estonian coast:

BAL10 Benthos Moonsund area (2-7‰):  
Sirje Vilbaste

BAL11 Plankton Moonsund area (2-7‰):  
Kai Piirsoo

Swedish coast:

BAL12 Epiphyton Kalmarsund and Kvädö-  
fjärden in spring (6-7‰): Pauli Snoeijs

BAL13 Benthos Askö - Himmerfjärden area  
in spring (ca. 6‰): Pauli Snoeijs

BAL14 Plankton Askö - Himmerfjärden area  
(6-7‰): Susanna Hajdu

**GULF OF RIGA**

Latvian coast:

RIG Plankton coastal zone of the Gulf  
of Riga (1-7‰): Maija Balode

**GULF OF FINLAND**

Finnish coast:

FIN3 Benthos Tvärminne area, inner  
archipelago (ca. 6‰): Elina Leskinen

FIN4 Benthos Tvärminne area, outer  
archipelago (ca. 6‰): Elina Leskinen

FIN5 Plankton Tvärminne area (ca. 6‰):  
Elina Leskinen

Estonian coast:

FIN6 Plankton Tallinn Bay (5-7‰):  
Kai Piirsoo

FIN7 Plankton Narva Bay (3-5‰):  
Kai Piirsoo

Russian coast:

FIN8 Plankton Koporje Bay (3-4‰):  
Nathalie Balashova

FIN9 Plankton Neva Bay (0.1-0.3‰):  
Nathalie Balashova

**ÅLAND SEA**

Open sea:

ÅLA Plankton Åland Sea (5-6‰):  
HELCOM, SNV

**BOTHNIAN SEA**

Open sea:

BOS1 Plankton Bothnian Sea (ca. 6‰):  
HELCOM, SNV

Swedish coast:

BOS2 Benthos Forsmark, incl. cooling water  
discharge area (ca. 5‰): Pauli Snoeijs

BOS3 Epiphyton Bothnian Sea in spring  
(4-5‰): Pauli Snoeijs

**BOTHNIAN BAY**

Open sea:

BOB1 Plankton Bothnian Bay (2-4‰):  
HELCOM, SNV

The same area codes were used as in Volume 1)

Table 4: Geographical distribution of the 100 diatom species treated in this guide: Gulf of Riga (RIG) and Gulf of Finland (FIN). c = common, vc = very common, r = rare, - = not recorded.

	RIG	FIN3	FIN4	FIN5	FIN6	FIN7	FIN8	FIN9
<i>Achnanthes brevipes</i>	-	c	r	-	r	-	-	-
<i>A. dispar</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. septentrionalis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. submarina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Actinocyclus normanii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. normanii</i> fo. <i>subsalsa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Amphora commutata</i>	-	-	-	-	r	-	-	-
<i>A. lineolata</i>	-	r	r	-	-	-	-	-
<i>Anomoeoneis sphaerophora</i> fo. <i>costata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. sphaerophora</i> fo. <i>sculpta</i>	-	-	-	-	-	r	-	-
<i>Anorthoneis excentrica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Attheya septentrionalis</i>	-	-	-	c	-	-	-	-
<i>Aulacoseira islandica</i>	-	-	-	r	-	-	vc	vc
<i>Campylodiscus bicostatus</i>	-	-	-	r	r	-	-	-
<i>Cerataulina pelagica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chaetoceros brevis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. decipiens</i>	-	-	-	r	-	-	-	-
<i>C. similis</i>	-	-	-	c	-	-	-	-
<i>Cocconeis peltoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Coscinodiscus radiatus</i>	-	-	-	-	-	-	r	-
<i>Cymatopleura elliptica</i>	-	-	-	r	-	-	r	r
<i>C. solea</i>	r	-	-	r	-	r	r	r
<i>Cymbella cistula</i>	-	r	-	-	r	-	-	c
<i>C. helvetica</i>	-	-	-	-	-	-	r	-
<i>Denticula cretica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diploneis litoralis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>D. smithii</i>	-	r	r	-	-	-	-	-
<i>D. smithii</i> var. <i>dilatata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>D. stroemii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>D. suborbicularis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ditylum brightwellii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Epithemia adnata</i>	-	r	r	-	r	-	r	-
<i>Fallacia pseudolitoricola</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>F. pygmaea</i>	-	-	r	-	-	-	-	-
<i>Fragilaria amicorum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>F. capucina</i>	r	-	r	-	-	-	c	vc
<i>F. gedanensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Fragilariopsis cylindrus</i>	-	-	r	c	c	r	-	-
<i>Gomphonema parvulum</i>	-	r	-	-	-	-	-	-
<i>Gomphonemopsis pseudexigua</i>	-	r	c	-	r	-	-	-
<i>Grammatophora oceanica</i>	-	-	r	-	r	-	-	-
<i>Gyrosigma acuminatum</i>	r	r	-	-	r	r	r	r
<i>G. attenuatum</i>	r	r	-	-	-	-	r	r
<i>G. balticum</i>	-	r	r	r	r	-	-	-
<i>G. eximium</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>G. strigilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hyalodiscus scoticus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hyalosira delicatula</i>	-	c	c	-	-	-	-	-
<i>Licmophora oedipus</i>	-	-	r	-	-	-	-	-
<i>L. rhombica</i>	-	r	r	-	-	-	-	-



Table 6: Distribution of the 100 diatom species treated in this guide according to salinity. For each species the maximum score in Tables 1-5 is given for four salinity ranges: 0-6‰ = Bothnian Bay and areas with freshwater discharge throughout the Baltic Sea, Öresund and Kattegat; 5-6‰ = northern Baltic Sea; 6-10‰ = southern Baltic Sea; >10‰ = Öresund and Kattegat. c = common, vc = very common, r = rare, - = not recorded, ? = probably occurring (marine species).

	0-6‰	5-6‰	6-10‰	>10‰	Distribution
<i>Achnanthes brevipes</i>	r	c	c	c	BAL (M)
<i>A. dispar</i>	r	r	c	-	BAL
<i>A. septentrionalis</i>	-	c	r	-	BAL
<i>A. submarina</i>	-	-	r	-	BAL
<i>Actinocyclus normanii</i>	c	r	r	-	F (BAL)
<i>A. normanii</i> fo. <i>subsalsa</i>	vc	r	r	-	F (BAL)
<i>Amphora commutata</i>	r	c	r	-	BAL
<i>A. lineolata</i>	r	c	c	r	BAL
<i>Anomoeoneis sphaerophora</i> fo. <i>costata</i>	r	r	r	-	BAL (F)
<i>A. sphaerophora</i> fo. <i>sculpta</i>	r	r	r	-	BAL (F)
<i>Anorthoneis excentrica</i>	-	-	r	?	M (BAL)
<i>Attheya septentrionalis</i>	r	c	c	c	BAL (M)
<i>Aulacoseira islandica</i>	vc	r	r	-	F (BAL)
<i>Campylodiscus bicostatus</i>	r	r	r	-	BAL (F)
<i>Cerataulina pelagica</i>	-	-	r	c	M (BAL)
<i>Chaetoceros brevis</i>	-	-	r	c	M (BAL)
<i>C. decipiens</i>	-	r	r	c	M (BAL)
<i>C. similis</i>	-	c	c	c	BAL (M)
<i>Cocconeis peltoides</i>	-	r	c	c	BAL (M)
<i>Coscinodiscus radiatus</i>	-	-	c	c	BAL (M)
<i>Cymatopleura elliptica</i>	r	r	-	-	BAL (F)
<i>C. solea</i>	r	r	-	-	BAL (F)
<i>Cymbella cistula</i>	c	c	-	-	BAL (F)
<i>C. helvetica</i>	c	c	-	-	BAL (F)
<i>Denticula cretica</i>	-	c	-	-	BAL
<i>Diploneis litoralis</i>	-	-	r	?	M (BAL)
<i>D. smithii</i>	c	c	c	r	BAL (F)
<i>D. smithii</i> var. <i>dilatata</i>	c	c	c	r	BAL (F)
<i>D. stroemii</i>	r	r	c	r	BAL
<i>D. suborbicularis</i>	-	-	-	-	*
<i>Ditylum brightwellii</i>	-	-	-	c	M (BAL)
<i>Epithemia adnata</i>	r	c	c	-	BAL
<i>Fallacia pseudolitoricola</i>	-	-	-	-	*
<i>F. pygmaea</i>	c	c	r	r	BAL (F)
<i>Fragilaria amicorum</i>	r	c	c	-	BAL
<i>F. capucina</i>	vc	r	r	-	F (BAL)
<i>F. gedanensis</i>	r	r	c	-	BAL
<i>Fragilariopsis cylindrus</i>	c	c	c	-	BAL (F)
<i>Gomphonema parvulum</i>	c	r	c	-	BAL (F)
<i>Gomphonemopsis pseudexigua</i>	r	c	r	r	BAL
<i>Grammatophora oceanica</i>	r	c	r	c	BAL (M)
<i>Gyrosigma acuminatum</i>	r	r	r	-	BAL (F)
<i>G. attenuatum</i>	r	r	r	-	BAL (F)
<i>G. balticum</i>	r	r	r	r	BAL
<i>G. eximium</i>	r	c	-	-	BAL
<i>G. strigilis</i>	-	c	-	-	BAL
<i>Hyalodiscus scoticus</i>	-	r	r	c	M (BAL)
<i>Hyalosira delicatula</i>	r	c	c	c	BAL (M)
<i>Licmophora oedipus</i>	-	r	c	c	BAL (M)
<i>L. rhombica</i>	-	r	r	-	BAL

\* = only recorded from fossil sediments

Table 6 (continued):

	0-6‰	5-6‰	6-10‰	> 10‰	Distribution
<i>Luticola mutica</i>	vc	c	vc	r	BAL (F)
<i>Lyrella sulcifera</i>	-	-	c	?	BAL (M)
<i>Melosira westii</i> fo. <i>parva</i>	-	r	-	-	BAL
<i>Meridion circulare</i>	c	r	-	-	F (BAL)
<i>Navicula bottnica</i>	-	c	vc	r	BAL
<i>N. capitata</i> var. <i>hungarica</i>	c	c	c	-	BAL (F)
<i>N. cryptocephala</i>	c	r	r	-	F (BAL)
<i>N. digitoradiata</i>	r	r	c	r	BAL
<i>N. finmarchica</i>	-	-	r	r	BAL (M)
<i>N. gregaria</i>	vc	vc	vc	c	BAL
<i>N. laterostrata</i>	-	-	r	-	BAL
<i>N. oblonga</i>	r	r	r	-	BAL (F)
<i>N. peregrina</i>	r	r	c	-	BAL
<i>N. portanova</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>N. protracta</i>	r	r	c	-	BAL
<i>N. reinhardtii</i>	c	-	-	-	F (BAL)
<i>N. salinarum</i>	c	r	c	-	BAL (F)
<i>N. scutelloides</i>	c	r	r	-	F (BAL)
<i>N. subinflata</i>	-	-	c	c	BAL (M)
<i>Neosynedra provincialis</i>	-	-	vc	c	BAL (M)
<i>Nitzschia microcephala</i>	c	vc	c	r	BAL (F)
<i>N. paleacea</i>	c	vc	c	-	BAL (F)
<i>N. sigma</i>	r	c	c	r	BAL
<i>N. valdestriata</i>	r	c	r	r	BAL
<i>Paralia sulcata</i>	r	r	r	r	BAL
<i>Parlibellus berkeleyi</i>	-	-	r	vc	M (BAL)
<i>P. delognei</i>	-	-	-	c	M (BAL)
<i>P. hamulifer</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>Petrodictyon gemma</i>	r	r	c	c	BAL (M)
<i>Petroneis humerosa</i>	r	r	r	r	BAL
<i>Pinnularia lundii</i>	r	r	r	-	BAL (F)
<i>P. quadratarea</i>	-	r	r	r	BAL (M)
<i>Placoneis clementis</i>	r	r	c	-	BAL
<i>Pleurosira laevis</i> fo. <i>polymorpha</i>	-	vc	vc	-	BAL **
<i>Rhabdonema minutum</i>	-	-	r	r	BAL (M)
<i>Rhizosolenia fragilissima</i>	-	-	c	c	BAL (M)
<i>Stauroneis simulans</i>	r	r	vc	c	BAL (M)
<i>S. spicula</i>	r	c	c	-	BAL
<i>Stephanodiscus binderanus</i>	vc	-	-	-	F (BAL)
<i>S. minutulus</i>	vc	r	r	-	F (BAL)
<i>S. parvus</i>	vc	r	r	-	F (BAL)
<i>Tabellaria fenestrata</i>	vc	r	r	-	F (BAL)
<i>T. flocculosa</i>	c	r	r	-	F (BAL)
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	-	-	c	c	BAL (M)
<i>Thalassiosira hyperborea</i> var. <i>lacunosa</i>	-	r	r	-	BAL
<i>Tryblionella apiculata</i>	r	c	c	r	BAL
<i>T. circumscuta</i>	r	r	-	-	BAL (F)
<i>T. levidensis</i>	r	c	r	-	BAL
<i>T. littoralis</i>	r	c	c	-	BAL
<i>T. punctata</i>	r	r	r	r	BAL

\*\* = only recorded from cooling-water discharge areas

# 13<sup>th</sup> International Diatom Symposium

*1 - 7 September 1994*

Hotel Villa del Mare

Acquafredda di Maratea (PZ), Italy

## *ABSTRACT BOOK*

The International Society for Diatom Research

Stazione Zoologica "Anton Dohrn", Naples

*Marine Botany and Benthic Ecology Laboratories*

Held under the auspices of the

**Società Botanica Italiana**



# The role of planktonic diatoms in the formation of phytocenosis of the Gulf of Riga

Maja Balode

Institute of Biology, Latvian Academy of Sciences, Salaspils LV-2169, 3 Miera Str., Latvia

The Gulf of Riga is considered one of the most eutrophicated systems in the Baltic Sea. Nitrogen and phosphorus loads into the Gulf have increased during the last decades. The inorganic N:P ratios vary from about 20:1 in winter to above 50:1 during the productive season. A nutrient budget and high N:P ratios in the Gulf of Riga facilitate the development of planktonic diatoms demanding high concentrations of nutrients in water. The relationship between the mineral nutrition and the development of diatoms is most expressed during the period of their intensive development, in spring and autumn, causing the increase of total phytoplankton biomass. Development of planktonic diatoms in spring usually is related with water bloom reaching the biomass of several tens of grams per m<sup>3</sup> in the coastal areas.

The increase of eutrophication level often causes shifts in species succession. High nutrient concentrations and N:P ratios result in an increase of the specific weight of diatoms in summer phytocenosis and stimulate the development of such mesosaprobic species as *Nitzschia acicularis* and *Skeletonema costatum*.

The aim of our investigation was to analyze the development trends of planktonic diatoms in the Gulf of Riga under an increased load of eutrophying substances on the basis of long-term studies of phytocenosis in the coastal zone of the Gulf of Riga.

# **MER BALTIQUE ET MER MEDITERRANEE**

**APPROCHE ECOLOGIQUE COMPARATIVE DES ENVIRONNEMENTS LITTORAUX  
ET DES ECOSYSTEMES PARALIQUES**

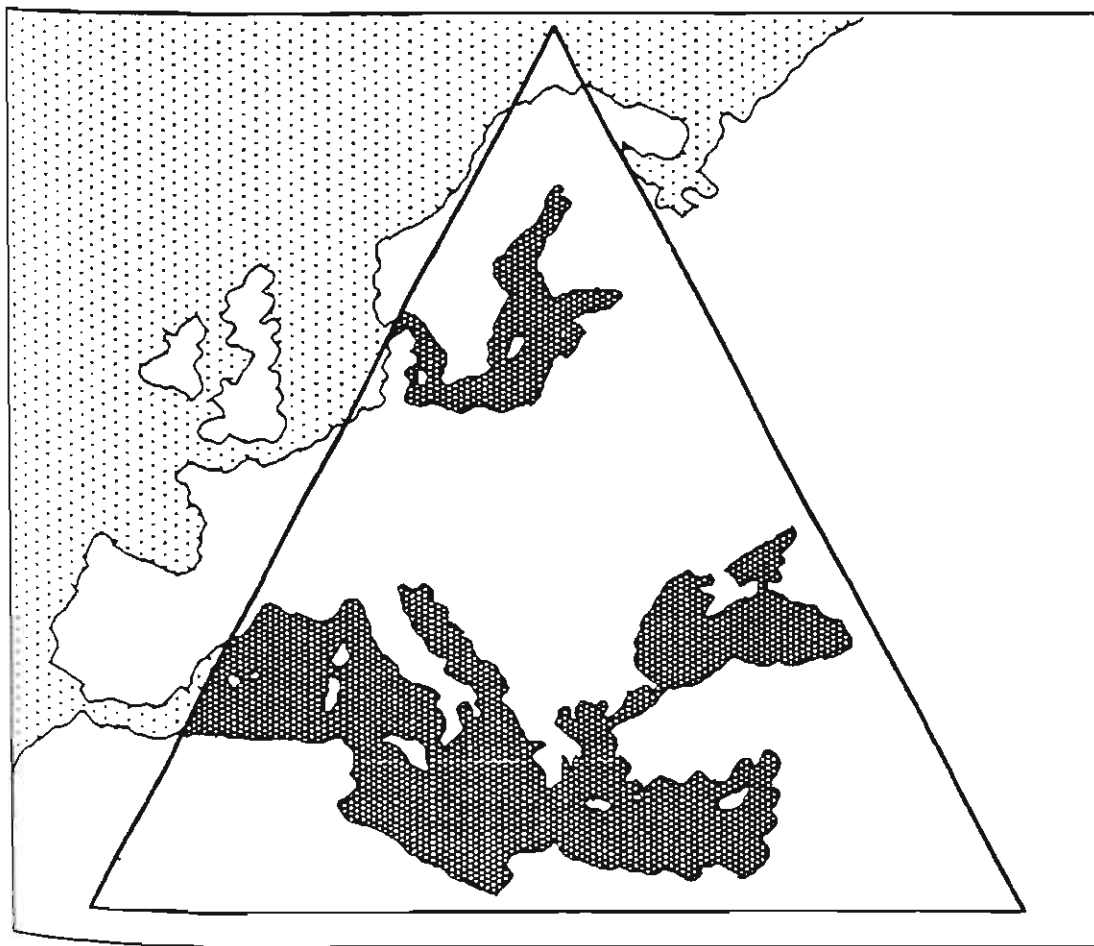
## **BALTIC SEA AND MEDITERRANEAN SEA**

**COMPARATIVE ECOLOGICAL APPROACH OF COASTAL ENVIRONMENTS  
AND PARALIC ECOSYSTEMS**

Organisé par

IFREMER  
INSU / CNRS

Laboratoire d'Hydrobiologie Marine - Université Montpellier II



*Edité par O. GUELORGET et A. LEFEBVRE*

# LONG-TERM CHANGES OF SUMMER-AUTUMN PHYTOPLANKTON COMMUNITIES IN THE GULF OF RIGA

BALODE Maija

Institute of Hydroecology, Latvian University, 3 Miera St., Salaspils, LV-2169,  
LATVIA

## INTRODUCTION

Fragmentary studies on phytoplankton communities of the Gulf of Riga were carried out at the beginning of this century (Krabbi, 1913a; 1913b; Rappoport 1930; Berzinsh, 1930; Skuja, 1924; 1924-1934; 1926; 1928). More detailed investigations of summer blooms were started in the 50-ies (Nikolayev, 1953a; 1953b). They prove that the blue-green algae blooms is not a new phenomenon for the Gulf of Riga, as far as the first cyanobacterial bloom was registered already in August 1908. However, the increasing frequency and intensity of the bloom of cyanobacteria, the most of them belonging to the potentially toxic algae (Carmichael, 1992), has become one of the major ecological problems in the Gulf of Riga since the end of 80-ies. That demands a need for a better knowledge of taxonomy, ecology and distribution of these microalgae.

The aim of the present paper is to outline the changes in the summer-autumn phytoplankton composition from 1972 to 1992 in the Gulf of Riga the main attention paying to the studies of the limiting nutrient for phytoplankton growth.

## MATERIAL AND METHODS

The phytoplankton material consists of qualitative and quantitative observations on 971 samples from the Gulf of Riga during 1972 - 1992. The sampling stations are situated in the coastal zone and offshore of the Riga Gulf (Fig.1). The samples were taken by Nansen bottles. Analysis of phytocenosis structure was done on the basis of personal investigations from 1980 to 1992 as well as by using phytoplankton data of the Laboratory of Marine Biology (Institute of Biology, Latvian Academy of Sciences) within the period 1972- 1989. Concentration of samples was done with sedimentation or filtration methods applying "Synpor" or "Nuclear" filters of 2.01 size. The samples were counted on the light microscope, but in the recent years - the inverted microscope technique was applied (Utermohl, 1958). In order to compare the results biomass was used as a quantitative indice to characterize the phytoplankton structure. However due to the differences in sampling frequency and methods of sample analyses the comparison of material from different years is rather complicated.

Data of hydrochemical analyses were taken from the reports of the Laboratory of Marine Biology ( Institute of Biology, Latvian Academy of Science). Hydrochemical analyses were done by R. Filmanovica and U. Botva according to Methods of Seawater Analyses, 1976.

## RESULTS AND DISCUSSION

Analyses of quantitative and qualitative data on the summer-autumn phytoplankton in the Gulf of Riga in 1972-1992 speak about essential changes in phytoplankton communities. Long-term studies of phytoplankton structure revealed an increased significance of cyanobacteria in the formation of summer communities in the recent 20 years (Fig. 2; 3), that was proved also by satellite images of Stockholm University (Kahru M., personal communication). The maximal cyanobacterial biomass registered in the littoral zone of the Gulf of Riga in the 70-ies did not exceed 300 mg/m<sup>3</sup>, while in late 80-ies it reached 1400 mg/m<sup>3</sup> (Fig. 2), being on the average 32% (max 90%) of the total phytoplankton biomass (Table 1). In the pelagic zone of the Gulf an increased importance of the blue green algae has also been observed from 7% of the total phytoplankton biomass in 1972 to 52% in 1992 (Table 2).

Table 1. The mean values of nutrients concentrations, total phytoplankton and cyanobacteria biomasses, and DIN/DIP ratio in the littoral zone of the Riga Gulf in summer - autumn period 1977 -1991. Number of observations : 221

Year	N-NO <sub>3</sub> (μmol/l)	N-NH <sub>4</sub> (μmol/l)	P-PO <sub>4</sub> (μmol/l)	The number of cases (%) with DIN/DIP ratio			Total phytoplankton (mg/m <sup>3</sup> )	Cyanobacteria (% of total phytoplankton)
				< 16	16-30	> 30		
1977	1,45	4,90	0,34	29	7	64	3089	0,3
1978	7,51	38,2	0,58	5	14	81	2780	2,6
1988	4,47	5,45	0,56	32	15	53	396	16,2
1989	2,54	2,75	0,24	36	13	51	1282	31,5
1991	1,39	3,59	0,10	11	14	75	3106	21,7

Table 2. The mean values of nutrients concentrations, total phytoplankton and cyanobacteria biomass, and DIN/DIP ratio in the pelagial zone (0 - 10 m layer) of the Riga Gulf in summer - autumn period 1972 - 1992. Number of observations : 750

Year	N-NO <sub>3</sub> (μmol/l)	N-NH <sub>4</sub> (μmol/l)	P-PO <sub>4</sub> (μmol/l)	The number of cases (%) with DIN/DIP ratio			Total phytoplankton (mg/m <sup>3</sup> )	Cyanobacteria (% of total phytoplankton)
				< 16	16-30	> 30		
1972	0,86	1,85	0,23	87	6	7	33,53	7,36
1975	1,02	1,40	0,21	92	6	2	540,88	35,05
1976	1,60	7,65	0,22	17	12	71	411,78	12,81
1977	5,46	2,79	0,07	0	17	83		
1978	3,90	23,72	0,61	20	30	50	138,96	17,56
1979	0,50	11,69	0,13	21	2	77	104,48	33,14
1982	1,11	1,84	0,04	0	0	100		
1987	2,92	2,03	0,12	17	10	73	4128,29	11,76
1988	7,28	1,49	0,45	24	40	36	122,21	6,56
1989	3,05	5,97	0,38	16	21	63	874,14	49,59
1991	3,30	1,63	0,14	4	12	84	897,07	35,89
1992	2,98	8,01	0,27	29	13	58	547,14	52,27

A positive growth of cyanobacteria standing stock was observed during 1972-1992 in the whole Gulf and it was particularly clear in the western littoral of the Riga Gulf (Fig. 3). Less expressed increase of cyanobacterial bloom was observed in the eastern

part of the Riga Gulf. Obviously, it was related with the effect of nutrient load from the river Daugava, the runoff of which is turned northwards along the eastern coast (Berzinsh, 1980), promoting the development of other systematic groups - as diatoms, dinoflagellates and green algae which in comparison with cyanobacteria demand higher level of nitrogen.

The observation period 1972-1992 is characterized by significant changes in nutrient concentrations and in the ratio of dissolved inorganic nitrogen and phosphorus in the Gulf of Riga (Table 1;2). The high value of inorganic N/P ratio in comparison with the Redfield ratio 16:1 (Redfield *et al.*, 1963) indicate that the Gulf of Riga in summer is mainly a phosphorus limited system (Yurkovskis *et al.*, 1993). It is demonstrated by the analyses of nutrient concentrations and DIN/DIP ratio in the Gulf of Riga in 1972-1992 (Table 1; 2). The growth of nutrient level and the high value of DIN/DIP facilitate the development of species being indicators of high saprobity like *Nitzschia acicularis*, *Skeletonema costatum*, *Monoraphidium contortum* (Baltic Sea Environmental Proceedings No. 5B, 1981; Kalbe, 1980 ).

The low DIN/DIP ratio in the whole Gulf was observed only at the beginning and middle of 70-ies (Table 2). In summer 1972 and 1975 the value of DIN/DIP ratio was lower the Redfield ratio in 87% and 92% of cases, respectively. In the mid-70-ies in comparison with early 70-ies an increase of the total phytoplankton biomass was observed as well as the importance of the blue-green algae. Summer phytoplankton in 70-ies was basically formed of brackish-moderate warm water species complex the main representative of which was *Aphanizomenon flos-aquae*, *Snowella lacustris*, *Nodularia spumigena*. Beginning with late 70-ies the territory of the whole Gulf is characterized on the average by a high DIN/DIP ratio, which exceeds 30:1 in 51- 81% of cases in littoral and in 36-100% of cases in pelagic. The high concentration of inorganic nitrogen is supported by the high level of N-NH<sub>4</sub> particularly in the littoral zone in 1978 and in pelagic zone in 1978; 1979. High values of DIN/DIP ratio affect negatively the development of cyanobacteria, resulting in a decrease of heterocyst frequency (Wallstrom, 1991). At the end of 70-ies the biomass of cyanobacteria in the coastal zone of the Riga Gulf does not exceed on the average 0,3-2,6% of the total phytoplankton biomass (Table 1). At this time a low development of cyanobacteria was registered at relatively high nitrogen concentrations ( mean concentration of N-NH<sub>4</sub> - 38,2 μmol/l and high inorganic N/P ratio, which in summer 1978 in 81% of cases exceeded DIN/DIP 30, and only in 5% of cases it was lower the Redfield ratio 16:1.

The end of 80-ies and the beginning of 90-ies (1989-1992) was the period of intensive development of cyanobacteria during summer, on the average making to 52% of the total phytoplankton biomass (Table 1; 2). A relatively low N/P ratio (especially in the surface layer) in separate coastal areas in 1988 and 1989 can be considered as a factor promoting the development of cyanobacteria in this period which on the average in 34% of cases was below the Redfield ratio 16:1 (Table 1). The local increase of total phosphorus concentrations in pelagic zone (Yurkovskis & Mazmachs, 1990 ) in late 80-ies could also be one of the promoting factors.

## CONCLUSIONS

The Gulf of Riga can be characterised as an area of high eutrophication level in summer. From late 70-ies the Gulf of Riga is considered a phosphorus limited system limiting the development of nitrogen fixing cyanobacteria. The high level of nitrogen determines the development of species being indicators of high saprobity. In the recent decade an increase of cyanobacteria standing stock has been stated in the Gulf of Riga. A positive trend in the development of nitrogen fixing cyanobacteria can be explained by a local decrease in DIN/DIP ratio as one of the most important factors.

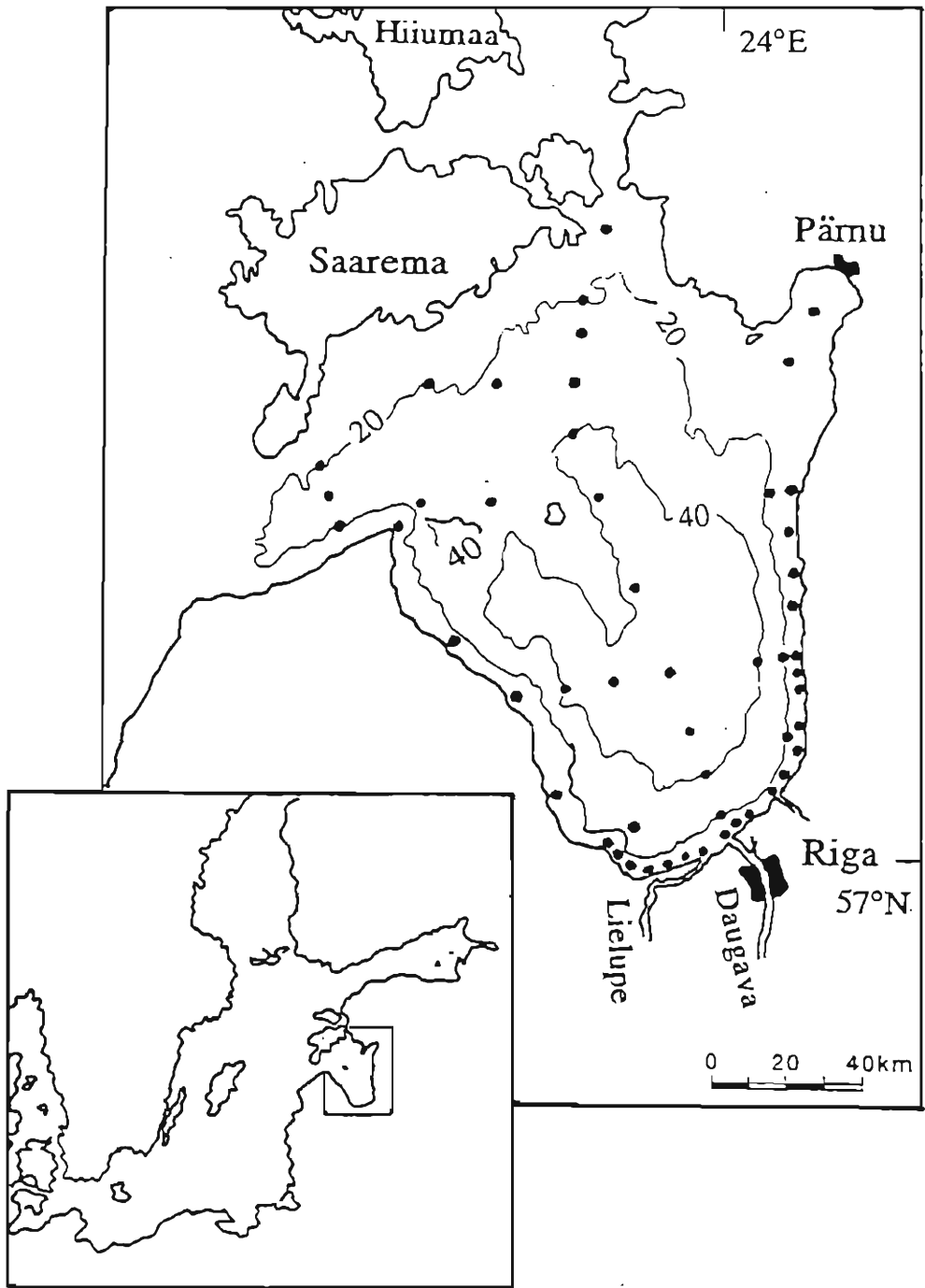
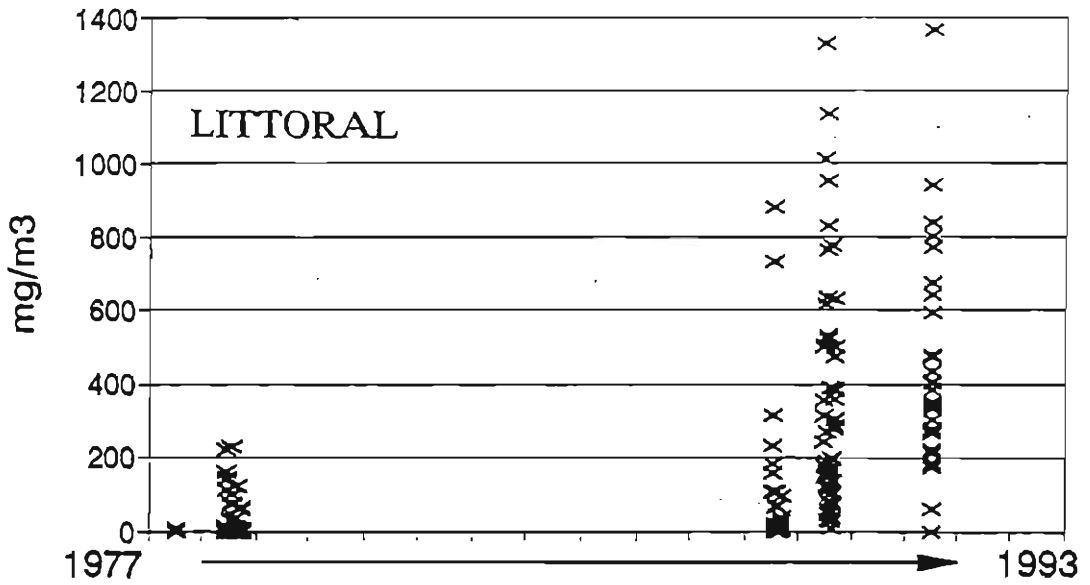


Fig.1. Study area and the location of sampling station.

# BIOMASS OF CYANOBACTERIA THE GULF OF RIGA



# BIOMASS OF CYANOBACTERIA THE GULF OF RIGA

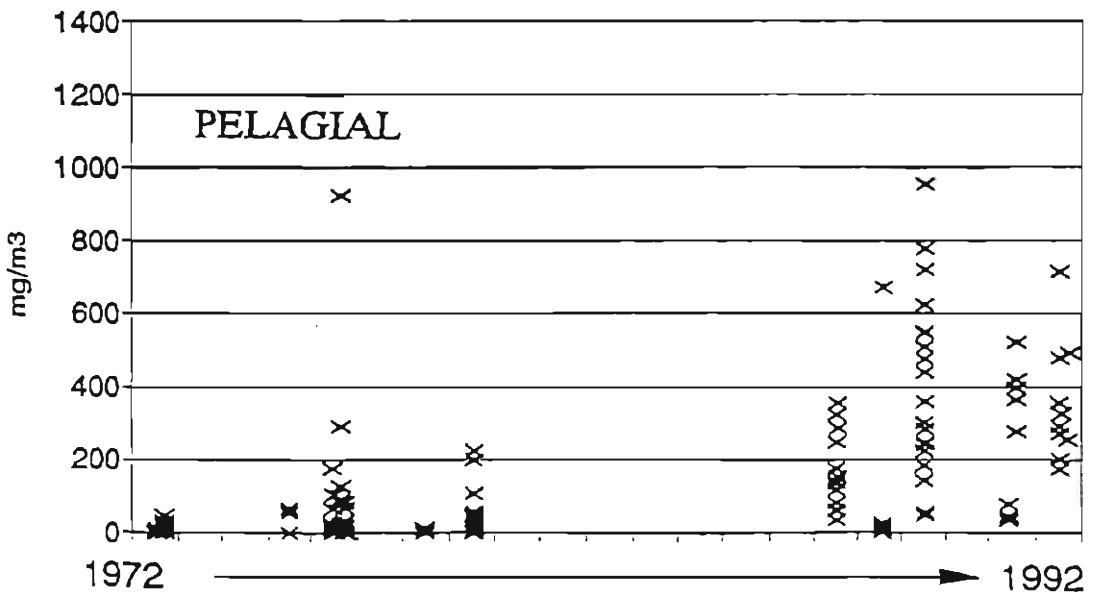


Fig.2. Trends of cyanobacteria biomass in the Gulf of Riga in 1972 - 1992 ( 0 - 10 m water layer ).

## REFERENCES

- Baltic Sea Environment Proceedings, 5 B, 1981.
- Baltic Sea Environment Proceedings, 35 B, 1990.
- Berzins B., 1930. Das plankton der lettischen Terminfahrt in Fruhjahr 1928.-*Folia zool. hydrobiol.*, 4.
- Berzinsh V., 1980. Interannual and seasonal changes of water salinity in the Gulf of Riga. *Proceedings of Institute of Fisheries Research, 15, Riga, Latvia (in Russian)*
- Carmichael W.W., 1992. Aquatic phycotoxins - an overview of current research directions. *Proceedings of the Third Nordic Symposium on Toxinproducing Algae, Oslo, Norway, October 20- 21, 1988.*
- Kalbe L., 1980. Kieselalgen in Binnengewassern. *Wittenberg Lutherstadt, DDR.*
- Krabbi A., 1913a. Plankton of the Baltic expedition 1908. - *Proceedings of the Baltic expedition, 2 ( in Russian)*
- Krabbi A., 1913b. Report on plankton of the Baltic expedition in June, August and November 1909. - *Proceedings of the Baltic expedition, 2 ( in Russian )*.
- Lindholm T.& Eriksson J.E., 1990. A lake with blooms of *Microcystis*.- *Verh. Internat. Limnol. 24. Methods of Seawater Analyses, 1976. Verlag Chemie .*
- Nikolayew I., 1953a. Phytoplankton of the Gulf of Riga. - *Proceedings of Institute of Fisheries Research, 1, Riga, Latvia ( in Russian )*.
- Nikolayew I., 1953b. On the bloom phenomenon of the Baltic Sea. - *Proceedings of Institute of Fisheries Research, 26, Riga, Latvia ( in Russian)*.
- Rappoport A., 1930. Das Oberflachenplankton der Kustengewasser Lettlands in Jahre 1925. *Folia zool. hydrobiol.*, 1
- Redfield A.C., Ketchum B.H. & Richards F.H., 1963. The influence of organisms on the composition of seawater. - *In The Sea, Vol.2 (Hill M.N., ed) Wiley, New York*
- Rinne I., Melvasalo T., Niemi A., Niemisto L., 1978. Nitrogen fixation by bluegreen algae in the Baltic Sea. - *Kieler Meeresforsch. Sonderheft 4*
- Skuja H. 1924. Algae in the coastal zone Mersrags- Ragciems. - *Acta Univ. Latviensis, 10 ( in Latvian)*
- Skuja H., 1924- 1934. Beitrag zur Algenflora Lettlands, 1- 4
- Skuja H., 1926. Vorarbeiten zu einer Algenflora von Lettland, 3. - *Acta Horti Bot.Univ. Latviensis, 1.*
- Skuja H., 1928. Vorarbeiten zu einer Algenflora von Lettland, 4. - *Acta Horti Bot.Univ. Latviensis, 3.*
- Utermohl H., 1958. Zur Vervollkommnung der quantitative Phytoplanktonlnethodik. *Mitt. Int. Verein. Limnol. 9.*
- Wallstrom K., 1991. Ecological studies on nitrogen fixing blue-green algae and on nutrient limitation of phytoplankton in the Baltic Sea. - *Acta Universitatis Upsaliensis, Summaries of Dissertations, 337.*
- Yurkovskis A., Wulff F., Rahm L., Andrushaitis A. & Rodriguez- Medina, 1993. A nutrient budget of the Gulf of Riga; Baltic Sea . - *Estuarine, Coastal and Shelf Sciences, 37.*

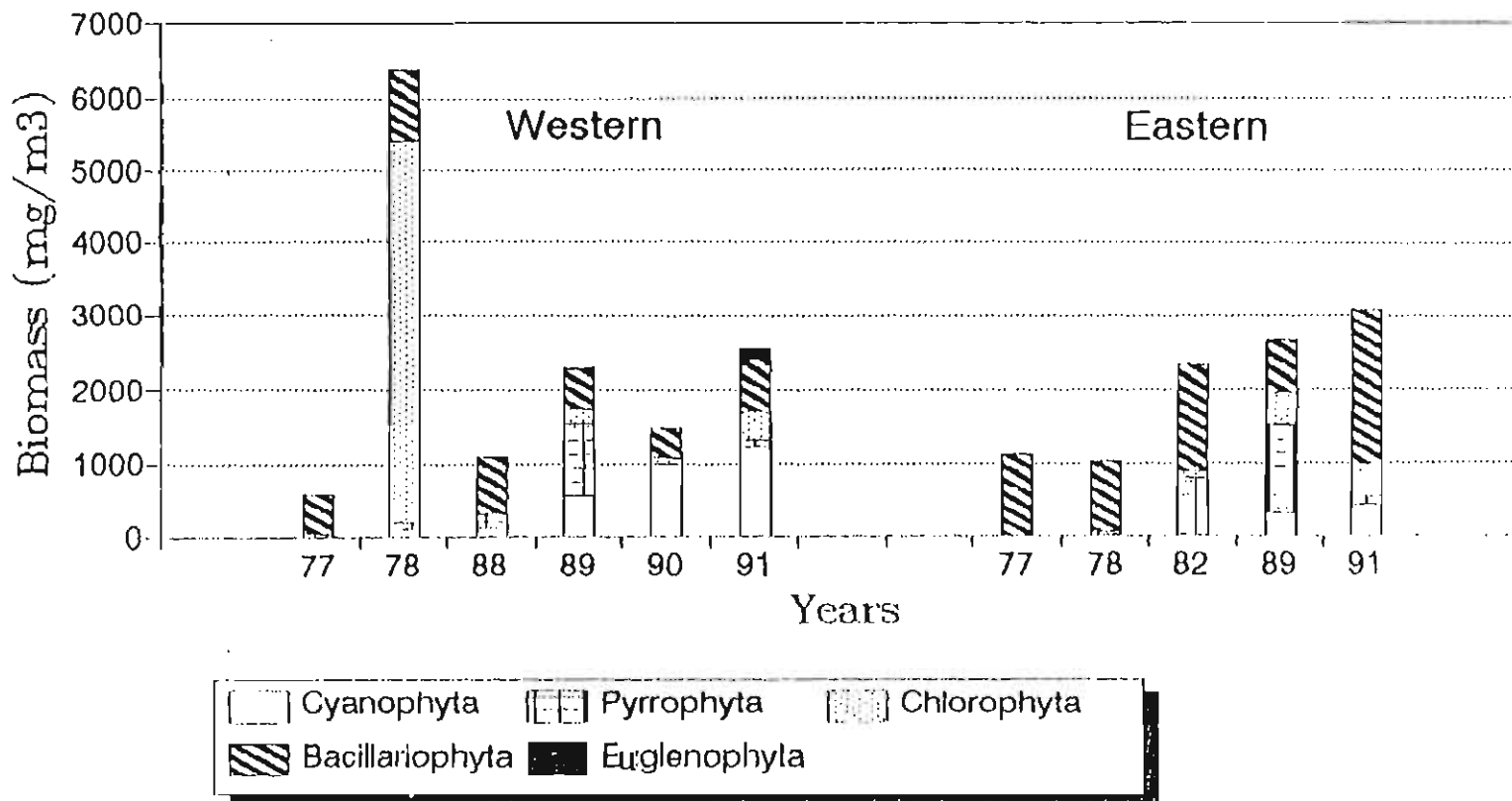
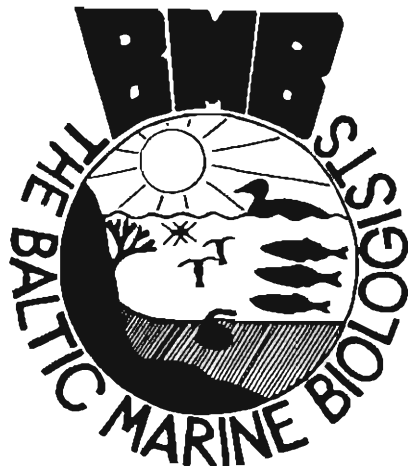


Fig.3. Long-term variations of phytoplankton standing stock in the western and the eastern littorals of the Gulf of Riga in 1977 - 1991 (the annual means in 0 - 10 m water layer ).

**THE BALTIC MARINE BIOLOGISTS  
PUBLICATION No. 16c**



# **Intercalibration and distribution of diatom species in the Baltic Sea**

## **Volume 3**

**Edited by Pauli Snoeijs & Marina Potapova**

**1995**

**OPULUS PRESS UPPSALA**

## THE FOLLOWING MEMBERS OF THE WORKING GROUP HAVE CONTRIBUTED TO VOLUME 3:

**ELINOR ANDRÉN**, Department of Geology and Geochemistry, Stockholm University, S-10691 Stockholm, SWEDEN

**NATHALIE BALASHOVA**, Department of Botany, St. Peterburg State University, Univ. Embankment 7/9, 199034 St. Peterburg, RUSSIA

**MAIJA BALODE**, Institute of Biology, Latvian Academy of Sciences, 3 Miera Street, LV-2169 Salaspils, LATVIA

**BOZENA BOGACZEWICZ-ADAMCZAK**, Institute of Oceanography, University of Gdansk, Pilsudskiego 46, PL-81378 Gdynia, POLAND

**TUULIKKI GRÖNLUND**, Geological Survey of Finland, Betonimiehenkuja 4, FIN-02150 Espoo, FINLAND

**SUSANNA HAJDU**, Department of Systems Ecology, Stockholm University, Uppsala Section, Box 7050, S-75007 Uppsala, SWEDEN

**ATKO HEINSALU**, Institute of Geology, Estonia Puiestee 7, EE-0100 Tallinn, ESTONIA

**CECILIE HELMUM VON QUILLFELDT**, The Norwegian College of Fishery Sciences, University of Tromsø, NORWAY

**HANNELORE HÅKANSSON**, Department of Quaternary Geology, University of Lund, Tomtevägen 13, S-22363 Lund, SWEDEN

**JÜRATĖ KASPEROVIČIENĖ**, Institute of Botany, Žalijų ežerų 47, LT-2021 Vilnius, LITHUANIA

**MATS KUYLENSTIERNA**, Department of Marine Botany, University of Göteborg, Carl Skottsbergs Gata 22, S-41319 Göteborg, SWEDEN

**ELINA LESKINEN**, Department of Genetics, Uppsala University, Box 7003, S-75007 Uppsala, SWEDEN

**BARBARA MARCINIAK**, Institute of Geological Sciences, Polish Academy of Sciences, Al. Zwirki i Wigury 93, PL-02089 Warszawa, POLAND

**URVE MILLER**, Department of Quaternary Research, Stockholm University, Odengatan 63, S-11322 Stockholm, SWEDEN

**IRINA OLENINA**, Centre of Marine Research, Taikos Street 26, LT-5802 Klaipeda, LITHUANIA

**ELSA PEINERUD**, Department of Applied Geology, Luleå University of Technology, S-97187 Luleå, SWEDEN

**KAI PIIRSOO**, Institute of Zoology and Botany, Vanemuise Street 21, EE-2400 Tartu, ESTONIA

**MARINA POTAPOVA**, Institute of Biological Problems of the North, Russian Academy of Sciences, K. Marx pr. 24, Magadan 685000, RUSSIA

**MAIRE SAKSON**, Geological Survey of Estonia, Kadaka tee 80/82, EE-0026 Tallinn, ESTONIA

**PAULI SNOEIJS**, Department of Ecological Botany, Uppsala University, Villavägen 14, S-75236 Uppsala, SWEDEN

**KATARZYNA STACHURA**, Institute of Oceanography, University of Gdansk, Pilsudskiego 46, PL-81378 Gdynia, POLAND

**KRISTINA SUNDBÄCK**, Department of Marine Botany, University of Göteborg, Carl Skottsbergs Gata 22, S-41319 Göteborg, SWEDEN

**RINES TANN**, Institute of Botany and Ecology, Lai 40, EE-2400 Tartu, ESTONIA

**TIIA TREI**, Institute of Botany and Ecology, Lai 40, EE-2400 Tartu, ESTONIA

**SIRJE VILBASTE**, Institute of Zoology and Botany, Vanemuise Street 21, EE-2400 Tartu, ESTONIA

**KARL-ALBERT WEGENER**, Stephanistraße 1/2, D-17489 Greifswald, GERMANY

**MALGORZATA WITAK**, Institute of Oceanography, University of Gdansk, Pilsudskiego 46, PL-81378 Gdynia, POLAND

**ANDRZEJ WITKOWSKI**, Institute of Oceanography, University of Gdansk, Pilsudskiego 46, PL-81378 Gdynia, POLAND

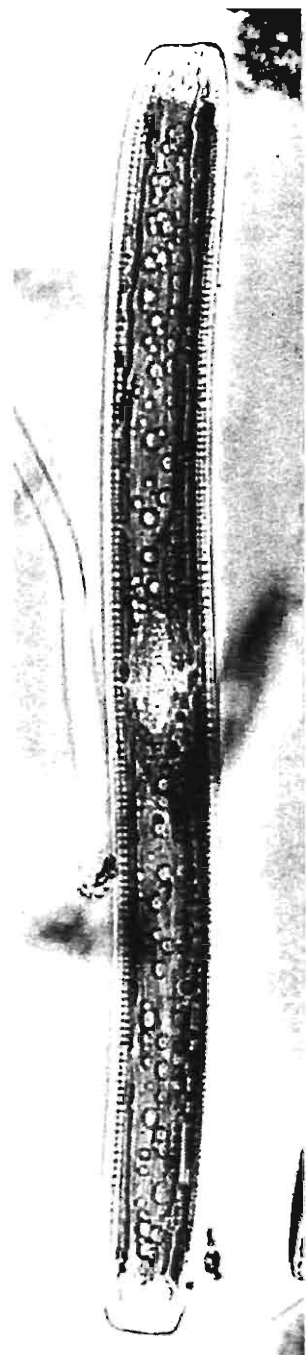
**ANGELA WULFF**, Department of Marine Botany, University of Göteborg, Carl Skottsbergs Gata 22, S-41319 Göteborg, SWEDEN

## 271. *Nitzschia sigmoidea* (Nitzsch) W. Smith 1853

- Synonym:** *Bacillaria sigmoidea* Nitzsch 1817
- Life-form:** Epipellic, solitary (motile)
- Size:** Apical axis = 180 - (205) - 310  $\mu\text{m}$ ,  
Transapical axis = 9 - (14.5) - 16  $\mu\text{m}$   
n = 25 (Gulf of Riga, Latvia)  
Apical axis = 234 - (314) - 423  $\mu\text{m}$ ,  
Transapical axis = 9 - (16.5) - 19.5  $\mu\text{m}$   
n = 25 (Greifswalder Bodden, Germany)
- Distribution:** BAL
- Floras:** Germain (1981: Pl. 138/1-4)  
Hustedt (1930: Fig. 810)  
Krammer & Lange-Bertalor  
(1988: Fig. 4/1.2; Fig. 5/1-5)

### Literature:

- Mann, D.G. 1986. Methods of sexual reproduction in *Nitzschia*: Systematic and evolutionary implications. *Diatom Research* 1: 193-203.
- Hasle, G.R. 1994. *Pseudo-nitzschia* as a genus distinct from *Nitzschia* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology* 30: 1036-1039.



Photograph: Pauli Snoeijs  
(LMI: Forsmark, Sweden)

## TABLES 1-5 ARE BASED ON THE FOLLOWING AREAS:

### KATTEGAT

#### Open sea:

KAT1 Plankton Kattegat ((13)16-25(34)%):  
HELCOM, SNV

#### Swedish coast:

KAT2 Benthos Kattegat (ca. 10-25%):  
Mats Kuylenstierna

KAT3 Benthos transition area (ca. 5-10%):  
Mats Kuylenstierna

KAT4 Benthos river mouth Nordre Älv  
(ca. 1-5%): Mats Kuylenstierna

### ÖRESUND

#### Open sea:

ÖRE1 Plankton Öresund (10-20% depending  
on flow direction): HELCOM, SNV

#### Swedish coast:

ÖRE2 Sediment and epiphyton Öresund in  
spring (10-11%): Pauli Snoeijs

### ARKONA SEA

#### Open sea:

ARK1 Plankton Arkona Sea (7-10%):  
HELCOM, SNV

### BORNHOLM SEA

#### Open sea:

BORI Plankton Bornholm Sea (7.5-8.5%):  
HELCOM, SNV

#### Swedish coast:

BOR2 Epiphyton Hanö sund in spring  
(ca. 7%): Pauli Snoeijs

### BALTIC SEA PROPER

#### Open sea:

BAL1 Plankton western Gotland Sea (6-7%):  
HELCOM, SNV

BAL2 Plankton eastern Gotland Sea (7-8%):  
HELCOM, SNV

#### Polish coast:

BAL5 Benthos Gdansk Bay (7-8%):  
Andrzej Witkowski

BAL5a Epiphyton Gdansk Bay (7-8%):  
Andrzej Witkowski

BAL6 Benthos river mouth Wisla (1-7%):  
Andrzej Witkowski

#### Lithuanian coast:

BAL7 Plankton northern Curonian Lagoon  
(0-4%): Jūratė Kasperovičienė

BAL8 Benthos northern Curonian Lagoon  
(0-4%): Jūratė Kasperovičienė

BAL9 Plankton southeastern coastal area  
(3-8%): Irina Olenina

#### Estonian coast:

BAL10 Benthos Moonsund area (2-7%):  
Sirje Vilbaste

BAL11 Plankton Moonsund area (2-7%):  
Kai Piirsoo

#### Swedish coast:

BAL12 Sediment and epiphyton Kalmarsund and  
Kväddöfjärden in spring (6-7%): Pauli  
Snoeijs

BAL13 Benthos Askö - Himmerfjärden area  
in spring (ca. 6%): Pauli Snoeijs

BAL14 Plankton Askö - Himmerfjärden area  
(6-7%): Susanna Hajdu

### GULF OF RIGA

#### Latvian coast:

RIG Plankton coastal zone of the Gulf  
of Riga (1-7%): Maija Balode

### GULF OF FINLAND

#### Finnish coast:

FIN3 Benthos Tvärminne area, inner  
archipelago (ca. 6%): Elina Leskinen

FIN4 Benthos Tvärminne area, outer  
archipelago (ca. 6%): Elina Leskinen

FIN5 Plankton Tvärminne area (ca. 6%):  
Elina Leskinen

#### Estonian coast:

FIN6 Plankton Tallinn Bay (5-7%):  
Kai Piirsoo

FIN7 Plankton Narva Bay (3-5%):  
Kai Piirsoo

#### Russian coast:

FIN8 Plankton Kaporje Bay (3-4%):  
Nathalie Balashova

FIN9 Plankton Neva Bay (0.1-0.3%):  
Nathalie Balashova

### ÅLAND SEA

#### Open sea:

ÅLA Plankton Åland Sea (5-6%):  
HELCOM, SNV

### BOTHNIAN SEA

#### Open sea:

BOS1 Plankton Bothnian Sea (ca. 6%):  
HELCOM, SNV

#### Swedish coast:

BOS2 Benthos Forsmark, incl. cooling water  
discharge area (ca. 5%): Pauli Snoeijs

BOS3 Epiphyton Bothnian Sea in spring  
(4-5%): Pauli Snoeijs

### BOTHNIAN BAY

#### Open sea:

BOB1 Plankton Bothnian Bay (2-4%):  
HELCOM, SNV

#### Swedish coast:

BOB3 Epilithon Bothnian Bay (1-3%):  
Pauli Snoeijs

(The same area codes were used as in  
Volumes 1 and 2)

Table 4: Geographical distribution of the 100 diatom species treated in this guide: Gulf of Riga (**RIG**) and Gulf of Finland (**FIN**). c = common, vc = very common, r = rare, - = not recorded.

	RIG	FIN3	FIN4	FIN5	FIN6	FIN7	FIN8	FIN9
<i>Achnanthes bahusiensis</i>	-	r	-	-	-	-	-	-
<i>A. bioretii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. clevei</i>	-	r	-	-	-	-	-	-
<i>A. groenlandica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. thermalis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Actinocyclus octonarius</i> var. <i>crassus</i>	-	-	-	r	-	-	-	-
<i>A. octonarius</i> var. <i>tenellus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Actinoptychus senarius</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Amphora acutiuscula</i>	-	-	c	-	-	-	-	-
<i>A. coffeaeformis</i>	-	c	c	-	r	-	r	-
<i>A. holsatica</i>	-	-	r	-	-	-	r	-
<i>A. hyalina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. macilenta</i> var. <i>typica</i>	-	-	r	-	-	-	-	-
<i>A. micrometra</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. robusta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. veneta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aneumastus minor</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Attheya decora</i>	-	-	r	-	-	-	-	-
<i>Caloneis amphisbaena</i>	r	-	r	-	r	-	r	-
<i>Cavinula pseudoscutiformis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cerataulus turgidus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cocconeis disculus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Coscinodiscus asteromphalus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. wailesii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cosmioneis pusilla</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cyclotella atomus</i>	-	r	-	-	-	-	-	-
<i>C. radiosa</i>	c	r	-	-	-	-	-	r
<i>Cymbella affinis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diatoma constricta</i>	-	-	r	-	-	-	-	-
<i>Dimeregramma minor</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diploneis domblittensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>D. oculata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Encyonema prostratum</i>	-	r	-	-	-	-	r	r
<i>E. sitesiacum</i>	-	-	-	-	r	-	-	r
<i>Entomoneis paludosa</i>	-	-	c	-	r	-	r	-
<i>E. pseudoduplex</i>	-	-	r	-	-	-	-	-
<i>E. punctulata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Epithemia turgida</i>	-	r	c	-	r	-	r	r
<i>Fallacia clepsidroides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>F. cryptolyra</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>F. forcipata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>F. tenera</i>	-	r	-	-	-	-	-	-
<i>Fragilaria heidenii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Fragilaria vaucheriae</i>	-	-	r	-	-	-	r	-
<i>Licmophora abbreviata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. dalmatica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mastogloia exigua</i>	-	c	r	-	-	-	-	-
<i>M. lanceolata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. pusilla</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. smithii</i> var. <i>amphicephala</i>	-	c	c	-	-	-	-	-



Table 6: Distribution of the 100 diatom species treated in this guide according to salinity. For each species the maximum score in Tables 1-5 is given for four salinity ranges: 0-6‰ = Bothnian Bay and areas with freshwater discharge throughout the Baltic Sea, Öresund and Kattegat; 5-6‰ = northern Baltic Sea; 6-10‰ = southern Baltic Sea; >10‰ = Öresund and Kattegat. c = common, vc = very common, r = rare, - = not recorded, ? = probably occurring (marine species).

	0-6‰	5-6‰	6-10‰	>10‰	Distribution
<i>Achnanthes bahusiensis</i>	-	c	c	r	BAL
<i>A. bioretii</i>	r	-	-	-	F (BAL)
<i>A. clevei</i>	c	r	r	-	F (BAL)
<i>A. groenlandica</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>A. thermalis</i>	-	-	-	-	*
<i>Actinocyclus octonarius</i> var. <i>crassus</i>	c	r	c	r	BAL (F)
<i>A. octonarius</i> var. <i>tenellus</i>	c	-	r	-	F (BAL)
<i>Actinoptychus senarius</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>Amphora acutiuscula</i>	-	c	c	-	BAL
<i>A. coffeaeformis</i>	r	c	c	r	BAL
<i>A. holsatica</i>	r	c	c	r	BAL
<i>A. hyalina</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>A. macilenta</i> var. <i>typica</i>	-	c	c	-	BAL
<i>A. micrometra</i>	-	-	c	c	BAL (M)
<i>A. robusta</i>	-	c	r	r	BAL
<i>A. veneta</i>	r	r	r	-	BAL (F)
<i>Aneumastus minor</i>	r	r	-	-	BAL (F)
<i>Attheya decora</i>	-	r	vc	c	BAL (M)
<i>Caloneis amphibaena</i>	r	r	c	r	BAL
<i>Cavinula pseudoscutiformis</i>	r	-	r	-	BAL (F)
<i>Cerataulus turgidus</i>	-	-	-	-	*
<i>Cocconeis disculus</i>	r	-	-	-	F (BAL)
<i>Coscinodiscus asteromphalus</i>	-	-	r	-	BAL
<i>C. wailesii</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>Cosmioneis pusilla</i>	r	r	c	-	BAL
<i>Cyclotella atomus</i>	c	r	r	-	F (BAL)
<i>C. radiosa</i>	c	r	r	-	F (BAL)
<i>Cymbella affinis</i>	vc	r	-	-	F (BAL)
<i>Diatoma constricta</i>	-	vc	-	-	BAL
<i>Dimeregramma minor</i>	-	-	r	c	M (BAL)
<i>Diploneis domblittensis</i>	-	r	-	-	BAL
<i>D. oculata</i>	r	-	r	-	BAL (F)
<i>Encyonema prostratum</i>	c	r	-	-	F (BAL)
<i>E. silesiacum</i>	vc	r	-	-	F (BAL)
<i>Entomoneis paludosa</i>	r	c	r	-	BAL
<i>E. pseudoduplex</i>	-	vc	-	-	BAL
<i>E. punctulata</i>	-	c	r	r	BAL
<i>Epithemia turgida</i>	c	c	c	r	BAL (F)
<i>Fallacia clepsidroides</i>	-	r	c	c	BAL (M)
<i>F. cryptolyra</i>	r	-	vc	c	BAL (M)
<i>F. forcipata</i>	-	-	r	r	BAL (M)
<i>F. tenera</i>	r	r	c	c	BAL (M)
<i>Fragilaria heidenii</i>	vc	-	r	-	F (BAL)
<i>Fragilaria vaucheriae</i>	c	r	r	-	F (BAL)
<i>Licmophora abbreviata</i>	-	-	r	c	M (BAL)
<i>L. dalmatica</i>	-	-	-	vc	M (BAL)
<i>Mastogloia exigua</i>	r	c	r	c	BAL (M)
<i>M. lanceolata</i>	-	r	r	-	BAL
<i>M. pusilla</i>	-	r	r	-	BAL
<i>M. smithii</i> var. <i>amphicephala</i>	r	c	r	-	BAL

\* = only recorded from fossil sediments

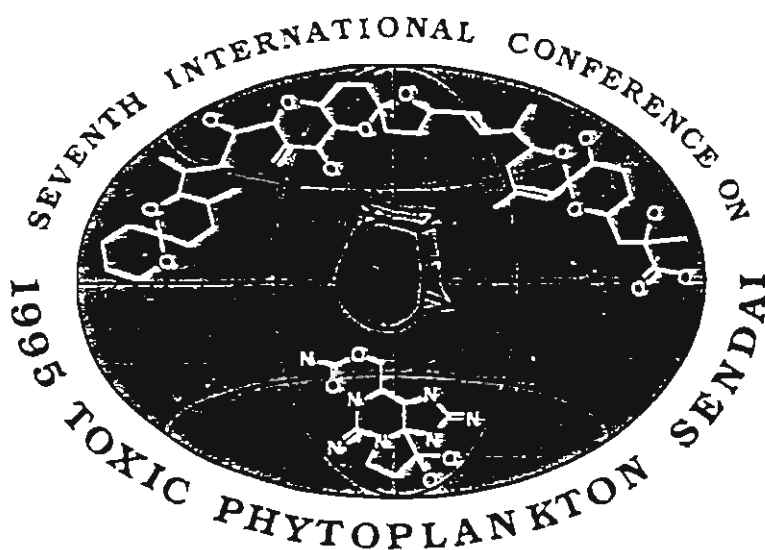
Table 6 (continued):

	0-6‰	5-6‰	6-10‰	>10‰	Distribution
<i>Navicula clamans</i>	-	-	r	r	BAL (M)
<i>N. crucicula</i>	r	-	c	r	BAL
<i>N. decussis</i>	r	-	-	-	F (BAL)
<i>N. flammata</i>	r	c	r	-	BAL
<i>N. germanopolonica</i>	-	-	vc	vc	BAL (M)
<i>N. meniscus</i>	c	c	c	-	BAL (F)
<i>N. microdigitoradiata</i>	r	r	r	-	BAL (F)
<i>N. phyllepra</i>	c	vc	vc	vc	BAL
<i>N. platystoma</i>	c	-	r	-	F (BAL)
<i>N. tripunctata</i>	r	c	r	-	BAL
<i>N. viminoides</i>	-	-	r	r	BAL (M)
<i>Nitzschia aurariae</i>	-	r	c	c	BAL (M)
<i>N. dippelii</i>	-	-	c	-	BAL
<i>N. dubia</i>	r	r	r	-	BAL (F)
<i>N. dubiiformis</i>	-	-	r	vc	M (BAL) **
<i>N. elegantula</i>	-	c	r	-	BAL
<i>N. pusilla</i>	-	c	vc	-	BAL
<i>N. recta</i>	c	-	-	-	F (BAL)
<i>N. reversa</i>	-	r	r	c	M (BAL)
<i>N. scalaris</i>	-	c	-	-	BAL
<i>N. sigmoidea</i>	r	c	r	-	BAL
<i>Parlibellus plicatus</i>	-	-	c	r	BAL
<i>Petronis granulata</i>	-	-	r	r	BAL (M)
<i>P. latissima</i>	-	-	r	r	BAL (M)
<i>P. marina</i>	-	r	r	r	BAL (M)
<i>P. monilifera</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>Pinnularia elegans</i>	r	r	c	-	BAL
<i>Placoneis placentula</i>	c	-	c	-	BAL (F)
<i>Plagiogramma staurophorum</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>Plagiotropis lepidoptera</i>	-	vc	c	r	BAL
<i>Pleurosigma elongatum</i>	r	vc	r	vc	BAL (M)
<i>P. formosum</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>P. salinarum</i>	r	c	c	c	BAL (M)
<i>Proboscia alata</i>	-	-	r	c	M (BAL)
<i>Proschkinia poretzkajae</i>	-	-	vc	vc	BAL (M) **
<i>Rhabdonema arcuatum</i>	r	-	c	c	BAL (M)
<i>Rhizosolenia delicatula</i>	-	-	-	c	M (BAL)
<i>Rhopalodia acuminata</i>	-	r	-	r	BAL (M)
<i>Sellaphora pupula</i>	c	-	-	-	F (BAL)
<i>Skeletonema subsalsum</i>	c	r	r	-	F (BAL)
<i>Stephanodiscus neoastreae</i>	c	-	r	-	F (BAL)
<i>S. rotula</i>	c	r	r	-	F (BAL)
<i>Suriella crumena</i>	c	c	r	-	BAL (F)
<i>Synedra acus</i>	vc	r	-	-	F (BAL)
<i>S. ulna</i>	vc	r	-	-	F (BAL)
<i>Thalassiphysa hyalina</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>Thalassiosira eccentrica</i>	r	-	r	c	M (BAL)
<i>Tryblionella hungarica</i>	r	r	r	r	BAL
<i>T. salinarum</i>	r	r	r	-	BAL (F)
<i>Undatella quadrata</i>	-	-	-	r	M (BAL)

\*\* = mainly recorded from cooling-water discharge areas

SEVENTH INTERNATIONAL CONFERENCE  
ON  
TOXIC PHYTOPLANKTON

ABSTRACTS  
PARTICIPANTS



July 12-16, 1995  
SENDAI, JAPAN

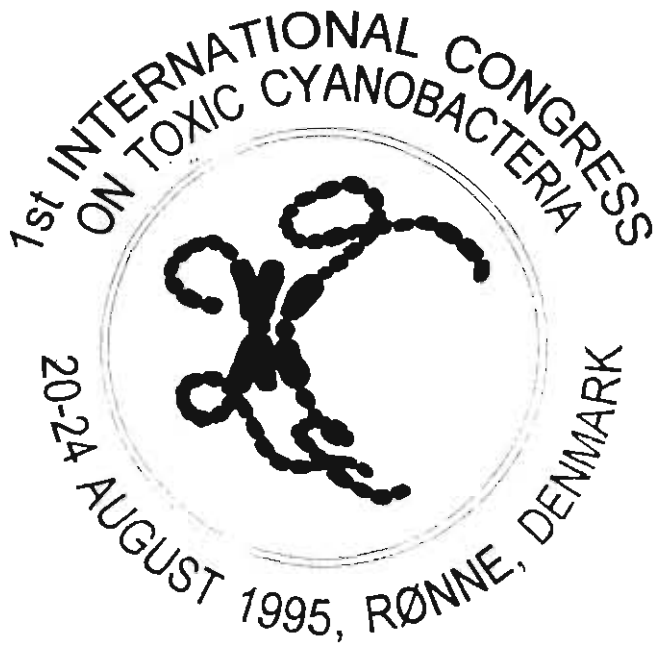
## Spatio-temporal distribution of toxic dinoflagellates in the Gulf of Riga, Baltic Sea

M. Balode

Institute of Aquatic Ecology, University of Latvia, 3 Miera Street, Salaspils LV-2169, Latvia

A long-term study (1972-1995) of the phytoplankton community structure in the Gulf of Riga showed a significant increase of occurrence and abundance of harmful cyanobacteria and dinoflagellates since the end of the 1980ies. Potentially toxic cyanobacteria *Aphanizomenon flos-aquae* and *Nodularia spumigena* and the dinoflagellate *Dinophysis acuminata* were the dominant species in summer communities since 1993, representing more than 50% of the total phytoplankton biomass, and have been responsible for allergic and gastrointestinal problems in humans and dogs.

Studies of the physical, chemical and biological mechanisms controlling the development of *Dinophysis acuminata* in the Gulf of Riga was carried out during summers 1993-1995. Maximum abundance of *D. acuminata* ( $6.7 \times 10^4$  cells/l) was recorded at the end of the cyanobacterial bloom (4 August 1993). Occurrence of *D. acuminata* in different temperature/salinity conditions show the importance of such parameters on development of this species. From nearshore to offshore abundance of *D. acuminata* typically increased and generally concentrations of cells were marked in the zone of brackish waters (opposite the mouth of the rivers Daugava, Lielupe and Gauja) underlining significant role of salinity in the development of marine dinoflagellates. According to the vertical distribution of *D. acuminata* the highest densities of cells was stated in the upper water layer with the maximum above the thermocline.



---

## THE OCCURRENCE OF TOXIC CYANOBACTERIA IN THE GULF OF RIGA

Maija Balode and Ingrida Purina

Institute of Aquatic Ecology, Latvian University, 3 Miera Street, Salaspils, Latvia

The occurrence of harmful cyanobacteria in the Gulf of Riga is greatly dependent on different environmental factors - water temperature and salinity, the concentration of nutrients and their interrelations. Water temperature and DIN/DIP ratio are considered to be the most decisive factors in the development of harmful cyanobacteria. Studying the seasonal changes of cyanobacteria in the Gulf of Riga in correlation with the environmental factors, two different groups of species can be separated. The species of the first group show a tendency to exist in a relatively wide range of environmental conditions forming one or more annual peaks. A typical representative of this group is *Aphanizomenon flos-aquae*. It occurs almost throughout the year with long periods of domination. The occurrence of some harmful cyanobacteria, e.g. *Nodularia spumigena*, is characterised by a considerably less wide range of environmental conditions and there is only one annual peak.

(Poster)

**THE BALTIC MARINE BIOLOGISTS  
PUBLICATION No. 16d**



**WWF**



# **Intercalibration and distribution of diatom species in the Baltic Sea**

**Volume 4**

**Edited by Pauli Snoeijs & Jūratė Kasperovičienė**

**1996**

**OPULUS PRESS UPPSALA**

## THE FOLLOWING MEMBERS OF THE WORKING GROUP HAVE CONTRIBUTED TO VOLUME 3:

**ELINOR ANDRÉN**, Department of Geology and Geochemistry, Stockholm University, S-10691 Stockholm, SWEDEN

**NATHALIE BALASHOVA**, Department of Botany, St. Peterburg State University, Univ. Embankment 7/9, 199034 St. Peterburg, RUSSIA

**MAIJA BALODE**, Institute of Biology, Latvian Academy of Sciences, 3 Miera Street, LV-2169 Salaspils, LATVIA

**BOZENA BOGACZEWICZ-ADAMCZAK**, Institute of Oceanography, University of Gdansk, Pilsudskiego 46, PL-81378 Gdynia, POLAND

**TUULIKKI GRÖNLUND**, Geological Survey of Finland, Betonimiehenkuja 4, FIN-02150 Espoo, FINLAND

**SUSANNA HAJDU**, Department of Systems Ecology, Stockholm University, Uppsala Section, Box 7050, S-75007 Uppsala, SWEDEN

**HANNELORE HÅKANSSON**, Department of Quaternary Geology, University of Lund, Tornavägen 13, S-22363 Lund, SWEDEN

**JŪRATĖ KASPEROVIČIENĖ**, Institute of Botany, Žaliojių ežerų 47, LT-2021 Vilnius, LITHUANIA

**VOLKBERT KELL**, Bei dem Polizeigärten 13, D-18057 Rostock, GERMANY

**KÄTE KUNERT**, Baltic Sea Research Institute, Seestraße 15, D-18119 Warnemünde, GERMANY

**MATS KUYLENTIERN**, Department of Marine Botany, University of Göteborg, Carl Skottsbergs Gata 22, S-41319 Göteborg, SWEDEN

**ELINA LESKINEN**, Department of Genetics, Uppsala University, Box 7003, S-75007 Uppsala, SWEDEN

**BARBARA MARCINIAK**, Institute of Geological Sciences, Polish Academy of Sciences, Al. Zwirki i Wigury 93, PL-02089 Warszawa, POLAND

**IRINA OLENINA**, Centre of Marine Research, Taikos Street 26, LT-5802 Klaipėda, LITHUANIA

**KAI PIIRSOO**, Institute of Zoology and Botany, Vanemuise Street 21, EE-2400 Tartu, ESTONIA

**MARINA POTAPOVA**, Institute of Biological Problems of the North, Russian Academy of Sciences, K. Marx pr. 24, Magadan 685000, RUSSIA

**MAIRE SAKSON**, Geological Survey of Estonia, Kadaka tee 80/82, EE-0026 Tallinn, ESTONIA

**PAULI SNOELJS**, Department of Ecological Botany, Uppsala University, Villavägen 14, S-75236 Uppsala, SWEDEN

**KATARZYNA STACHURA**, Institute of Oceanography, University of Gdansk, Pilsudskiego 46, PL-81378 Gdynia, POLAND

**KRISTINA SUNDBÄCK**, Department of Marine Botany, University of Göteborg, Carl Skottsbergs Gata 22, S-41319 Göteborg, SWEDEN

**RINES TANN**, Institute of Botany and Ecology, Lai 40, EE-2400 Tartu, ESTONIA

**SIRJE VILBASTE**, Institute of Zoology and Botany, Vanemuise Street 21, EE-2400 Tartu, ESTONIA

**NORBERT WASMUND**, Baltic Sea Research Institute, Seestraße 15, D-18119 Warnemünde, GERMANY

**KARL-ALBERT WEGENER**, Stephanistraße 1/2, D-17489 Greifswald, GERMANY

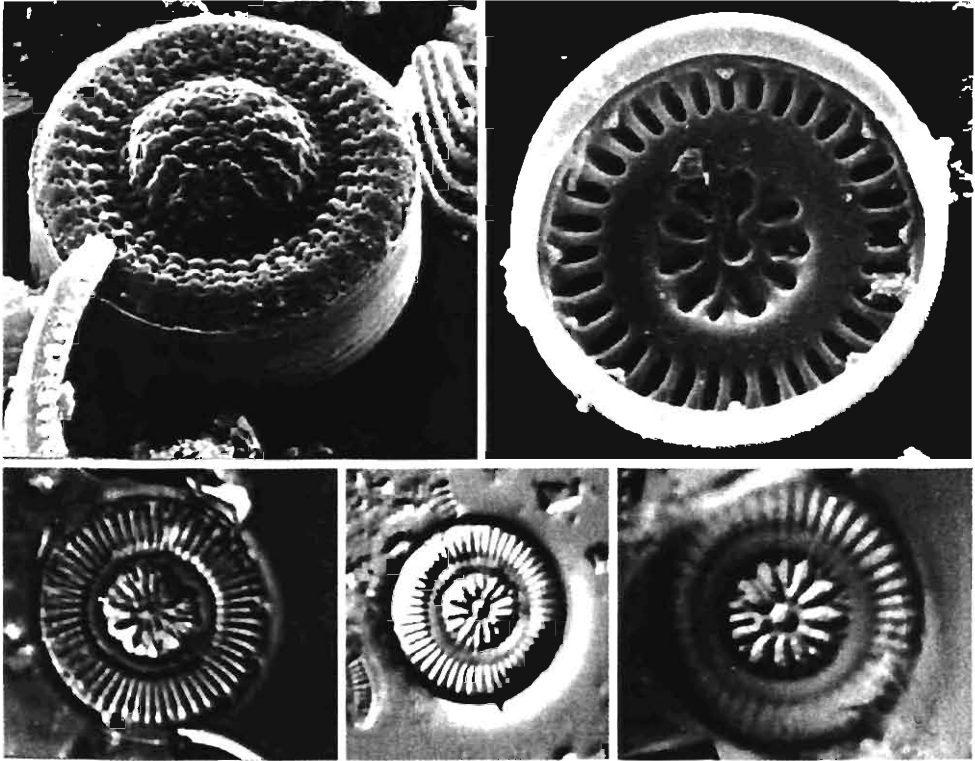
**PER WESTMAN**, Department of Quaternary Research, Stockholm University, Odengatan 63, S-11322 Stockholm, SWEDEN

**MALGORZATA WITAK**, Institute of Oceanography, University of Gdansk, Pilsudskiego 46, PL-81378 Gdynia, POLAND

**ANDRZEJ WITKOWSKI**, Institute of Oceanography, University of Gdansk, Pilsudskiego 46, PL-81378 Gdynia, POLAND

**ANGELA WULFF**, Department of Marine Botany, University of Göteborg, Carl Skottsbergs Gata 22, S-41319 Göteborg, SWEDEN

Photographs: Marina Potapova (LM & SEM: Zelenogorsk, Gulf of Finland, Russia)

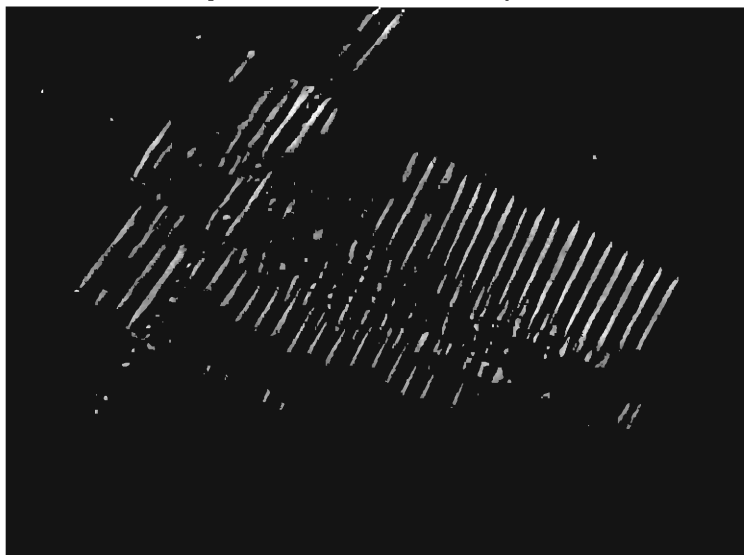


### 337. *Cyclotella stelligera* Cleve & Grunow in Van Heurck 1882

- Synonym:** *Cyclotella meneghiniana* var. ?*stelligera* Cleve & Grunow in Cleve 1881
- Habitat / life form:** Pelagic, no colonies observed
- Size:** Diameter = 5.5 - (9.0) - 13  $\mu\text{m}$ , n = 16 (Zelenogorsk, Gulf of Finland, Russia)  
Diameter = 7 - (10) - 14  $\mu\text{m}$ , n = 10 (Gulf of Riga, coastal zone)
- Distribution:** F (BAL)
- Floras:** Hustedt (1927-1930: Fig. 172)  
Krammer & Lange-Bertalot (1991a: Fig. 49/1-4)
- Literature:**  
Haworth, E.Y. & Hurley, M.A. 1986. Comparison of the stelligeroid taxa of the centric diatom genus *Cyclotella*. In: Ricard, M. (ed.), Proceedings of the Eighth International Diatom Symposium. Koeltz, Koenigstein. pp. 43-58.  
Chang, T.P. 1991. Electron microscopic studies of the type material of the centric diatom *Cyclotella stelligera* Cleve and Grunow. Diatom Research 6: 1-14.

Marina Potapova & Maija Balode

Photograph: Kai Piirsoo (LM: Narva Bay, Estonia)



### 344. *Fragilaria crotonensis* Kitton 1869

**Habitat /**

**life-form:** Pelagic, forming ribbon-shaped colonies

**Size:**

Apical axis = 71 - (95) - 106  $\mu\text{m}$ , Transapical axis = 3 - (3.7) - 4  $\mu\text{m}$   
(n = 25, Neva Bay, Russia)

Apical axis = 72 - (76) - 86  $\mu\text{m}$ , Transapical axis = 2 - (2.3) - 3  $\mu\text{m}$   
(n = 25, Narva Bay, Estonia)

Apical axis = 60 - (90) - 125  $\mu\text{m}$ , Transapical axis = 2 - (4.0) - 5  $\mu\text{m}$   
(n = 25, Gulf of Riga, coastal zone Latvia)

**Distribution:** F (BAL)

**Floras:**

Germain (1981: Pl. 18/1,2)

Hustedt (1931-1959: Fig. 658)

Krammer & Lange-Bertalot (1991a: Fig 116/1-4)

**Literature:**

Canter, H.M. & Jaworski, G.H.M. 1982. Some observations on the alga *Fragilaria crotonensis* Kitton and its parasitism by two chytridiaceous fungi. *Annals of Botany* 49: 429-446.

Canter, H.M. & Jaworski, G.H.M. 1983. A further study on parasitism of the diatom *Fragilaria crotonensis* Kitton by chytridiaceous fungi in culture. *Annals of Botany* 52: 549-563.

Crawford, R.M., Canter, H.M. & Jaworski, G.H.M. 1985. A study of two morphological variants of the diatom *Fragilaria crotonensis* Kitton using electron microscopy. *Annals of Botany* 55: 473-485.





Table 6: Distribution of the 100 diatom species treated in this guide according to salinity. For each species the maximum score in Tables 1-5 is given for four salinity ranges: 0-6‰ = Bothnian Bay and areas with freshwater discharge throughout the Baltic Sea, Öresund and Kattegat; 5-6‰ = northern Baltic Sea; 6-10‰ = southern Baltic Sea; >10‰ = Öresund and Kattegat. c = common, vc = very common, r = rare, - = not recorded, ? = probably occurring (marine species). \* = only recorded from fossil sediments.

	0-6 ‰	5-6 ‰	6-10 ‰	>10 ‰	Distribution
<i>Achnanthes bremeri</i>	-	-	-	c	M (BAL)
<i>A. fagedii</i>	-	-	-	-	*
<i>A. lanceolata</i> ssp. <i>dubia</i>	c	-	-	-	F (BAL)
<i>A. lanceolata</i> ssp. <i>frequentissima</i>	c	-	-	-	F (BAL)
<i>A. lemmermannii</i>	c	c	c	c	BAL
<i>A. linkei</i>	-	-	c	r	BAL
<i>A. cf. minuscula</i>	-	c	c	-	BAL
<i>A. oblongella</i>	vc	-	r	r	F (BAL)
<i>A. punctulata</i>	r	c	c	r	BAL
<i>A. rossii</i>	vc	-	-	-	F (BAL)
<i>A. rostrata</i>	c	-	-	-	F (BAL)
<i>Amphora</i> cf. <i>bacillaris</i>	-	-	r	c	M (BAL)
<i>A. beaufortiana</i>	-	-	-	c	M (BAL)
<i>A. decussata</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>A. cf. exigua</i>	-	c	c	c	BAL (M)
<i>A. ostrearia</i> var. <i>lineata</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>A. rhombica</i> var. <i>intermedia</i>	-	-	-	-	*
<i>A. staurophora</i>	r	r	c	c	BAL (M)
<i>Aneumastus tuscus</i>	c	-	r	-	F (BAL)
<i>Ardissonea crystallina</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>Aulacoseira subarctica</i>	c	-	-	-	F (BAL)
<i>Berkeleya micans</i>	-	-	-	vc	M (BAL)
<i>Biremis ambigua</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>B. lucens</i>	-	r	c	c	BAL (M)
<i>Caloneis crassa</i>	r	-	c	c	BAL (M)
<i>Cavinula cocconeiformis</i>	c	r	-	-	F (BAL)
<i>Chaetoceros affinis</i>	-	r	r	r	BAL (M)
<i>C. diadema</i>	-	-	r	r	BAL (M)
<i>C. mitra</i>	-	-	-	-	*
<i>C. muelleri</i> var. <i>subsalsum</i>	-	-	r	-	BAL
<i>C. simplex</i>	r	-	r	r	BAL
<i>C. subtilis</i>	r	r	r	r	BAL
<i>C. thronsenii</i>	-	-	r	r	BAL (M)
<i>Cocconeis costata</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>C. quamerensis</i>	-	-	-	-	*
<i>Cyclotella schumannii</i>	r	-	-	-	*
<i>C. stelligera</i>	c	r	-	-	F (BAL)
<i>Denticula sundayensis</i>	-	r	-	-	BAL
<i>Donkinia angusta</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>D. recta</i> var. <i>minuta</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>Fallacia florinae</i>	r	-	c	r	BAL
<i>F. litoricola</i>	-	-	-	c	M (BAL)
<i>F. pseudony</i>	-	-	c	c	BAL (M)
<i>Fragilaria crotonensis</i>	c	r	r	-	F (BAL)
<i>Grammatophora marina</i>	-	r	r	r	BAL (M)
<i>Guinardia flaccida</i>	-	-	r	r	BAL (M)
<i>Gyrosigma fasciola</i>	-	r	c	r	BAL
<i>Hantzschia virgata</i> var. <i>gracilis</i>	-	-	r	r	BAL (M)
<i>H. virgata</i> var. <i>wittii</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>Haslea ostrearia</i>	-	-	-	r	M (BAL)

(Table 6 continued):

	0-6 ‰	5-6 ‰	6-10 ‰	>10 ‰	Distribution
<i>Licmophora debilis</i>	c	c	c	c	BAL
<i>L. gracilis</i> var. <i>anglica</i>	c	c	c	c	BAL
<i>Lunella bisecta</i>	-	c	c	-	BAL
<i>Martyana martyi</i>	c	r	r	-	F (BAL)
<i>Navicula armoricana</i>	-	-	r	-	BAL
<i>N. bipustulata</i>	r	-	c	r	BAL
<i>N. cruciculoides</i>	-	-	c	r	BAL
<i>N. eidrigiana</i>	r	-	r	-	BAL (F)
<i>N. germainii</i>	-	r	-	-	BAL
<i>N. integra</i>	r	-	-	-	F (BAL)
<i>N. lesmonensis</i>	c	-	-	-	F (BAL)
<i>N. margaritiana</i>	r	c	c	-	BAL
<i>N. oestrupii</i>	r	r	c	-	BAL
<i>N. pavillardii</i>	-	-	c	r	BAL
<i>N. pseudocrassirostris</i>	-	-	-	-	*
<i>N. radiosa</i>	c	r	-	-	F (BAL)
<i>Neidium iridis</i> var. <i>amphigomphus</i>	r	-	-	-	F (BAL)
<i>Nitzschia brevissima</i>	vc	-	-	-	F (BAL)
<i>N. dissipata</i>	vc	-	r	-	F (BAL)
<i>N. cf. distans</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>N. grossestriata</i>	-	-	r	r	BAL (M)
<i>N. heufleriana</i>	c	c	r	-	BAL (F)
<i>N. littorea</i>	-	-	r	r	BAL (M)
<i>Odontella mobiliensis</i>	-	-	-	c	M (BAL)
<i>O. sinensis</i>	-	-	-	c	M (BAL)
<i>Pinnularia appendiculata</i>	-	-	r	-	BAL
<i>P. halophila</i>	r	r	c	-	BAL
<i>P. mesolepta</i>	r	-	-	-	F (BAL)
<i>P. neomajor</i>	r	-	c	-	BAL
<i>Placoneis gastrum</i>	r	-	-	-	F (BAL)
<i>Plagiotropis vanheurckii</i>	-	-	-	c	M (BAL)
<i>P. vitrea</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>Pleurosigma aestuarii</i>	-	-	r	c	M (BAL)
<i>P. angulatum</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>P. lanceolatum</i> var. <i>cuspidatum</i>	-	-	r	c	M (BAL)
<i>Pseudogomphonema kamtschaticum</i>	-	-	-	vc	M (BAL)
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	-	-	-	-	*
<i>Reimeria sinuata</i>	c	-	-	-	F (BAL) <sup>1</sup>
<i>Rhizosolenia hebetata</i> fo. <i>semispina</i>	-	-	r	r	BAL (M)
<i>R. pungens</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>R. setigera</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>Rhoicosigma compactum</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>Scoliotropis latestriata</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>Sellaphora bacillum</i>	c	-	-	-	F (BAL)
<i>Stauroneis phoenicenteron</i>	r	-	-	-	F (BAL)
<i>Thalassiosira lacustris</i>	c	r	r	r	F (BAL)
<i>T. oestrupii</i>	-	-	-	-	*
<i>T. weissflogii</i>	r	-	r	r	BAL
<i>Trachyneis aspera</i>	-	-	-	r	M (BAL)
<i>Tryblionella gracilis</i>	r	r	r	r	BAL

# POSTER ABSTRACTS



E2

## Spatio-temporal distribution of toxic dinoflagellates in the Gulf of Riga, Baltic Sea

M Balode

Institute of Aquatic Ecology, University of Latvia, 3 Miera Street, Salaspils LV-2169, Latvia

A long-term study (1972-1995) of the phytoplankton community structure in the Gulf of Riga showed a significant increase of occurrence and abundance of harmful cyanobacteria and dinoflagellates since the end of the 1980ies. Potentially toxic cyanobacteria *Aphanizomenon flos-aquae* and *Nodularia spumigena* and the dinoflagellate *Dinophysis acuminata* were the dominant species in summer communities since 1993, representing more than 50% of the total phytoplankton biomass, and have been responsible for allergic and gastrointestinal problems in humans and dogs.

Studies of the physical, chemical and biological mechanisms controlling the development of *Dinophysis acuminata* in the Gulf of Riga was carried out during summers 1993-1995. Maximum abundance of *D. acuminata* ( $6.7 \times 10^4$  cells/l) was recorded at the end of the cyanobacterial bloom (4 August 1993). Occurrence of *D. acuminata* in different temperature/salinity conditions show the importance of such parameters on development of this species. From nearshore to offshore abundance of *D. acuminata* typically increased and generally concentrations of cells were marked in the zone of brackish waters (opposite the mouth of the rivers Daugava, Lielupe and Gauja) underlining significant role of salinity in the development of marine dinoflagellates. According to the vertical distribution of *D. acuminata* the highest densities of cells was stated in the upper water layer with the maximum above the thermocline.

**REPORT OF THE  
ICES/IOC WORKING GROUP ON HARMFUL ALGAL BLOOM DYNAMICS**

Brest, France

17-20 April 1996

**This report is not to be quoted without prior consultation with the General Secretary.** The document is a report of an expert group under the auspices of the International Council for the Exploration of the Sea and does not necessarily represent the views of the Council.

International Council for the Exploration of the Sea

Conseil International pour l'Exploration de la Mer

Palægade 2-4 DK-1261 Copenhagen K Denmark

*Working Group on Harmful Algal Boom Dynamics  
(IOC-ICES WGHABD)*

ANNEX I

- List of participants -

Name	Address	Telephone + Fax	e-mail address
Dr. Per ANDERSEN	Env/Consult Fjls. Ewaldsvej 42-44 DK-8320 AP YHOJ Denmark	Tél : 45.86.251111 Fax : 45.86.259173	binconjp@uni-c.dk
<u>Dr. Maija BALODE</u>	Institute of Aquatic Ecology University of Latvia 3. Miern Street LV-2169 Salaspils, Latvia (Lattonia)	Tél : 371.2945399 Fax : 371.9.343-12	maijs@hydro.edu.lv
Catherine BELIN	IFREMER rue de l'île d'Yeu B.P. 1105 44311 Nantes Cedex 03 France	Tél : 33.40.37.41.10 Fax : 33.40.37.40.73	cbelin@ifremer.fr
Dr. Allan CEMBELLA	Institute for Marine Biosciences, National Research Council 1411 Oxford Street Halifax, N.S. B3H 3Z4 Canada	Tél : 1.902.426.4735 Fax : 1.902.426.9413	cembella@imblan.nrc.ca
Dr. Einar DAHL	Institute of Marine Research Flodevigen Marine Research Station N-4817 HIS Norway	Tél : 47.370.59000 Fax : 47.370.59001	einardahl@imr.no (Macintosh)
Dr. Hans DAHLIN	SMHI S-60176 Norrköping Sweden	Tél : 46.11.158305 Fax : 46.11.158350	hdahlin@smhi.se
Dr. Lennart DAVIDSSON	Kristineberg Marine Research Station Kristineberg 2130 S-45034 Fiskebackskil Sweden	Tél : 46.523.18583 Fax : 46.523.18502	ldavidsson@kmf.gu.se
Dr. Percy DONAGHAY	Graduate School of Oceanog- raphy University of Rhode Island Kingston RI 02882-1197 USA	Tél : 1.401.874.6944 Fax : 1.401.874.6240	donaghay@gsosun1.gso.uri.edu
Dr. Lars EDLER	Swedish Meteorological and Hydrological Institute Doktorsgatan 9D S-26252 Angelholm Sweden	Tél : 46.431.50854 Fax : 46.431.53167	
Dr. Patrick GENTEN	IFREMER - DEL B.P. 70 29280 Plouzané France	Tél : 33.98.22.43.24 Fax : 33.98.22.45.48	pgentien@ifremer.fr

# HARMFUL ALGAL BLOOMS IN LATVIA 1995

Location:	Gulf of Riga, littoral of the southern part
Date of occurrence:	June-September 1995
Effects:	Not observed
Management decisions:	
Causative species:	<i>Prorocentrum balticum</i> , <i>Heterocapsa triquetra</i>
Environment:	During maximal abundance of <i>Prorocentrum balticum</i> (39000cells/l), <i>Heterocapsa triquetra</i> (34000cells/l) the water temperature was above 16°C, salinity 2-4‰
Advectioned populations or in situ Growth:	<i>In situ</i>
Previous occurrence:	Blooms occurred every summer since 1993
Additional comments:	The bloom of <i>Prorocentrum baltica</i> and <i>Heterocapsa triquetra</i> observed during and after the bloom of <i>Aphanizomenon flos-aquae</i>
Individual to contact:	<u>Maija Balode</u> , Institute of Aquatic ecology, University of Latvia, 3 Miera street, Salaspils LV-2169, Latvia. Tel.: 371 2 954399 Fax: 371 7 820113 Email: maija@hydro.edu.lv

# HARMFUL ALGAL BLOOMS IN LATVIA 1995

Location:	Gulf of Riga, southern part of the nearshore area
Date of occurrence:	July- August 1995
Effects:	Not observed
Management decisions:	
Causative species:	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Nodularia spumigena</i> , <i>Anabaena spiroides</i>
Environment:	Calm and sunny weather, water temperature on the surface reach 20-24°C, low concentrations of N-NO <sub>3</sub>
Advectioned populations or in situ Growth:	<i>In situ</i>
Previous occurrence:	Blooms reoccurred every summer since 1993
Additional comments:	High temperature and low concentration of N-NO <sub>3</sub> during summer are the most important factors regulating development of <i>Nodularia spumigena</i>
Individual to contact:	<u>Maija Balode</u> , Institute of Aquatic ecology, University of Latvia, 3 Miera street, Salaspils LV-2169, Latvia. Tel.: 371 2 954399 Fax: 371 7 820113 Email: maija@hydro.edu.lv

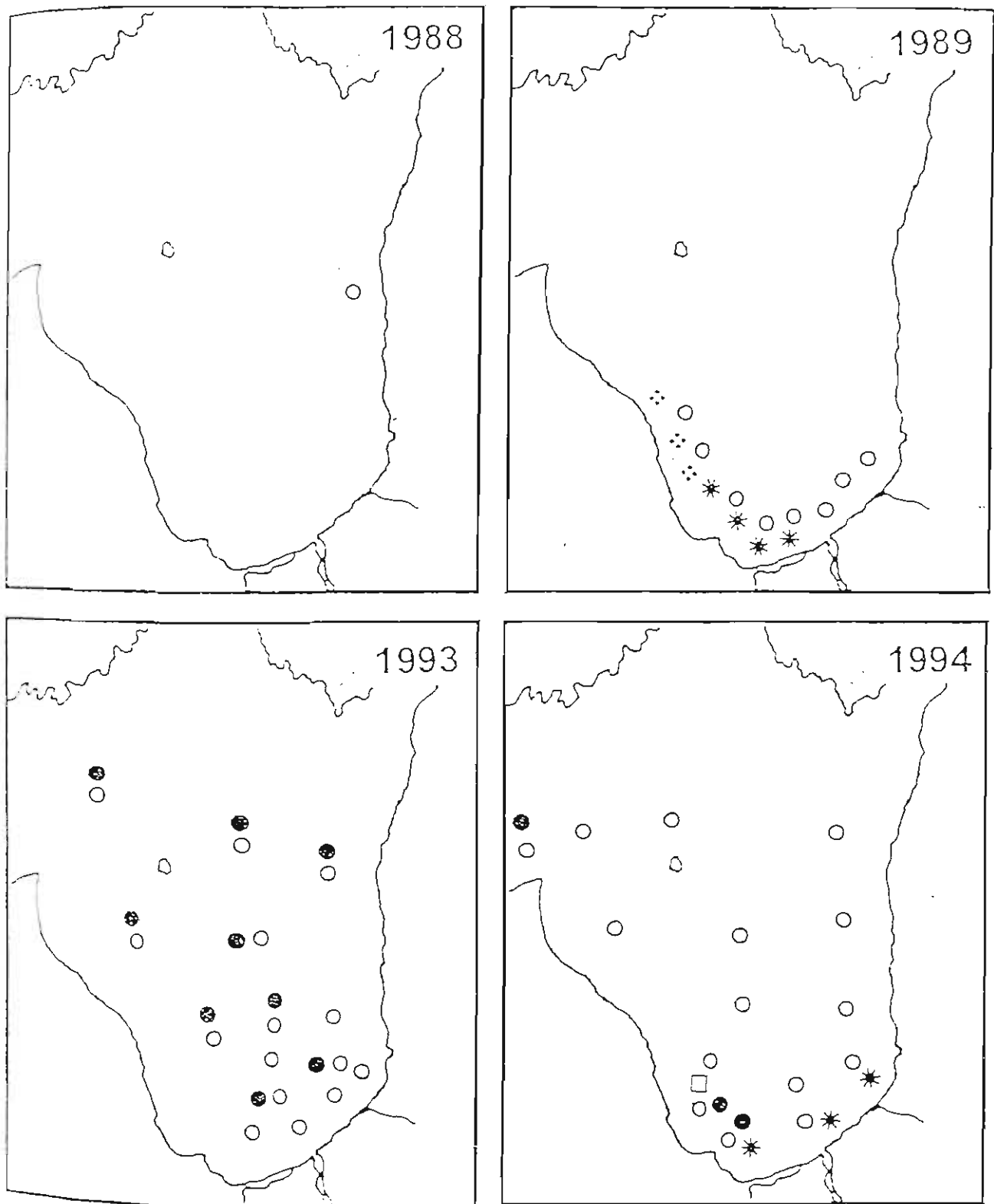
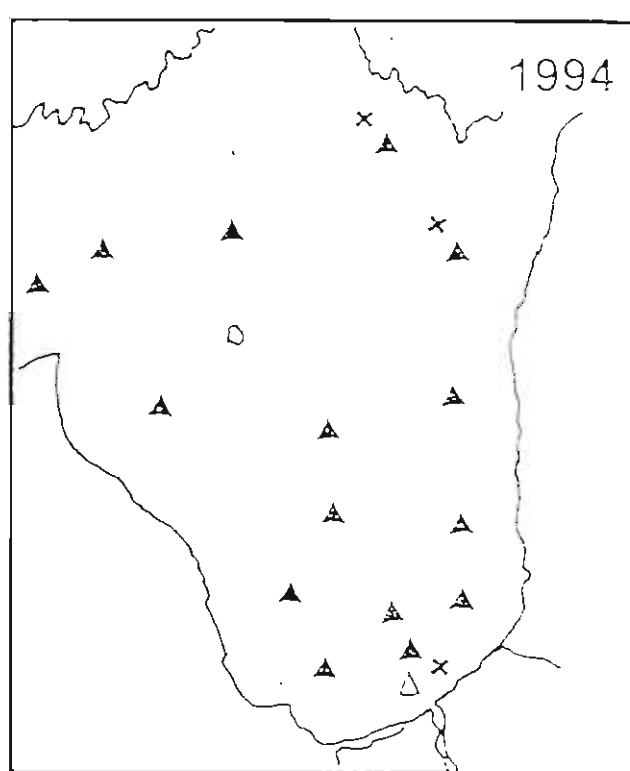
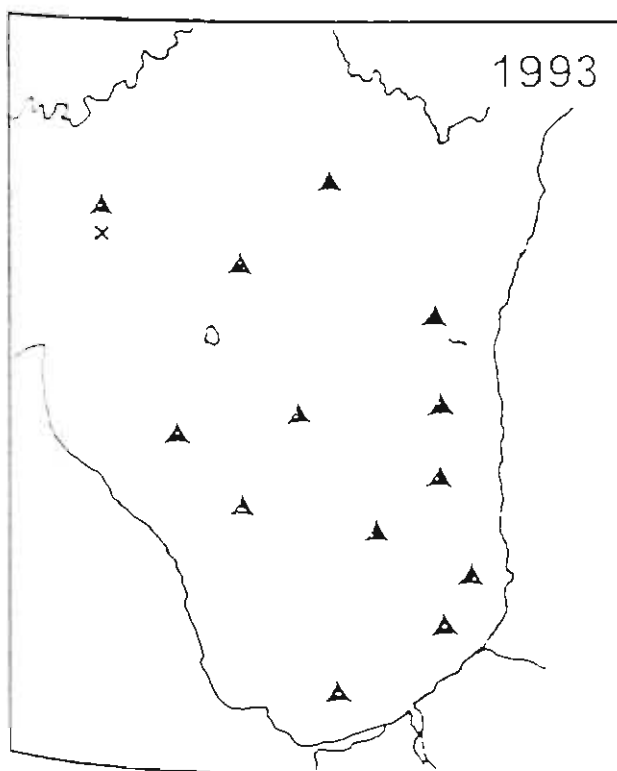
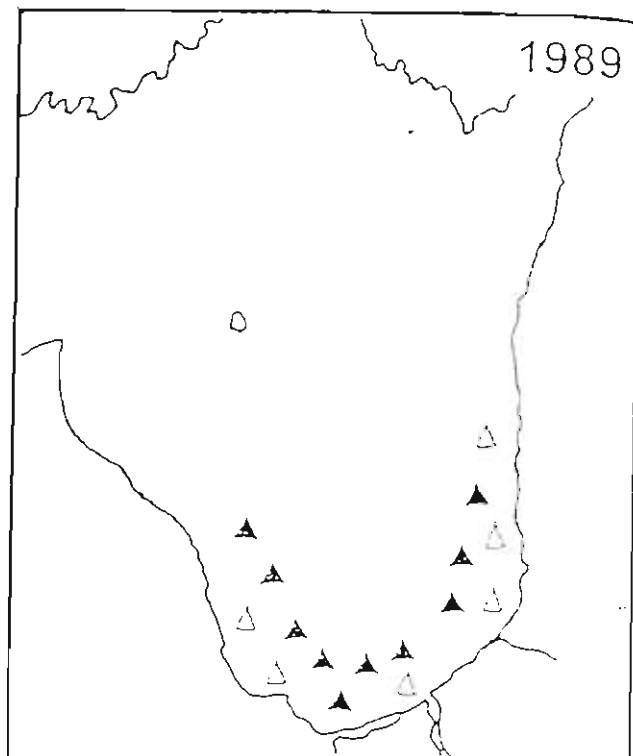
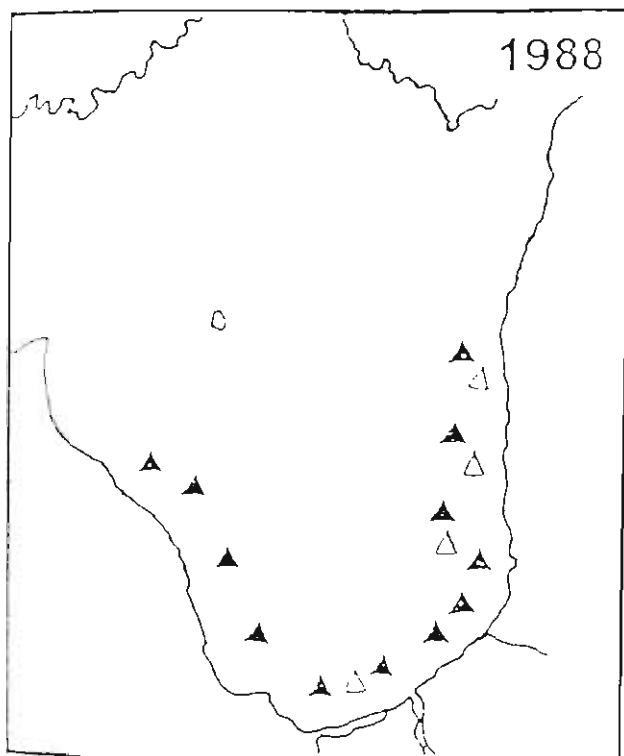


Fig. 2. Potentially neuro- and hepatotoxic cyanobacteria bloom events in the Gulf of Riga, Eastern Baltic

- - *Nodularia spumigena*
- - *Aphanizomenon flos-aquae*
- - *Anabaena* spp. (*A. spiroides* & *A. flosaquae*)
- \* - *Snowella lacustris*
- ✦ - *Microcystis aeruginosa*



Potentially toxic dinoflagellates bloom events in the Gulf of Riga, Eastern Baltic

- ▲ - *Dinophysis* spp. (*D. acuminata* & *D. rotundata*)
- x - *Heterocapsa triquetra*
- △ - *Prorocentrum baltica*

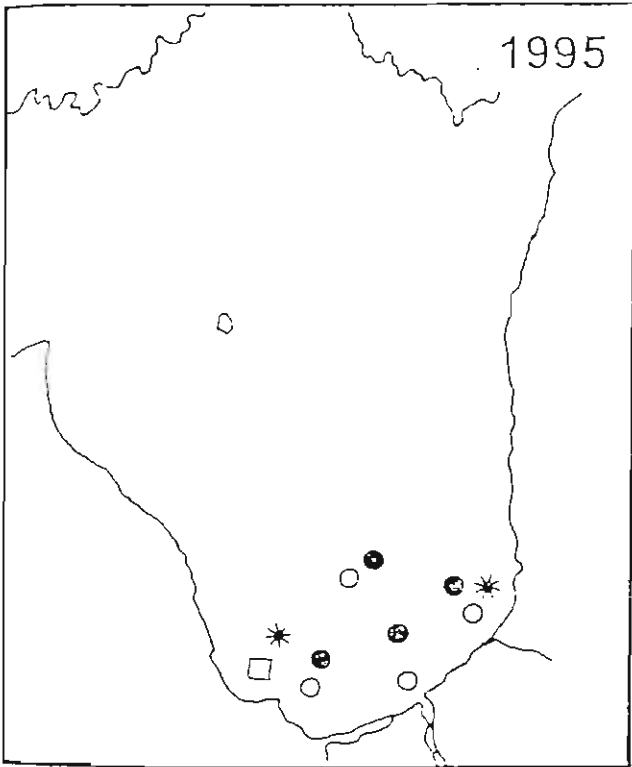


Fig. Potentially neuro- and hepatotoxic cyanobacteria bloom events in the Gulf of Riga, Eastern Baltic

Cyanobacteria:

- - *Nodularia spumigena*
- - *Aphanizomenon flos-aquae*
- - *Anabaena* spp. (*A. spiroides* & *A. flosaquae*)
- \* - *Snowella lacustris*
- ◇ - *Microcystis aeruginosa*

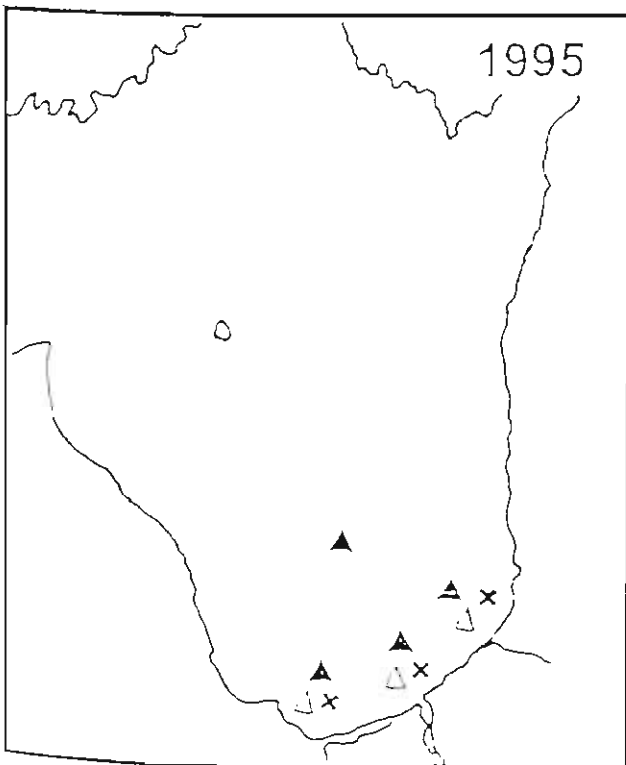


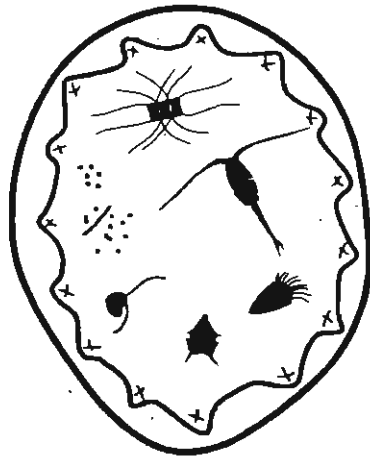
Fig. Potentially toxic dinoflagellates bloom events in the Gulf of Riga, Eastern Baltic

Dinoflagellates:

- ▲ - *Dinophysis* spp. (*D. acuminata* & *D. rotundata*)
- × - *Heterocapsa triquetra*
- △ - *Prorocentrum baltica*

**International PELAG symposium**

**Eutrophication in  
planktonic ecosystems:  
Food web dynamics and  
elemental cycling**



**August 26-30, 1996  
Helsinki, Finland**

## THE USE OF SPECTRAL FLUORESCENCE METHODS TO DETECT CHANGES IN THE PHYTOPLANKTON COMMUNITY

Jukka Seppälä \* & Majja Balode \*\*

\*Department of Limnology and Environmental Protection, P.O. Box 27, FIN-00014 University of Helsinki, Finland

\*\*Institute of Aquatic Ecology, Department of Marine Ecology, Miera 3, LV-2169 Salaspilis, Latvia

*In vivo* fluorescence methods are efficient tools for studying the seasonal and spatial dynamics of phytoplankton. Traditionally the measurements are made using single excitation-emission wavelength combination. During the cruises in the Gulf of Riga we supplemented this technique by measuring the spectral fluorescence signal and several fixed wavelength fluorescence intensities. These methods allowed the rapid collection of quantitative pigment data and qualitative diagnostics of the phytoplankton community structure.

The pigment specific fluorescence intensities and the spectral fluorescence fingerprints were analyzed together with concentrations of size-fractionated chlorophyll *a* and phytoplankton counts. The observed distribution patterns were reflecting the horizontal gradients of eutrophication, frontal areas and vertical stratification patterns.

When the spectral variability of different species is taken into account, the spectral fluorescence measurements completed with reference measurements allow the on-line detection of the structure and physiological state of algal community. This technique can be of great importance when the response of algae to the fluctuations of physical and chemical environment is studied. The possibilities and drawbacks of the *in vivo* fluorescence methods are discussed.

32

## PHYTOPLANKTON COMMUNITY OF THE NEARSHORE AREA OF THE GULF OF RIGA

Majja Balode\*, Ingrida Purina\* & Uldis Botva\*

\*Institute of Aquatic Ecology, University of Latvia, Miera street 3, Salaspils LV-2169, Latvia

Development of phytoplankton in relation to environmental conditions in the Gulf of Riga in different seasons 1994/1995 was observed. Seasonal studies on phytoplankton of the nearshore area show that major peaks appear in spring and summer and main peaks were reached in July 1994 and in April 1995. Values of phytoplankton biomass in the gulf differ considerably between seasons. The values of phytoplankton biomass in the upper water layer (0-10m) varied in spring between 0.2 and 28 g/m<sup>3</sup> (average 7.3 g/m<sup>3</sup>), in summer 0.1-21 g/m<sup>3</sup> (average 1.3 g/m<sup>3</sup>) and in autumn 0.1-3.3 g/m<sup>3</sup> (average 0.6 g/m<sup>3</sup>).

Phytoplankton data show marked differences in annual succession between seasons. Essential changes in phytoplankton species composition from diatoms and dinoflagellates, which dominated in vernal bloom assemblage, to cyanobacteria, dinoflagellates and small flagellates during summer were observed. Significant increase of diatoms in front of the mouth of river Daugava was registered.

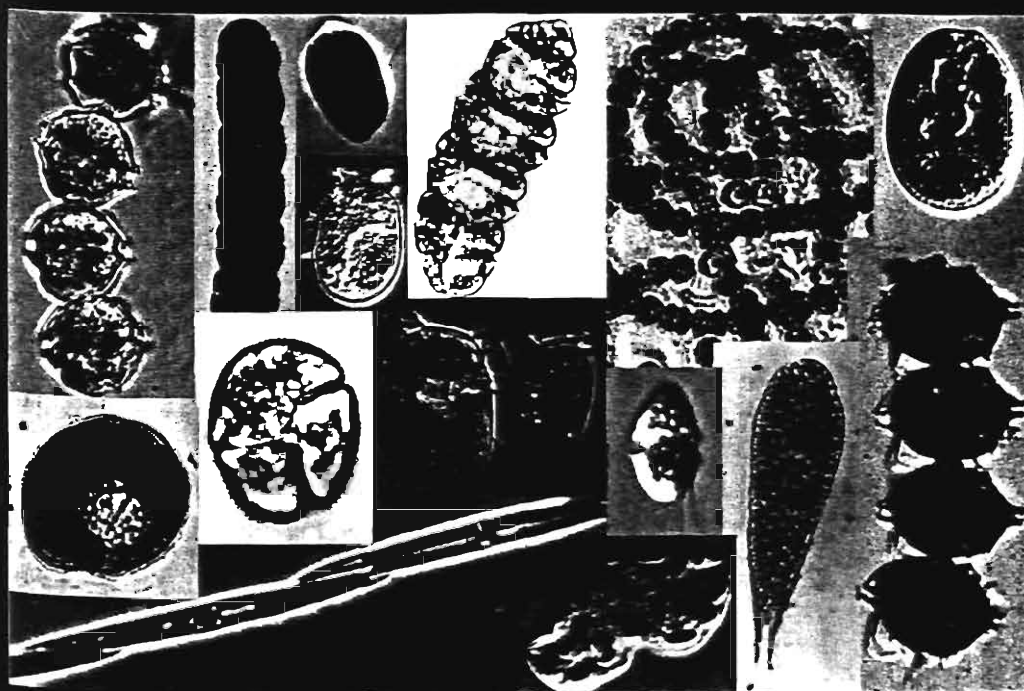
Intergovernmental Oceanographic Commission



# HARMFUL AND TOXIC ALGAL BLOOMS

Proceedings of the Seventh International Conference  
on Toxic Phytoplankton  
Sendai, Japan, 12-16 July 1995

Co-published with  
Laboratory of Bioorganic Chemistry, Tohoku University



1996 UNESCO

**Intergovernmental Oceanographic Commission**

# **HARMFUL AND TOXIC ALGAL BLOOMS**

Proceedings of the Seventh International Conference  
on Toxic Phytoplankton  
Sendai, Japan, 12-16 July 1995

Co-published with  
Laboratory of Bioorganic Chemistry, Tohoku University

Edited by

TAKESHI YASUMOTO  
YASUKATSU OSHIMA  
Department of Applied Biological Chemistry  
Faculty of Agriculture, Tohoku University  
Tsutsumi-dori Amamiyamachi, Aoba-ku, Sendai 981, Japan

and

YASUWO FUKUYO  
Asian Natural Environmental Science Center  
The University of Tokyo  
Yayoi, Bunkyo-ku, Tokyo 113, Japan

1996 UNESCO

## HARMFUL PHYTOPLANKTON IN THE GULF OF RIGA (THE BALTIC SEA)

Maija Balode, Ingrid Purina

Institute of Aquatic Ecology, University of Latvia, 3 Miera Street, Salaspils LV-2169, Latvia

### ABSTRACT

This present paper describes the distribution of potentially toxic algae *Aphanizomenon flos-aquae*, *Nodularia spumigena*, *Snowella lacustris*, *Microcystis aeruginosa*, *Anabaena spiroides*, *Anabaena lemmermannii*, *Anabaena flos-aquae* and *Dinophysis acuminata* in the Gulf of Riga, Baltic Sea. In the recent decade massive blooms of harmful cyanobacteria and dinoflagellates are frequent phenomena in the gulf causing allergic and gastrointestinal problems for animals and humans. Toxic algal species represented 50% and even 100% of the total phytoplankton biomass in 1994 and 1993 respectively. Harmful cyanobacteria and dinoflagellates have a seasonal and irregular occurrence. They are observed over the entire gulf, except cyanobacteria *M. aeruginosa* and *Anabaena spp.* the mass occurrence of which is marked only in the coastal areas. The highest abundance of dinoflagellates such as *Dinophysis acuminata* concentrated opposite the mouths of the big rivers Daugava, Lielupe and Gauja and the density of this species increased towards the centre of the gulf. During cyanobacterial blooms, the development of other algal species was hindered. An increase in the abundance of potentially harmful cyanobacteria over the last decade probably reflects a decrease of the DIN/DIP ratio.

### INTRODUCTION

Studies of phytoplankton in the Baltic Sea were initiated at the end of last century. However, only in the recent decade have scientists concentrated on the study of toxic algae [4, 9, 10, 14]. Cyanobacterial standing stock and the frequency of bloom episodes have both increased during the last decade in the Gulf of Riga [1]. The aim of this paper is to describe the spatio-temporal distribution of potentially toxic phytoplankton species in the Gulf of Riga. This work was motivated by studies performed by J. Tenson in the northern part of the Gulf of Riga where in 1992 and 1994, humans and cattle were intoxicated by toxic algae (J. Tenson, pers. comm.), as well as our personal observations in the northern part of the gulf where during the bloom of *Microcystis aeruginosa* in 1989 and *Aphanizomenon flos-aquae* and *Nodularia spumigena* in 1993 allergic and gastrointestinal problems arose after bathing.

### MATERIALS AND METHODS

Investigations of seasonal dynamics of potentially toxic phytoplankton species were carried out at 13 stations along the coastal zone of the Gulf of Riga in 1989 during cruise 1 (Fig.1).

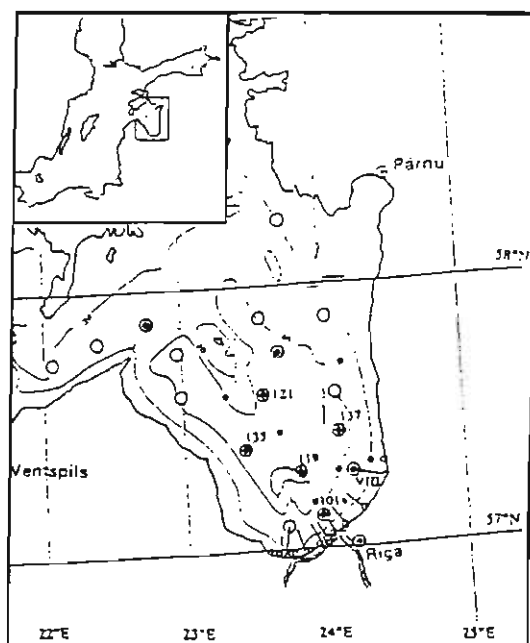


Fig.1. Study area and sampling stations in the Gulf of Riga in 1989,1993 and 1994.

○ stations of cruise 1 (27/02/89-11/12/89); ● stations of cruise 2 (28/07/93-04/08/93); ○ stations of cruise 3 (24/08/93-02/09/93), cruise 4 (20/06/94-22/06/94), cruise 6 (10/07/94-13/07/94); + stations of cruise 5 (28/06/94-05/07/94); - stations along transects I - VIII of cruise 7 (25/07/94-01/08/94).

From February to December, 147 water samples were collected 1-2 times per month. In 1993 and 1994 water samples were taken only during the summer period: 2 (1993)-4 (1994) times per season (cruise 1: 27/02/89-11/12/89; cruise 2: 28/07/93-04/08/93; cruise 3: 24/08/93-02/09/93; cruise 4: 20/06/94-22/06/94; cruise 5: 28/06/94-05/07/94; cruise 6: 10/07/94-13/07/94; cruise 7: 25/07/94-01/08/94. Cruises 2,3,4 and 6 covered all the territory of the Gulf (52 pooled samples

from layer 0-10 m), cruise 5- the central part of the Gulf (10 pooled samples from mixed surface layer), cruise 7- the southern part of the Gulf (99 samples from 24 stations along the transects I-VIII; samples were taken at 0m; 5m; 10m; 20m; 30m depths depending on the depth of the station).

Samples were collected in Nansen bottles and for the analyses of phytoplankton structure used an inverted microscope "Diavert", following the Utermöhl technique [17]. Density of counting units (filaments or colonies for cyanobacteria, cells for dinoflagellates) and the biomass [3] were used as quantitative indices to characterise the spatial and temporal distribution of potentially toxic phytoplankton species. Phytoplankton biomass (wet weight) was expressed as a volume of counting units according to their similarity with geometrical shapes. The nomenclature of phytoplankton follows Edler et al. [5].

Data of hydrochemical analyses were taken from Reports of the Institute of Aquatic Ecology (Latvian University) and Preliminary Report of NORFA Project "Pelagic eutrophication and sedimentation". Hydrochemical analyses were done by M. Mazmacs and U. Botva using "Methods of Seawater Analyses" by K. Grasshoff [6].

## RESULTS

*Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs is a fresh water species occurring in water basins of various types and in more brackish marine areas. It is the most widely distributed blue-green algal species in the Gulf of Riga and often initiates water blooms in late summer and early autumn (July - September) when water temperature reaches 15°-16°C.

*Nodularia spumigena* Mert., a widely distributed species of blue-green algae in the Baltic Sea, occurs in the Gulf of Riga in late summer sometimes (but not regularly) together with *Aphanizomenon flos-aquae*.

Water temperature and low N/P ratio are the most important factors regulating its development.

*Snowella lacustris* Chodat, occurs all over the gulf territory in summer together with *Aphanizomenon flos-aquae*.

*Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Brebisson is one of the most widely distributed freshwater species, mainly in plankton of lentic waters. It often occurs (in summer) in the coastal zone of the Gulf of Riga but seldom causes water discoloration.

*Anabaena lemmermannii* P. Richt. in Lemm., occurs in plankton of lentic and slightly latic waters. In the Gulf of Riga, it occurs seldom, and then mainly in summer. No water discoloration is observed.

*Anabaena spiroides* Klebahn, occurs in the plankton of water bodies of various types, most often in lentic and less often in latic waters. It occurs rather often in the Gulf of Riga, particularly in summer, but does not often reach bloom densities.

*Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz. is a widely distributed species in the plankton of lentic and slightly latic waters. Its maximum development is from late June to the end of August and it is most abundant in the coastal areas. It occurs only sporadically in the Gulf of Riga and often initiates blooms in the coastal zone of the gulf.

*Dinophysis acuminata* Clap. et Lachm., occurs widely along the whole territory of the gulf. Its abundance increases during the transitional spring-summer period after the phytoplankton spring bloom (May-June). In this period maximum development of *Dinophysis acuminata* was in the central area of the Gulf of Riga (0-10 m deep) reaching up to 50% and even to 80% of the total phytoplankton biomass and 60-100% of the total dinoflagellates biomass.

Altogether, 8 species of harmful phytoplankton were identified in the Gulf of Riga. Seven are cyanobacteria and one is a dinoflagellate. Table 1 summarises our data about distribution of toxic species in the Gulf of Riga.

Table 1. Characteristics of toxic cyanobacteria and dinoflagellates species occurring in the Gulf of Riga. GR- Gulf of Riga, NT-neurotoxic; HT- hepatotoxic; DSP- diarrhetic shellfish poisoning. Type of toxicity according to [2,9,14,16].

Species	Area of distribution	Occurrence	Blooms	Type of toxicity
<b>CYANOBACTERIA</b>				
<i>Anabaena flos-aquae</i>	coastal areas	frequent	occasional	NT(HT?)
<i>Anabaena lemmermannii</i>	coastal areas	rare	not observed	NT
<i>Anabaena spiroides</i>	coastal areas	frequent	not observed	HT
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	whole GR	very frequent	frequent	NT (HT)
<i>Microcystis aeruginosa</i>	coastal areas	frequent	occasional	HT
<i>Nodularia spumigena</i>	whole GR	rare	occasional	HT
<i>Snowella lacustris</i>	whole GR	frequent	frequent	HT
<b>DINOFLLAGELLATES</b>				
<i>Dinophysis acuminata</i>	whole GR	frequent	occasional	DSP

## DISCUSSION

Blooms caused by toxic cyanobacteria and the toxic dinoflagellate *Dinophysis acuminata* are frequent phenomena in the Gulf of Riga. The harmful species of the gulf are associated with several types of toxicity. The cyanobacteria are neurotoxic or hepatotoxic [2, 9, 15] and *D. acuminata* has a diarrhetic effect [2, 14, 16]. Potentially toxic species are most abundant during summer, causing the second annual maximum in phytoplankton development. Harmful phytoplankton represented more than 50% of the total biomass during the summer period (Fig 2, cruise 5) and during blooms, were even 100% of the total phytoplankton biomass (cruise 2).

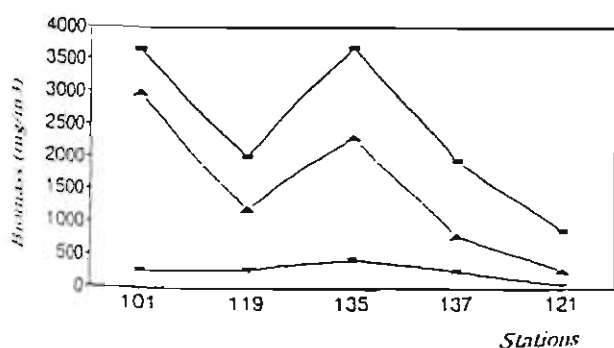


Fig 2. Areal distribution of total phytoplankton, toxic cyanobacteria and toxic dinoflagellates in the central part of the Gulf of Riga in 28/06/94 - 05/07/94 (pooled samples from mixed surface layer). — total biomass; — toxic cyanobacteria; — toxic dinoflagellates

Cyanobacteria blooms in the Gulf of Riga are of short duration, especially for *Microcystis aeruginosa* which blooms only for several days. The highest abundance of harmful cyanobacteria was found from late June to early August.

Occurrence of harmful cyanobacteria usually covers the entire gulf, however in the coastal zone where nitrogen load is dominating and N/P ratio is higher a decreased role of cyanobacteria was observed. *M. aeruginosa* and *Anabaena spp.* can be considered as an exception, their mass development being marked just in the coastal zone. Vertical stratification of phytoplankton is formed by intense development of blue-green algae at the surface. The highest densities of cyanobacteria were at 0-2.5 m depth during a bloom of *Nodularia spumigena* and 0-5 m deep during the bloom of *Aphanizomenon flos-aquae*. Below this concentrated surface layer, a dramatical decrease in cyanobacterial abundance follows with increasing depth.

The most important factors regulating the development of harmful cyanobacteria in the Baltic Sea are: 1) mixing of water layers resulting in phosphorus enrichment of the upper layers; 2) high water temperature (15-25°C); and 3) low DIN/DIP ratio [1, 9, 18], causing a drastic bloom of *A. flos-aquae* and *N. spumigena* in the Gulf of Riga at the end of July 1993. The increasing trend in the development of cyanobacteria in the Gulf of Riga in the last decade may well be due to a decrease of the DIN/DIP ratio [1].

Long term studies of summer phytoplankton communities in the Gulf of Riga reveal major changes over the last decades. In the '40s and '50s, *A. flos-aquae* was considered to be an obligatory constituent in the summer phytoplankton [11]. In the '70s and '80s this species became less important [8, 12] and occurred rarely in the gulf plankton. In the '90s a significant increase in the abundance of this species has been observed [1].

Development of *Dinophysis acuminata* begins at late spring, early summer and reaches the maximum ( $1.5 \times 10^5$  cells/l) before and after bloom of cyanobacteria. Density of cells during its presence constitutes several thousands cells per litre on the average. The relative abundance of *D. acuminata* often decreased when it accompanied a bloom of cyanobacteria. During an intensive bloom of cyanobacteria in 1993/1994 (cruises 5,6,7), the biomass of *D. acuminata* in the upper layer (0-10 m) usually did not exceed 10-15% of the total phytoplankton biomass. This effect is particularly clear in the surface layer (0 m) where the biomass of *D. acuminata* in most cases does not exceed 1% of the total biomass, as well as in other layers where high concentrations of cyanobacteria were observed. During an intense bloom of cyanobacteria in July 28-30 1993, cyanobacteria biomass was 4000 mg/m<sup>3</sup> in the surface of the central part of the gulf (max 194 g/m<sup>3</sup>), whereas the biomass of *D. acuminata* exceeded 0.8% of the total phytoplankton biomass 25% of the time, and in 75% of the cases, *D. acuminata* was not observed at all. The maximal density of *D. acuminata* did not exceed 5000 cells/l. On August 4, 1993, a week after this intensive cyanobacterial bloom, an increase in *Dinophysis acuminata* abundance was observed in the surface layer (0 m), its biomass reaching 28% (average 13%) of the total phytoplankton biomass. Cells concentration was 67,000 cells/l (average 21,000 cells/l). During this period the final stage in *Aphanizomenon flos-aquae* and *Nodularia spumigena* bloom was noted the result of which was an increase in NH<sub>4</sub>-N, which probably promoted the development of dinoflagellates [13].

According to the horizontal distribution of *D. acuminata*, the maximal occurrence was observed in the central part of the Gulf of Riga (cruise 2,3,4,6). In the near-shore area (cruise 7) *Dinophysis acuminata* was widely distributed in 20 m and 30 m stations

opposite the mouths of the big rivers Lielupe, Daugava, Gauja (transects III, IV, VII) with maximum  $1.5 \times 10^5$  cells/l (transect III at station 30 m). One of the most important factors regulating *D. acuminata* abundance is salinity. In the coastal zone at salinity below 4‰, a decrease of *Dinophysis acuminata* dominance was observed, being 0-1.6% (average 0.3%) of the total phytoplankton biomass (cruise 7).

According to the vertical distribution of summer phytoplankton, two main layers can be distinguished – upper layer (0-10 m) with potentially toxic cyanobacteria prevailing, and a bottom layer with diatoms prevailing (mainly marine species). The distribution of the potentially toxic dinoflagellate *D. acuminata* is rather heterogeneous. Its maximum usually occurs in the upper layer (5-10 m) above the thermocline, but sometimes below the thermocline as well.

Taking into consideration the increase of frequency and intensity of the bloom of potentially toxic cyanobacteria *Aphanizomenon flos-aquae*, *Nodularia spumigena* and *Microcystis aeruginosa* in the Gulf of Riga [1], the toxic algae can in future become a serious problem of water quality lowering its recreational use and affecting the health of humans and animals.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

This work was supported by Latvian Academy of Sciences, NORFA (Project of the Gulf of Riga) and European Community (Contract No. CIPA-CT93-0146). The authors would like to thank Uldis Botva and Mikelis Mazmacs for doing the hydrochemical analyses.

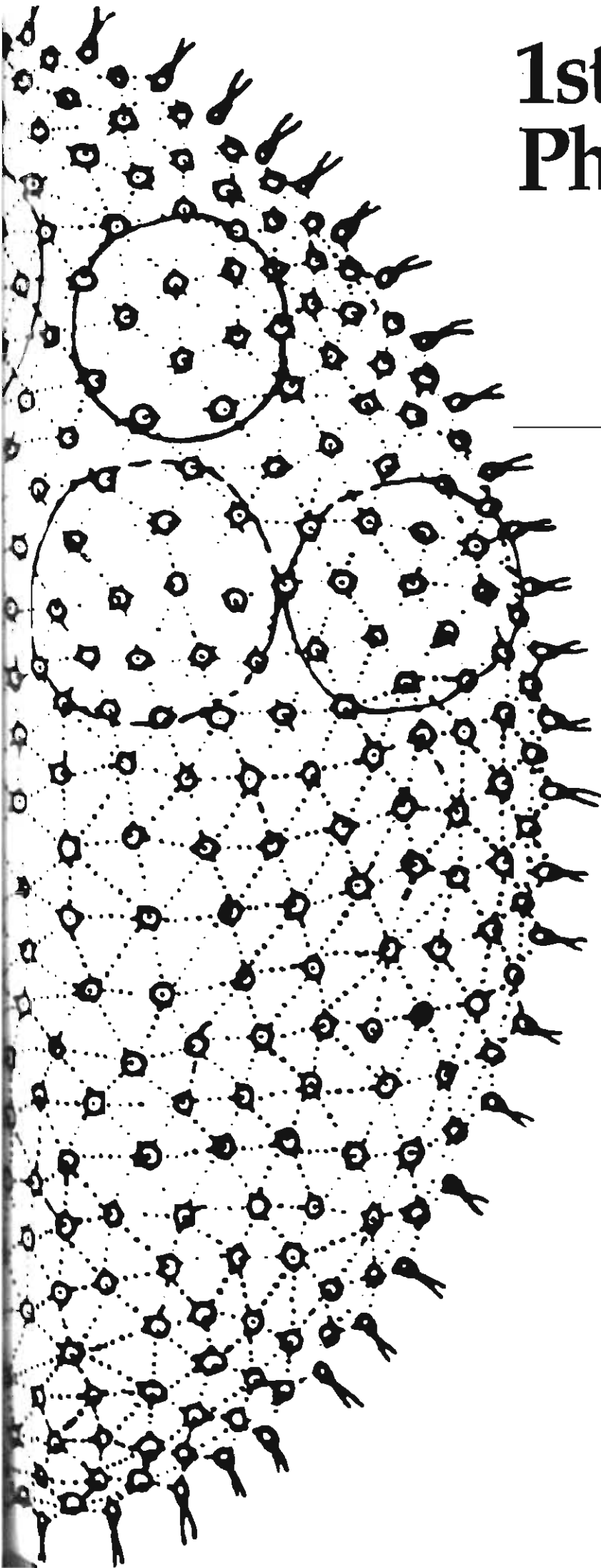
#### REFERENCES

- M. Balode. Manuscript accepted for printing in the Proceedings of the International Congress Of the Baltic Sea and Mediterranean Sea, May 30-June 3, 1994.
- W. Carmichael. Proceedings of the Third Nordic Symposium on Toxinproducing Algae, Oslo, Norway, 20.-21. October 1988, pp. 2-40 (1992).
- L. Edler, Baltic Marine Biol. Publ. 5, 38 (1979).
- L. Edler, S. Fernö, M. Lind, R. Lundberg, P.O. Nilsson. Ophelia 24, 103-109 (1985).
- L. Edler, G. Hällfors, A. Niemi, Acta Bot. Fennica 128, 1-26 (1984).
- K. Grasshoff, Methods of seawater Analyses, p. 305 (1979).
- M. Henning, J. G. Kohl, Int. Revue ges. Hydrobiol. 66, 553-561 (1981).
- B. Kalveka, Fisheries Research of the Baltic Sea 12 (in Russian), 36-45 (1980).
- K. Kononen, Finnish Marine Research 26, 1-36 (1992).
- S. Maestrini, E. Graneli, Oceanol. Acta 14, 397-413 (1991).
- J. Nikolayew, Proceeding of Institute of Fisheries Research 1 (in Russian), 115-172 (1953).
- A. Rudzroga, Biology of the Baltic Sea 1 (in Russian), 165-175 (1974).
- Rios, F. Fraga, F. G. Figureiras, F. Perez in: Harmful Marine Algal Blooms, New York, pp. 663-668 (1993).
- Y. Shimizu in: The Biology of Dinoflagellates, F.J.R. Taylor, eds. pp. 282-315. (1987)
- K. Sivonen, Reports from Dept. Microbiol. Univ. Helsinki 39, 1-87 (1990).
- F.J.R. Taylor in: Toxic Dinoflagellates, D.M. Anderson, A.W. White & D.G. Baden, eds. (Elsevier, New York), pp. 11-26 (1985).
- H. Utermöhl, Mitt. Int. Verein. Limnol. 2, 1-38 (1958).
- K. Walström, Acta Universitatis Upsaliensis 337, 23 (1991).

# 1st European Phycological Congress Cologne

---

## Abstracts



**Relations between blooms of phytoplankton and the 'red tide' ciliate  
*Mesodinium rubrum* in the Baltic Sea**

E. Boikova, M. Balode, I. Purina

*Institute of Aquatic Ecology, University of Latvia, Salaspils, Miera 3 LV-2169, Latvia*

The autotrophic ciliate *Mesodinium rubrum* as part of protozoan plankton of the Baltic Sea was investigated. The ecophysiological state of ciliates *Mesodinium rubrum* based on size-spectra and production measurements have been illustrated.

Relations between *Mesodinium rubrum*, nanoplankton and net phytoplankton have been investigated during different seasons under bloom and non-bloom conditions. Special attention was paid to the ecological 'niche' of the 'red tide' phenomenon caused by *Mesodinium rubrum*.

The ability of autotrophic ciliates to act as important utilizers of nutrients and their competitive role concerning phytoplankton development in response to coastal eutrophication (the Gulf of Riga) has been discussed.

**VIII.CONFERENCIA INTERNACIONAL SOBRE  
ALGAS NOCIVAS**



**VIII INTERNATIONAL  
CONFERENCE ON  
HARMFUL ALGAE**



**VIGO 1997**

25-29 June de 1997  
VIGO-ESPAÑA

**ABSTRACTS AND POSTERS CLASSIFICATION**

## SPATIAL AND TEMPORAL DISTRIBUTION OF *DINOPHYSIS* IN THE GULF OF RIGA, EASTERN BALTIC SEA

Maija Balode\*

\*Institute of Aquatic Ecology, University of Latvia, 3 Miera Street, Salaspils LV-2169, Latvia

This paper describes the spatio-temporal distribution of *Dinophysis* spp. (*D. acuminata*, *D. rotundata*) in the Gulf of Riga. Phytoplankton studies were carried out in the southern part of the Gulf during 1994-1996. Data consist of year - round observations (April 1995 - May 1996) at 2 littoral stations and seasonal studies (summer 1994 - spring 1996) at 24 sublittoral stations. Coefficients of correlation were used to detect the relationship between abundance of *Dinophysis* spp. and environmental factors - water temperature, pH, salinity, oxygen content, BOD, concentrations of N-NO<sub>3</sub>, N-NO<sub>2</sub>, P-PO<sub>4</sub>, Si-SiO<sub>3</sub>, total nitrogen, total phosphorus and DIN/DIP ratio. Maximal density of *Dinophysis* spp. cells ( $67 \cdot 10^3$  per liter) was recorded in warm, stratified, more saline and nutrient poor waters. Heterogeneous distributions of *Dinophysis* spp. along the horizontal and vertical axes were observed. Horizontal distribution demonstrate an increase of cell density towards the center of the Gulf. In the coastal zone where the nitrogen load is dominating, *Dinophysis* spp. is less abundant. Nearshore concentrations of cells were marked in the zone of brackish waters (at 20; 30m stations). A significant positive correlation was obtained between abundance of *Dinophysis* spp. and salinity ( $P < 0.05$ ), and between abundance of *Dinophysis* spp. and temperature in early autumn ( $P < 0.05$ ) and total phosphorus ( $P < 0.001$ ); and negative correlations with nitrates ( $P < 0.01$ ) and phosphates ( $P < 0.001$ ). This species is found in the upper water layer with the maximum above the thermocline. Diurnal vertical migrations occurs. During the day (14h00-18h00) occurrence of *Dinophysis* spp. was marked in the upper layer (0-5m) with peak value at the surface (at midday 14h00). During the night (02h00) a more homogenous distribution of *Dinophysis* cells in the upper water layer (above the thermocline) was observed. In the morning (06h00 - 10h00) the maximum density of cells was found in the thermocline. Results are compared with material from offshore area of the Gulf.

KEYWORDS: *Dinophysis*, Gulf of Riga, seasonal distribution, vertical migration

## DINOFLAGELLATE GROWTH RATE AND CHARACTERIZATION BY "IN SITU" REMOTE SENSING

R. Barbini\*, A. Beran\*\*, F. Colao\*, R. Fantoni\*, C. Micheli\*\*\*, A. Palucci\* and S. Ribezzo\*

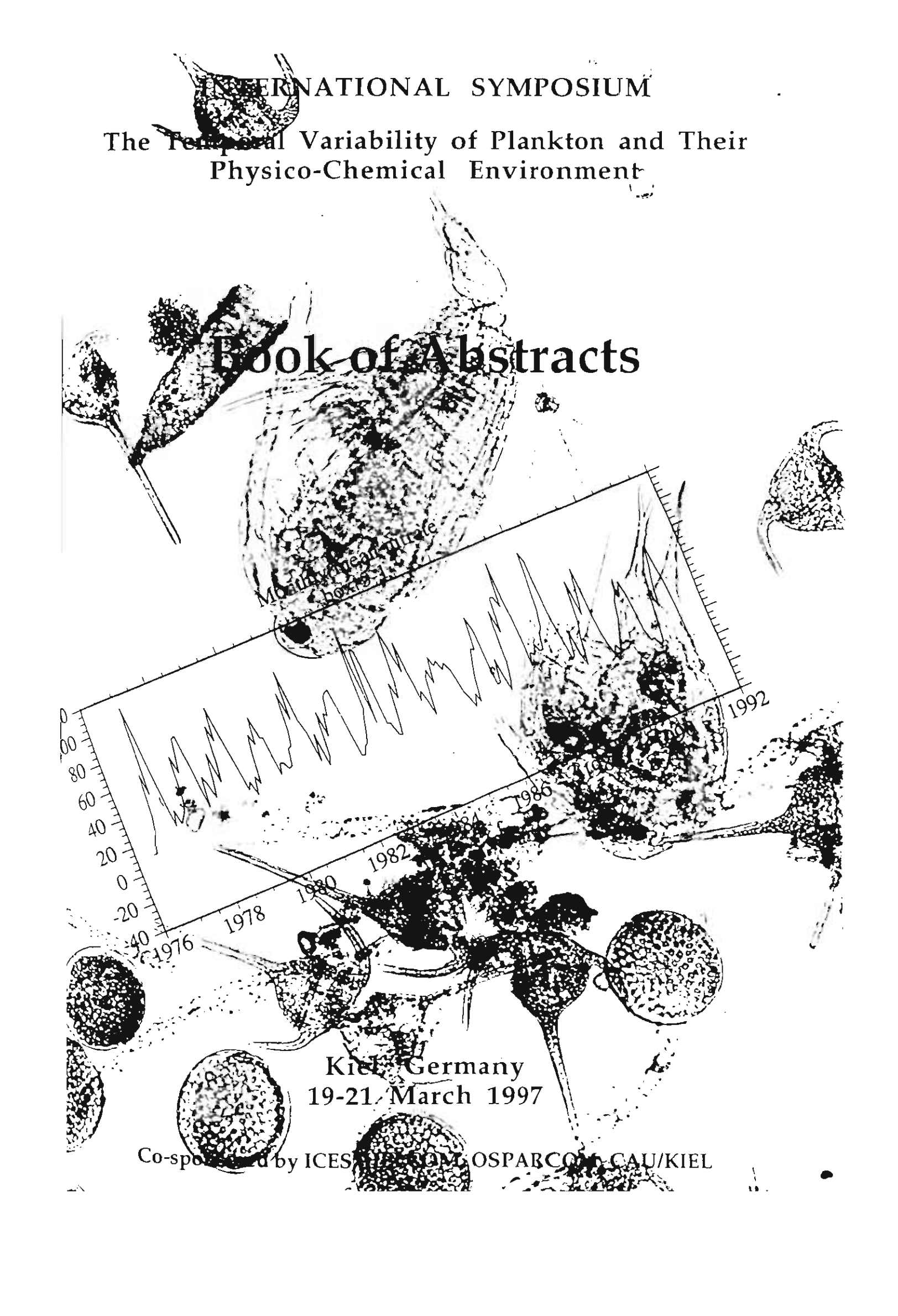
\*ENEA INN-FIS SPET Department, C. P. 65-00044 Frascati, Italy

\*\*Laboratorio di Biologia Marina. Trieste, Italy

\*\*\*ENEA Environment Department, AMB-PRO,ECO, CER Casaccia. C.P. 2400/00100 Roma, Italy

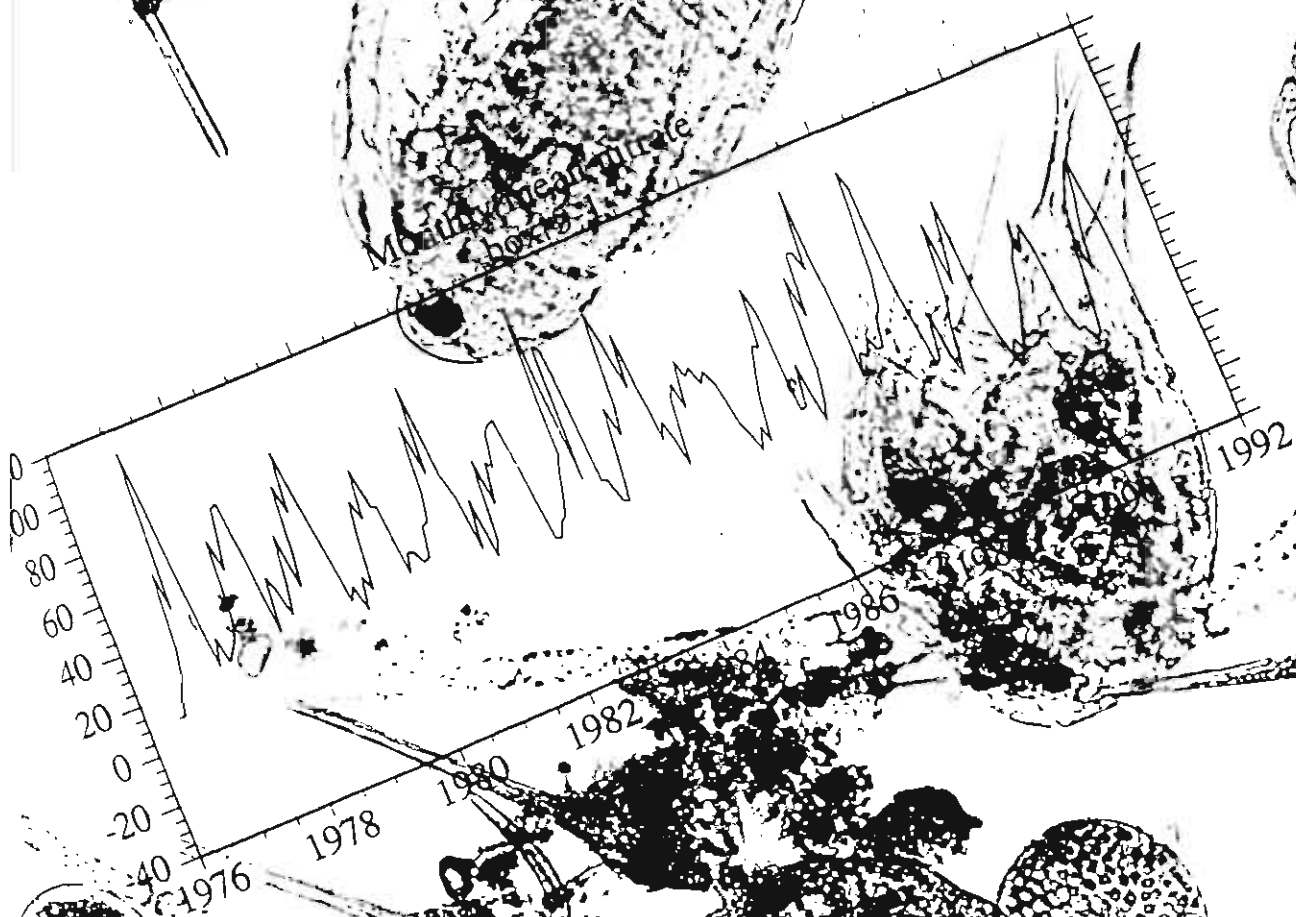
A parallel study on monitoring dinoflagellates using a laser remote sensing technique has been carried out in order to acquire the necessary knowledge regarding the autecology of the species. Four clonal cultures were tested to compare the growth rate of the species: *Prorocentrum micans* (PMC1K) and *Prorocentrum minimum* (PMN2K) isolated from the Gulf of Trieste and laboratory strains of *Alexandrium lusitanicum* (AL1V) and *Alexandrium tamarense* (ATAK1). The cells were grown in f/2 medium and concentration measurements were carried out at different growth stages by a remote sensing fluorosensor system in order to establish the potentiality of the technique and the problems that might arise in situ. The remote sensing fluorescence technique permits the qualitative and quantitative detection of the presence of accessory pigments which characterize the different groups of phytoplankton. Simultaneously chlorophyll a and c2 content were determined spectrophotometrically at 630 and 663 nm acetone extraction. To complement the data, Scanning Electron Microscopy (SEM) and X ray analyses were performed.

KEYWORDS: remote sensing, *Prorocentrum*, *Alexandrium tamarense*, cultures, accessory pigments, chlorophyll



INTERNATIONAL SYMPOSIUM  
The Temporal Variability of Plankton and Their  
Physico-Chemical Environment

Book of Abstracts



Kiel, Germany  
19-21 March 1997

Co-sponsored by ICES, COM, OSPARCOM, CAU/KIEL

## *Long-term changes of phytoplankton communities of the Gulf of Riga, Baltic Sea*

Maija Balode

From late 70-ies the Gulf of Riga is considered to be a phosphorus limited system limiting the development of nitrogen fixing cyanobacteria. At the end of the 70-ies the biomass of cyanobacteria in the coastal zone of the Gulf during summer does not exceed on the average 0,3 - 2,6 % of the total phytoplankton biomass. In the recent decade an increase of cyanobacteria standing stock has been stated. 1988-1995 was the period of intensive development of cyanobacteria during summer, on the average making 52 % of the total phytoplankton biomass. From late 80-ties massive blooms of cyanobacteria *Aphanizomenon flos-aquae*, *Nodularia spumigena*, *Microcystis aeruginosa* and *Anabaena spiroides* are frequent phenomena in the Gulf. During cyanobacterial blooms, the development of other algal taxonomic groups was hindered. A positive trend in the development of nitrogen fixing cyanobacteria can be explained by a decrease in DIN/DIP ratio as one of the most important factors. High water temperature and the local increase of total phosphorus concentrations in the pelagic zone in the late 80-ies could also be one of the promoting factors.

*M. Balode: Institute of Aquatic Ecology, Latvian University, 3 Miera Street, Salaspils LV-2169, Latvia.*

---



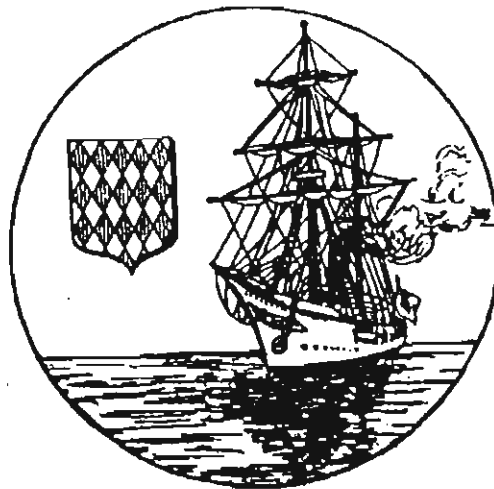
The University of Sydney  
AUSTRALIA

Ministère des Affaires Etrangères

**International symposium  
Marine cyanobacteria and related organisms**

Cyanobactéries marines et organismes  
apparentés

**ABSTRACTS**



November 24-28, 1997  
Institut Océanographique  
Paris



BALODE M., MAESTRINI Y. S., BECHEMIN CH., PURINA I., 1997. Ecological aspects of cyanobacterial blooms in the Gulf of Riga, Eastern Baltic Sea.

Cyanobacteria play an important role in the formation of summer phytoplankton community structure in the Gulf of Riga. Here we report interactions with environmental factors.

Samples were taken in summer-autumn 1994 and 1995, at 24 near-shore stations. Cyanobacterial species biomass (wet weight) and environmental factors were analysed: temperature, pH, salinity, oxygen concentration, BOD<sub>5</sub>, concentrations of N-NO<sub>3</sub>, N-NO<sub>2</sub>, N-NH<sub>4</sub>, P-PO<sub>4</sub>, Si-SiO<sub>3</sub>, total nitrogen and total phosphorus.

Maximal concentrations of main species (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Nodularia spumigena*, *Snowella lacustris*, *Anabaena spiroides*, *Microcystis spp.*) were recorded in warm (P<0.001), stratified, low salinity (P<0.01), nutrient-poor waters. In nearshore area where inorganic nitrogen load was dominating, the biomass of cyanobacteria was lower than in offshore waters. There

was a significant negative correlation between abundance of cyanobacteria and concentrations of inorganic nitrogen: N-NO<sub>3</sub> (P<0.001), N-NO<sub>2</sub> (P<0.001), N-NH<sub>4</sub> (P<0.01). A significant negative correlation was also registered between abundance of cyanobacteria and concentrations of phosphate (P<0.001) and silicon (P<0.01).

The importance of nitrogenous organic substances for cyanobacterial growth was suggested by significant positive correlation between abundance of cyanobacteria and concentrations of organic nitrogen (P<0.001), as well as by nutrient enrichment experiments carried out in July-August 1997 with natural assemblages and a cultured strain of *Microcystis aeruginosa*.

In nitrogen- and phosphorus-limited conditions (first and second limiting nutrients), addition of urea and DOM extracted from Daugava River sustained a growth of summer species representing ~50

% and ~100 % more than that of the control with no addition, respectively. In P-Fe-EDTA supplemented conditions, natural assemblages grew well with glutamic acid, glycine, hypoxanthine, putrescine and urea as sole source of nitrogen; spermine also sustained algal growth, but at a lower level.

Although *Microcystis aeruginosa* benefited mostly from the presence of ammonium, organic nitrogen compounds (glycine, hypoxanthine, putrescine, spermine, urea) were also significant nitrogen sources.

Ability of cyanobacteria to grow in nutrient poor conditions could be explained through N<sub>2</sub> fixation for nitrogen-fixing species, as well as with possibility to use dissolved organic nitrogen.

Manuscript prepared to be submitted to *La mer* (Tokyo); version of 4 April 1997

## Nutrients limiting the Algal Growth Potential (AGP) in the Gulf of Riga, eastern Baltic Sea, in spring and early summer 1996 <sup>\*1</sup>

Serge Y. MAESTRINI <sup>\*2</sup>, Maija BALODE <sup>\*3</sup>, Christian BECHEMIN <sup>\*2</sup>

Ingrida PURINA <sup>\*3</sup>, Céline VERITE <sup>\*2</sup>

**Abstract:** In May, June and July 1996, samples were collected along one transect greatly influenced by river discharge (eastern side of the gulf), along one transect slightly influence by river discharge (western side), at one station located in the mouth of the main river (river Daugava), at one station located in the center of the Gulf, and at several nearshore locations of the western side. Ratios of molecular concentrations of *in situ* dissolved inorganic nitrogen, phosphorus and silicon, as well as enrichment bioassays were used to determine which nutrient(s) limited the potential biomass of phytoplankton. Both comparison of  $(\text{NO}_3+\text{NO}_2+\text{NH}_4):\text{PO}_4$  (DIN:DIP) values with Redfield's ratio and bioassay inspection led to the same conclusions. Phosphorus was clearly the nutrient most limiting for the potential biomass of test species in nitrogen-rich waters, which occurred in mid spring, in the upper layer of the southern-eastern part of the Gulf which is greatly influenced by river discharge. In late spring, with the decrease of the total DIN reserve, nitrogen and phosphorus showed an equal limiting role. In deeper layers of this area and out of the river plume (western side and central part of the gulf), nitrogen was the limiting nutrient. In summer, when river discharge was the lowest, all DIN concentrations but one ranged between 1.6 and 2.6  $\mu\text{M}$ , and the whole area was nitrogen-limited for both the cyanobacterial and the algal test strains. In 74 % of the samples for which nitrogen was the limiting nutrient, phosphorus was recorded to be the second potentially limiting nutrient. In contrast, silicon never appeared as limiting the growth potential of either *Microcystis aeruginosa* or *Phaeodactylum tricorutum*; phosphorus was the limiting nutrient when  $\text{DIN}:\text{SiO}_3$  values were  $>1$  (in May) but  $\text{DIN}:\text{SiO}_3$  was  $<1$  when nitrogen was limiting (June and July). The authors conclude that the recently reported decrease of silicon loading in coastal waters and its subsequent enhanced importance in pushing the outcome of species competition towards harmful species may not yet be critically important for the Gulf of Riga. Iron appeared for 12 % of the tests in the list of nutrients limiting the potential biomass. Tentative results also indicated that a significant fraction of the nitrogen ( $\sim 4 \mu\text{g-atom N l}^{-1}$ ) taken up by *Microcystis aeruginosa* may have been in the form of dissolved organic nitrogen (DON). It is thus also suggested tentatively that more attention be paid to these nutrients during further research in the Gulf of Riga.

<sup>\*1</sup> Received 1997

<sup>\*2</sup> Centre de Recherche en Ecologie Marine et Aquaculture de L' Houmeau (CNRS-IFREMER), B.P. 5 17137 L' Houmeau, France; E-mail: smaestri@ifremer.fr

<sup>\*3</sup> Institute of Aquatic Ecology, University of Latvia, Miera iela 3, LV-2169 Salaspils, Latvia

## 1. Introduction

In recent decades, noxious algal events have emerged as a major environmental problem in the Baltic Sea (Horstmann, 1975; Niemi, 1979; Nehring, 1992), as well as in many other coastal waters (Nixon, 1990; Dederen, 1992; Hallegraeff, 1995). Increase in nutrient concentration resulting from river discharges and varied loadings has been suggested as responsible for both macroalgal and phytoplankton biomass increases (Boikova, 1986; Rosenberg *et al.*, 1990; Andrushaitis *et al.*, 1993, 1995; Pitkänen *et al.*, 1993; Yurkovskis *et al.*, 1993). Bottom-water oxygen deficiencies and subsequent faunal mortality have been the most commonly observable consequences of excess in algal biomass in summer (Baden *et al.*, 1990; Richardson, 1990). Changes in phytoplankton population structure have been also marked (Schulz and Kaiser 1986, Wulff *et al.*, 1986; Cederwall and Elmgren, 1990; Balode, 1996).

Nitrogen has been invoked most as the principal nutrient limiting algal growth potential in seawater when light and temperature are adequate and losses do not prevail (Ryther and Dunstan, 1971; Hecky and Kilham, 1988; Howarth, 1988; Granéli *et al.*, 1990). Accordingly, one might expect that the more nitrogen were present, the more algal biomass would develop (Rudek *et al.*, 1991). Several authors, however, have reported either co-occurring or successive limiting nutrients (Smayda, 1974; Berland *et al.*, 1978; Levasseur *et al.*, 1990; Fisher *et al.*, 1992). In addition, the growth potentials of different species in the same assemblage may be limited by different nutrients (Maestrini and Bonin, 1981).

Human activities have significantly increased the input of algal nitrogenous and phosphorus nutrients to estuarine and coastal waters. In contrast, the silicon concentration has remained constant or has even decreased in river loadings, as a result of its absence in human wastewater and the secondary effect of eutrophication in freshwater, which leads to larger blooms of diatoms and subsequent exhaustion of the silicate content before discharge into the sea (Schelske and Stoermer, 1972; Egge and Aknes, 1992). Hence, altogether, along with increased eutrophication in coastal water, N:Si and P:Si nutrient ratios have increased (Rahm *et al.*, 1996), and silicon limitation has become potentially more likely (Officer and Ryther, 1980; Conley *et al.*, 1993; Ragueneau *et al.*, 1994).

Cyanobacteria have been the taxon most frequently cited as giving harmful blooms in the Baltic Sea in summer (Edler *et al.*, 1985; Kononen, 1992; Balode, 1993; Heiskanen and Kononen, 1994; Leppänen *et al.*, 1995; Tenson, 1995). Moreover, their presence seems to have increased in the past decades both in space and time (Kahru *et al.*, 1994). Toxin-producing dinoflagellates, which develop in waters of low nutrient concentrations, and which can be harmful at low biomass levels, have also been recently reported in the same area (Willén *et al.*, 1990; Carpenter *et al.*, 1995; Balode and Purina, 1996). Thus, the present situation might concur with the above-mentioned assumption that the continuous relative depletion of silicon in freshwater would lead to diatoms being replaced by non-siliceous forms such as cyanobacteria and green algae (Schelske and Stoermer, 1972).

On this basis, we have endeavored to investigate whether uptake of dissolved organic compounds might favor the growth potential of toxic cyanobacteria and dinoflagellates in the same assemblage. Here we report an investigation of the nutrients limiting the growth potential in one cyanobacterium and one diatom, both grown in water collected from spring to summer in the Gulf of Riga. Data provided by bioassays have also been tentatively used to estimate the fraction of nitrogen taken up by these strains which might have been provided by dissolved organic matter

## 2. Material and methods

Samples were collected following two different strategies: (i) In early May, early June and early July 1996, seawater was taken at varied depths along two transects (Fig. 1): the first transect started from Saulkrasti, on the south-eastern coast of the gulf, while the second one started from Melluzi, on the south-western coast. In addition, one sample was collected in the mouth of the river Daugava, and another in the central part of the gulf. Seawater was sampled with Niskin bottles, filtered on glass-fiber filters (GF/C, 0.8  $\mu\text{m}$  pore equivalent), and stored deep-frozen until use on 10 July. (ii) On 19 July 1996, nearshore surface water was collected with a bucket at various stations on

the southern coast. Samples were filtered on glass-fiber filters (GF/C, 0.8  $\mu\text{m}$  pore equivalent), then kept overnight at 4°C and used for experiment on 20 July.

Ammonium (Koroleff, 1969) and phosphate (Murphy and Riley, 1962) concentrations were immediately measured by using manual protocols. Other nutrients were analysed later on deep-frozen subsamples by using a Skalar autoanalyzer: nitrate (reduction to nitrite according to protocols of Strickland and Parsons, 1972), nitrite (Bendschneider and Robinson, 1952), silicate (Mullin and Riley, 1965), urea (Koroleff, 1976). Total nitrogen and total phosphorus were obtained after ultraviolet oxidation under successive acid and alkaline conditions (Collos and Mornet, 1993), and then treated as for soluble reactive nitrogen and phosphorus.

*Bioassays for nutrient(s) limiting growth potential.* Aliquots (30 ml) of either unfrozen or subsequently thawed samples were placed in 33-ml polycarbonate tubes, and the respective enrichment mixtures (Table 1) were added in volumes of 1 ml. Initial nutrient concentrations in the spike-enriched media were assumed to be low enough not to change the ecophysiological adaptation of the test algae and to be high enough to sustain an algal biomass significantly higher than that sustained by the unenriched control, thereby making clear which nutrients, if any, were present *in situ* at concentrations sufficiently high to sustain growth and which were not (for detailed discussion, see Maestrini *et al.*, 1984). Two cultured strains were used as test organisms: *Microcystis aeruginosa* (strain: Station Marine d' Endoume, France, courtesy of Dr B. Berland) was chosen for being a dominant summer component of local planktonic communities (Balode and Purina, 1996); *Phaeodactylum tricorutum* (strain: Plymouth Marine Biological Laboratory, England, courtesy of Dr. M. Parke) was chosen for its capability to take up nutrients at extremely low concentrations (Bonin *et al.*, 1986). Test cells were inoculated in maximum volumes of 250  $\mu\text{l}$ , in numbers to give an initial cell density of  $136 \times 10^6 \text{ cells.l}^{-1}$  (experiment of 10 July) or  $557 \times 10^6 \text{ cells.l}^{-1}$  (experiment of 20 July) of *Microcystis aeruginosa*, and  $6.9 \times 10^6 \text{ cells.l}^{-1}$  (experiment of 10 July) or  $9.2 \times 10^6 \text{ cells.l}^{-1}$  (experiment of 20 July) of *Phaeodactylum tricorutum*; these cells had been previously nutrient-depleted by culture for 2-3 days in nutrient-poor water. Incubation of the test cultures was carried out by placing the tubes before a north-facing window; light period was roughly 14 hours' light and 10 hours' dark, at circa  $100 \mu\text{mole.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ; temperature varied between 18°C and 22°C within a circadian period. *In vivo* fluorescence was monitored daily, during 6-10 days, with a R10 Turner Fluorometer (Brand *et al.*, 1981), up to the respective maximum growth. Respective fluorescence values were then used to produce bar diagrams, with the value obtained after all-nutrient enrichment defined as 100 %.

Data sets were first inspected by comparing the different enriched-culture fluorescence values to those of the unenriched and all-nutrient enriched controls. For each set (one water sample - one test species), it resulted in a number and a rank for each limiting nutrient. Then, in order to quantify the limiting role of each nutrient, the ratio of fluorescence in the "All minus one nutrient" enriched aliquots to the fluorescence in the unenriched control (abridged "All-X/control") was also calculated. In other words, for each particular nutrient missing in the spike and therefore present in the culture medium at its *in situ* concentration, this ratio is the increase in the coefficient of the natural AGP sustained by that nutrient. Hence, the lower the coefficient, the greater limiting effect, and *vice versa*. All included, 35 bioassay sets were done with 28 water samples and two test strains. All test cultures but four grew well, thus indicating no adverse chemical condition.

*Bioassays for indirect estimation of the uptake of dissolved organic nitrogen.* Aliquots (30 ml) of unfrozen or thawed samples were distributed in 33-ml polycarbonate tubes. For *Microcystis aeruginosa*, five aliquots were left unenriched, and five others were enriched with the "All - N" mixture. With *Phaeodactylum tricorutum* only, five unenriched aliquots were grown. Growth and maximal biomass were estimated as for the differentially enriched bioassays. Mean values and standard deviations were calculated for each set of five biomass values; samples which differed by more than 50 % of the standard deviation were discarded; others were pooled and used for analysis of DIN ( $\text{NO}_3$ ,  $\text{NO}_2$ ,  $\text{NH}_4$ ). Nitrogen uptake was calculated as being the difference between concentration at time zero and the respective concentration at the time of maximum biomass. The biomass was estimated after filtration on glassfiber filters (nominally 0.45  $\mu\text{m}$ ), by analysis of the content of protein (Petty *et al.*, 1982), for *M. aeruginosa*, or chlorophyll *a* (Jespersen and Christoffersen, 1987) for *P. tricorutum*.

### 3. Results

An important decrease in the nutrient concentration occurred between spring and summer. In early May, waters were nitrogen-rich; most values of total dissolved inorganic nitrogen concentration ( $\text{DIN} = \text{NO}_3 + \text{NO}_2 + \text{NH}_4$ ) ranged between 4.7  $\mu\text{M}$  and 43.4  $\mu\text{M}$  (table 2), and the mean value was 19.9  $\mu\text{M}$  ( $s = 14.5$ ,  $N = 10$ ). There was also an exceptional value of 108.3  $\mu\text{M}$  recorded with water (station 7906) sampled in the plume of River Daugava. Although the absolute values were rather high (concentrations ranged between 0.22 and 1.20  $\mu\text{M}$ ; mean value was 0.62  $\mu\text{M}$ ;  $s = 0.34$ ;  $N = 11$ ), the phosphorus content was relatively not as high; most values of the ratio  $\text{DIN}:\text{PO}_4$  ( $\text{DIN}:\text{DIP}$ ) were greater than 16. The silicon content was also low relative to that of inorganic nitrogen. Only two values of the  $\text{DIN}:\text{SiO}_3$  ratio were lower than 1; the others ranged between 1.6 and 15.

In early June, the nutrient content had already decreased significantly. Values of DIN concentration for the upper waters ranged between 0.9 and 6.8  $\mu\text{M}$  ( $x = 2.8$ ;  $s = 2.7$ ;  $N = 4$ ), and those for phosphorus ranged between 0.03 and 0.40  $\mu\text{M}$  ( $x = 0.13$ ;  $s = 0.18$ ). A sharp decrease in silicon concentration ( $x = 1.7$   $\mu\text{M}$ ;  $s = 0.4$ ) was also observed. Near the bottom (30-m depth) the ammonium and nitrate concentrations were much higher than in near-surface waters: 1.9 and 11.4  $\mu\text{M}$ , respectively. Most values of  $\text{DIN}:\text{DIP}$  were still greater than 16, however. The silicon concentration was also high (19.5  $\mu\text{M}$ ).

In summer, (early July), all the coastal stations along the Saulkrasti transect, and all nearshore stations visited on 19 July (except one) were nitrogen-poor: the mean concentration of DIN was 2.2  $\mu\text{M}$  ( $s = 0.3$ ;  $N = 11$ ). The Lielupe station (near the mouth of the river Lielupe and also close to the mouth of Daugava River), however, showed high DIN, 10.4  $\mu\text{M}$  (Table 2). In contrast, concentrations of phosphorus and silicon had not decreased as much: mean values recorded were 0.26  $\mu\text{M}$  ( $s = 0.10$ ) and 4.2  $\mu\text{M}$  ( $s = 1.7$ ), respectively; at the Lielupe station, recorded values were 1.14  $\mu\text{M}$   $\text{PO}_4$  and 8.4  $\mu\text{M}$   $\text{SiO}_3$ . Accordingly, all values of the  $\text{DIN}:\text{PO}_4$  ratio were  $<16$  and those of the  $\text{DIN}:\text{SiO}_3$  ratio were  $<1$ , again except at Lielupe.

For reasons not apparent, water from two samples did not support growth and water from a further two supported only weak growth. Water from all the other samples, however, supported good growth. In growth trials started on 10 July, there was a two-day lag phase which prompted us to increase the initial cell density for trials started on 20 July. Overall, growth rate of *Phaeodactylum tricorutum*, as reflected by the increase of *in vivo* fluorescence, was higher than that of *Microcystis aeruginosa*.

Except for a single sample in which nutrient concentrations were extremely high (*i.e.* 108  $\mu\text{M}$   $\text{NO}_3$ , 1 May at station 7906), nutrient-spiked test cultures showed a significant increase in the final biomass compared with unspiked cultures (Fig. 2 and 3). With surface samples collected on 19 July, the maximum biomass in the unspiked controls averaged no more than 6.6 % for *M. aeruginosa* and 6.7 % for *P. tricorutum*, of the spiked culture giving the best growth. With waters taken during transects in early May, June and July, the unenriched aliquots sustained a biomass in *M. aeruginosa* averaging 20.4 % of that in the best enrichments (table 3). Growth was only slightly enhanced, however, when nitrogen or phosphorus were absent in the enrichments (Fig. 4). Omission of phosphorus alone (All - N) usually gave a smaller biomass than did omission of nitrogen alone (All - P), however. The absence of chelated iron had similar consequences in only four cases. Omission of silicon and vitamins from the enriching mixtures did not decrease the yield of either the cyanobacterium and the diatom. On the other hand, the addition of Co, Mn and Mo clearly did not promote growth, and even slightly inhibited growth in both test species (Fig 4).

Inspection of the bioassay sets showed that in all cases but a few, the AGP was limited by at least two nutrients; in only 4 samples was nitrogen the single limiting nutrient, although there was also one sample for which no nutrient was limiting (table 4). Over the 31 sets of bioassays which led to clear results, three simultaneous limiting factors were found in only 6 samples. For both test species, nitrogen was found to be the primary limiting nutrient in 68 % samples, but phosphorus in only 13 %. co-limitation by N and P in 19 % (all for *Microcystis aeruginosa*), and one case for which Fe-EDTA was equally as limiting as N and P. When nitrogen or phosphorus was not the first limiting nutrient, it was the second, except for one case of co-limitation at the second rank by nitrogen and iron. Equal third as the most limiting nutrient were iron and the vitamins, each in two samples over the 31 sets of bioassays. Silicon never appeared to limit the growth potential of the test species.

The nature of nutrients limiting the growth potential of test species changed from spring to summer. In early May, over nine samples (Table 4), phosphorus was the first limiting nutrient for *Microcystis aeruginosa* growth in three samples and was co-limiting with nitrogen in a further four. In one sample, phosphorus was also first limiting for *Phaeodactylum tricornerutum*. In contrast, nitrogen was the first limiting nutrient in all samples collected on 19 July, for both *Microcystis aeruginosa* and *Phaeodactylum tricornerutum*.

Mean values of the coefficient reflecting the limiting effect of each nutrient ranged between 0.2 and 2.2 for nitrogen (table 5), between 2.2 and 6.3 for phosphorus, between 7.7 and 34.8 for silicon, between 7.1 and 25.6 for iron and Fe+EDTA, and between 3.3 and 32.4 for the vitamin pool. Addition of trace metals decreased the growth potential, however, values of the index varying between 3.8 and 32.8, while those related to the mixture containing all nutrients but metals ranged between 8.1 and 35.0.

Biomass formed in control cultures was low, especially in July water (table 3). Accordingly, plots of biomass formation versus DIN uptake were scattered. In contrast, sample aliquots which were nutrient-enriched with all nutrients but nitrogen led to more homogeneous plots. All nutrients out of nitrogen being present in excess in these samples, the mean biomass formation was higher than that in the control (table 5). The overall plot of data obtained with *Microcystis aeruginosa* grown in transect samples cuts the X axis at roughly -4 (Fig. 5), thus suggesting that an average amount of ~4 µg atom nitrogen per liter was taken up by the cells under a chemical form other than NO<sub>3</sub>, NO<sub>2</sub> and NH<sub>4</sub> (DIN). Since in most samples the available volume of water was insufficient, similar plots for *Phaeodactylum tricornerutum* are unavailable.

#### 4. Discussion

Redfield (1934) observed that N-NO<sub>3</sub> and P-PO<sub>4</sub> are taken up by phytoplankton at a constant atomic ratio of 16:1, and Fleming (1940) pointed out that this value is also that of the elemental composition of phytoplankton. It has since been agreed that ratios lower than 16:1 in the natural nutrient reservoir indicates nitrogen limitation, while a value higher than 16 reflects limitation by phosphorus. This concept must be used with care, because it applies to algal growth as crop, not as growth rate. On the other hand, differential enrichments (bioassays) apply to the potential maximum biomass, not to the actual biomass which can be first limited by the rate of losses. Nevertheless, determining the nutrient(s) limiting the potential biomass greatly helps to focus on the proper nutrient(s) and mechanisms leading to the situation of interest.

According to the respective nutrient contents of the water samples collected, it might be expected that at the time of the spring bloom (early May) the first limiting nutrient would be phosphorus in upper waters of the eastern eutrophicated part of the gulf, and nitrogen near the bottom. DIN:DIP values were indeed greatly >16 for samples taken at the surface and at a depth of 5 m depth, and <16 for the water collected at 30 m (Saulkrasti transect). Results given by the bioassays indicated exactly the same order of importance for the two main limiting nutrients (table 4). At the same time, on the western side of the gulf, free from river discharge (Melluzi transect), the situation was different. Here nitrogen was the overall limiting nutrient, while phosphorus was limiting in only one sample for which DIN:DIP = 75; Redfield's ratio and the bioassays furthermore led to exactly the same conclusions for all waters collected near the shore in July: DIN:DIP values ranged between 5.4 and 16.2 ( $x = 9.3$ ;  $s = 3.4$ ;  $N = 12$ ), thus indicating that nitrogen was the first limiting nutrient, which was confirmed by bioassay.

Overall, it is clear that phosphorus was the most limiting nutrient for cyanobacterial growth potential in the nitrogen-rich waters. These conditions prevailed in spring, in the upper layer of the southern-eastern part of the Gulf, which is greatly influenced by river discharge. In late spring, with the decrease of the total DIN reserve, from >17 µM to <13 µM (table 2), nitrogen and phosphorus then played a similar role. In deeper layers of this area and out of the river plume, nitrogen was the limiting nutrient. It is likely that these differences are related to the circulation regime: although there are both cyclonic and anticyclonic currents and turnovers, the general trend of the circulation is that saline water of high salinity from the Baltic Proper enters into the gulf through the Strait of Irbe and flows south-eastwards along the western coast (Fig. 1), while water of low-salinity having received

fresh water from the River Daugava is flowing northwards along the eastern coast (Berzinsh, 1995). In summer, when the river discharge is the lowest, all DIN concentrations but one ranged between 1.6 and 2.6  $\mu\text{M}$ , and the whole area was nitrogen-limited for both the cyanobacterium and the diatom test strains.

Yurkovskis *et al.* (1993), who sampled along the 20-m isobath and at greater depths from February to October 1989, reported mean monthly DIN:DIP values from 19 to 56. On this basis, they inferred that the phytoplankton of the whole gulf was phosphorus-limited. In contrast, at one station located in the Baltic Proper, mean DIN:DIP values for the same period ranged between 2.9 and 7.1, leading to the conclusion that nitrogen was the limiting nutrient. From these results as well as from those showing that the open-sea waters on the Baltic are presently nitrogen-limited (Granéli *et al.*, 1990; Kivi *et al.*, 1993), Pöder and Jaanus (1995) hypothesized that the shift from DIN:DIP values  $>16$  to those  $<16$  should be observed in the Irbe Strait area which separates the Gulf of Riga and the Baltic Proper. Samples they collected in summer 1993-94, along transects from the strait towards the gulf and the open sea, showed that most DIN:DIP values were  $<3$ ; only for August waters, a few ranged between 5 and 10. Accordingly, the authors concluded there was no shift from phosphorus to nitrogen limitation from the gulf to the open sea, and concluded that nitrogen was the limiting nutrient in both the Baltic Proper and the Gulf of Riga. Further records on nutrient concentrations and comparison with previous long-term data led Yurkovskis *et al.* (1996) to show that drastic changes have occurred in the Gulf of Riga in the 90<sup>s</sup>. Since late 80s - early 90s, nitrate concentration has continuously decreased: from  $\sim 18 \mu\text{M}$  in 1991 to  $\sim 10 \mu\text{M}$  in 1993, in the upper (0-10 m) layer, in February; and from  $\sim 3.5 \mu\text{M}$  in 1989 to  $\sim 0.5 \mu\text{M}$  in 1994, in the same layer, in August, while in deeper (20-50 m) waters in August, they have decreased from  $\sim 22 \mu\text{M}$  in 1991 to  $\sim 5 \mu\text{M}$  in 1994. During the same period, concentrations of phosphorus have risen, leading to a situation of nitrogen limitation. Hence, all results agree. Most of the Gulf of Riga is now clearly nitrogen-limited in late spring and summer. In contrast, for small and shallow areas, whether nitrogen or phosphorus is limiting is an open question, because river discharges significantly influence salinity and nutrient concentrations, particularly in surface waters.

Important changes in nutrient reserves, nutrient ratios and the species composition of natural phytoplankton assemblages occur along salinity gradients from river mouths to the open sea. Sakshaug and Mykkestad (1973) and Sakshaug *et al.* (1983) found a permanent phosphorus limitation of phytoplankton biomass in the inner section of the Trondheim Fjord, but a clear nitrogen limitation in high-salinity waters; with DIN:DIP values falling from 50 to 10-12. In ponds and coastal waters of Massachusetts, bioassays showed that in low-salinity ponds (0-6.5 psu) phytoplankton biomass was phosphorus limited, while nitrogen addition stimulated phytoplankton growth only in the most saline ponds (31 psu) and the open sea; in ponds of intermediate salinity, phytoplankton biomass was limited both by nitrogen and phosphorus (Caraco *et al.*, 1987; Caraco, 1988).

Similar features have been reported for the Baltic Sea. Lignell *et al.* (1992) observed that phytoplankton carbon uptake rate and biomass were P-limited in a fjord-like inlet with low salinity on the south-west coast of Finland, whereas in the open sea both nitrogen and phosphorus were limiting. Pitkänen and Tamminen (1995) have shown that, in summer, from the river Neva to the open part of the Gulf of Finland, there was an associated gradient for salinity, nutrient concentrations and DIN:DIP. Both DIN:DIP values and bioassays indicated that phosphorus was limiting the potential biomass of phytoplankton in the river; then, phosphorus was first limiting and nitrogen was the second limiting nutrient in the estuary, and nitrogen was first limiting and phosphorus was the second limiting nutrient in the transition zone, whilst nitrogen was the single limiting nutrient in the open gulf.

Although technical limitations did not allow us to take more than two samples on the transect from the river Daugava to the open sea, our results as a whole agree with the scheme of gradual changes from river water to the open sea. Accordingly, the shift between DIN:DIP values  $>16$  (freshwater-influenced waters) and those  $<16$  (typical marine waters) that Pöder and Jaanus (1995) endeavored to observe in the Strait of Irbe should be searched inside the Gulf of Riga, at the limit of the river plume. Controlled by the river discharge regime, the transition area would not have a fixed area and limits, however, and important seasonal variations are likely, as already observed for other areas. In the Patuxent River estuary (Chesapeake Bay), D'Elia *et al.* (1986) reported great seasonal variability in river flow, nutrient regimes, and the response of natural phytoplankton assemblages to nutrient addition. During the high-flow season, in late winter, DIN:DIP typically exceeded 90, and

addition of phosphorus stimulated growth. In late summer, DIN:DIP in nutrient standing stocks was characteristically  $<5$ ; so when nitrogen was added the growth response was very rapid, reflecting nitrogen limitation. In the southern Baltic, Granéli *et al.* (1988) have compared different coastal waters sampled outside Warnemünde, Rostock, Sopot and Falsterbo. Although the nutrient levels of their samples were different, there were no significant differences between the different locations for nutrients limiting the potential biomass. During winter, before the spring phytoplankton bloom had started, phosphorus was the most limiting nutrient for phytoplankton biomass formation; after the bloom, nitrogen appeared to be the most limiting nutrient.

Whether in nutrient-poor or in nutrient-rich waters, important variations in the nature of the limiting nutrient have been also observed with species. In oligotrophic coastal Mediterranean water, Berland *et al.* (1978) reported that the diatom *Skeletonema costatum* was phosphorus-limited, especially from February to June, whereas *Cylindrotheca closterium* was limited according to a complex succession involving nitrogen, phosphorus, silicon, and vitamins. In the Trondheim Fjord, Sakshaug (1987; *vide* Granéli *et al.*, 1988) showed that phosphorus was the limiting nutrient for *Skeletonema costatum* when DIN:DIP = 12, and for most the other species only when DIN:DIP = 18-25.

In the Helsinki archipelago, Rinne and Tarkiainen (1978) reported a nitrogen limitation for potential phytoplankton biomass, except for the nitrogen-fixing cyanobacterium *Nodularia spumigena* which showed phosphorus limitation. Similar findings were reported by Tamminen *et al.* (1985) who ran *in situ* mesocosm experiments at the entrance to the Gulf of Finland, in an area not directly influenced by large sewage discharge; addition of ammonium significantly increased the total phytoplankton biomass, while phosphate addition stimulated the growth of nitrogen-fixing cyanobacteria. Other authors have also reported that addition of phosphorus stimulated the growth of *Nodularia spumigena* (Huber, 1986; Lukatelich and McComb, 1986), thus supporting Horstmann's (1975) contention that blooms of this species are a consequence of phosphorus loading. Furthermore, Kononen *et al.* (1996) have inferred that *N. spumigena* blooms in a frontal region at the entrance of the Gulf of Finland benefited from the low DIN:DIP value which prevailed in surface water at the onset of the bloom. Blooms of *Aphanizomenon flos-aquae* and *N. spumigena* in the Gulf of Gdansk have been also related to low values of DIN:DIP (Plinski and Jozwiak, 1996).

Since the 90<sup>s</sup>, blooms of the nitrogen-fixing species *Aphanizomenon flos-aquae* and *Nodularia spumigena* have also occurred in the Gulf of Riga, in summer (Balode and Purina, 1996). Their appearance was related to the decrease of the DIN:DIP ratio (Yurkovskis *et al.*, 1996). This is in agreement with the overall nitrogen limitation we observed; species such as diatoms or non-nitrogen-fixing cyanobacterium such as *Microcystis aeruginosa* that we used as test species were nitrogen-limited. In contrast, *N. spumigena* were not nitrogen-limited, and therefore may take the upper hand in the assemblage, although diatoms appear not to be silicon-limited.

Silicon never appeared to be limiting for either of the two strains we used for bioassays. This might be a consequence of the absence of silicon requirement for *M. aeruginosa* and the very low needs of *Phaeodactylum tricornutum* (Bonin *et al.*, 1986). On the other hand, DIN:SiO<sub>3</sub> was  $<1$  in June and July, and phosphorus was the limiting nutrient when DIN:SiO<sub>3</sub> values were  $>1$  (table 2); hence silicon could never be more limiting than nitrogen or phosphorus. Yurkovskis *et al.* (1993) found no silicate limitation in the Gulf of Riga in the 80<sup>s</sup>, but recent data have shown silicon acting as a limiting nutrient during the spring bloom (Yurkovskis, personal communication). Nevertheless, it is likely that altogether the recently reported decrease of silicon loading in coastal waters and its subsequent enhanced importance in pushing the outcome of species competition towards summer harmful species (Smayda, 1990; Sommer, 1996) may not yet be critically important for the Gulf of Riga. "

In four cases, iron appeared to be in the list of nutrients limiting potential biomass (table 2). This appears to be the first report indicating finding iron to limit Baltic phytoplankton. Although role of iron has been stressed mostly for low-chlorophyll - high-nutrient regions (Jennings *et al.*, 1984; Martin and Fitzwater, 1988; Zettler *et al.*, 1996), it has also been found to be limiting on occasion in coastal waters: namely, in the Gulf of Maine (Gran, 1933; Glover, 1978; Wells, 1991), the coast of Oregon (Glooschenko and Curl, 1971), and the north-west Australian coast (Tranter and Newell, 1963). Moreover, iron is required for N<sub>2</sub> fixation by diazotrophic cyanobacteria (Rueter *et al.*, 1998; Paerl *et al.*, 1994), whereas it has been reported that at least 40-90 % of the iron transported by

freshwater, aggregated and sedimented when salinity reaches 4-5 psu in the estuary of the Öre River, western Baltic (Forsgren *et al.*, 1996). More research on the role of iron as a nutrient in the Gulf of Riga may thus be desirable.

Our results suggest that a significant fraction of the nitrogen taken up by the two test species may have been as dissolved organic nitrogen (DON). It is estimated that an average of  $-4 \mu\text{g-atom N l}^{-1}$  was taken up by *Microcystis aeruginosa*. This amount is close to the mean concentration of urea we recorded ( $x = 3.3$ ;  $s = 1.5$ ;  $N = 26$ ; range 1.3 to  $7.0 \mu\text{M}$ ). Similar estimations have been made in oyster ponds of the French Atlantic coast (Maestrini and Robert, 1981), where diatom test species were found to take up 0.6 to  $30.7 \mu\text{g-atom l}^{-1}$  of DON, and which, results suggested, had the capacity to take up six times more DON than DIN. These findings agree with current knowledge on nutritional capabilities of phytoplankton.

Several algae have been reported to grow in culture with organic compounds as the sole source of nitrogen and phosphorus (Ternetz, 1912; Droop, 1961; Kuentzler and Perras, 1965; Flynn and Butler, 1986; Berman *et al.*, 1991). Field research also shown that half-saturation values (K) for urea falls within natural urea concentrations (McCarthy, 1972); accordingly, urea has been considered as an important potential nitrogen source for phytoplankton in various coastal waters (Kristiansen, 1983; Ignatiades, 1986; Kokkinakis and Wheeler, 1988; Price and Harrison, 1988; Fernandez *et al.*, 1996). In mesocosm experiment carried out *in situ*, in water of the western coast of the Baltic Sea, Sörensson *et al.* (1989) reported an uptake rate for urea up to five times faster than that for nitrate. Tamminen and Irmisch (1996) showed that urea uptake dominated that of total nitrogen in an incubation experiment with size-fractionated assemblages collected in summer at the entrance of the Gulf of Finland; urea appeared to be a particularly important nitrogen source during the regenerated phase of plankton succession. Also, dissolved free amino-acids have been reported to sustain a significant part of algal growth in the Chesapeake Bay (Glibert *et al.*, 1991). Moreover, Palenik *et al.* (1988-89) have shown that some phytoplankters are able to use various forms of DON without initial transport into the cell, by using cell-surface enzymes to degrade these forms of nitrogen to  $\text{NH}_4$ . and Tranvik *et al.*, (1993) observed the ingestion of proteins such as ferritin, casein and albumin by heterotrophic flagellates.

Suggestion has also been made that organic compounds from land-drainage origin, such as humic acids, have favored harmful dinoflagellate growth versus that of harmless species (Carlsson and Granéli, 1993; Carlsson *et al.*, 1995; Lara *et al.*, 1993; Moran and Hodson, 1994). Some results are conflicting, however. For instance, during a drogue experiment in the Baltic proper, Sörensson and Sahlsten (1987) recorded no uptake of DOM whose molar C:N was  $>20$ , which they inferred was refractive. These results led them to believe the nitrogen fixers, mostly *N. spumigena*, relied mainly on  $\text{N}_2$  for their nitrogen demand.

The cyanobacterium we used as test species, *Microcystis aeruginosa*, is not a  $\text{N}_2$ -fixing species. Accordingly, whether or not DOM is a significant factor in triggering the onset of toxic blooms in the Gulf of Riga is still an open question and should be a focus for further research.

### Acknowledgements

This study was partly supported by the "Programme National Efflorescences Algales Toxiques" (France); mission in Latvia of French co-authors was supported by the "Ministère des Affaires Etrangères; crédits réservés à l' IFREMER ". We warmly thank Dr Uldis BOTVA for providing some of nutrient data; Dr Aivars YURKOVSKIS for stimulating comments; and Dr Ian JENKINSON (ACRO, La Roche Canillac) for improving the English version.

## References

- Andrushaitis, A., M. Balode and G. Lagzdins (1993): Eutrophication of the Gulf of Riga. *In: Measurement of Primary Production from the Molecular to the Global Scale*, W.K.W. Li and S.Y. Maestrini (eds.), ICES mar. Sci. Symp., **197**, 260.
- Andrushaitis, A., Z. Seisuma, M. Legzdina and E. Lenshs (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 (ed.), Estonian Academy Publishers, Tallinn, 32-40.
- Baden, S.P., L.-O. Loo, L. Pihl and R. Rosenberg (1990): Effects of eutrophication on benthic communities including fish: Swedish West Coast. *Ambio*, **19**, 113-122.
- Balode, M. (1993): Bloom dynamics of toxic blue-green algae in the Baltic Sea, Gulf of Riga. *In: Sixth International Conference on Toxic Marine Phytoplankton*, 18-22 October 1993, Nantes, France, Abstracts, 27.
- Balode, M. (1996): Long-term changes of summer-autumn phytoplankton community in the Gulf of Riga. *In, A Comparative Ecological Approach of Coastal Environments and Paralic Ecosystems* O. Guelorget and O. Lefebvre (ed.), 96-99.
- Balode, M. and I. Purina (1996): Harmful phytoplankton in the Gulf of Riga (the Baltic Sea). *In, Harmful and Toxic Algal Blooms* T. Yasumoto, Y. Oshima and Y. Fukuyo (ed.), Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, Paris, 69-72.
- Berland, B.R., D.J. Bonin and S.Y. Maestrini (1978): Facteurs limitant la production primaire des eaux oligotrophes d'une aire côtière méditerranéenne (Calanque d'En-Vau, Marseille). *Int. Rev.*, **63**, 501-531.
- Berman, T., S. Chava, B. Kaplan and D. Wynne (1991): Dissolved organic substrates as phosphorus and nitrogen sources for axenic batch cultures of freshwater green algae. *Phycologia*, **30**, 339-345.
- Berzinsk, V. (1995): Hydrological regime. *In, Ecosystem of the Gulf of Riga between 1920 and 1990* E. Ojaveer (ed.), Estonian Academy Publishers, Tallinn, 7-31.
- Boikova, E. (1986): Nannoplankton - its distribution and role in eutrophication of the Baltic Sea. *In: Ecological Investigations of the Baltic Sea Environment*. Riga, 16-19 March 1983, Baltic Marine Environmental Protection Commission (ed.), 240-254.
- Bonin, D.J., M.R. Droop, S.Y. Maestrini and M.-C. Bonin (1986): Physiological features of six microalgae to be used as indicators of seawater quality. *Cryptogam. Algol.*, **7**, 23-83.
- Brand, L.E., R.R.L. Guillard and L.S. Murphy (1981): A method for the rapid and precise determination of acclimated phytoplankton reproduction rates. *J. Plankt. Res.*, **3**, 193-201.
- Caraco, N. (1988): What is the mechanism behind the seasonal switch between N and P limitation in estuaries ?. *Can J. Fish. aquat. Sci.*, **45**, 381-382.
- Caraco, N., A. Tamse, O. Boutros and I. Valiela (1987): Nutrient limitation of phytoplankton growth in brackish coastal ponds. *Can J. Fish. aquat. Sci.*, **44**, 473-476.
- Carlsson, P. and E. Granéli (1993): Availability of humic bound nitrogen for coastal phytoplankton. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **36**, 433-447.
- Carlsson, P., E. Granéli, P. Tester and L. Boni (1995): Influences of riverine humic substances on bacteria, protozoa, phytoplankton, and copepods in a coastal plankton community. *Mar. Ecol. - Progr. Ser.*, **127**, 213-221.
- Carpenter, E.J., S. Janson, R. Boje, F. Pollehne and J. Chang (1995): The dinoflagellate *Dinophysis norvegica*: biological and ecological observations in the Baltic Sea. *Eur. J. Phycol.*, **30**, 1-9.
- Cederwall, H. and R. Elmgren (1990): Biological effects of eutrophication in the Baltic Sea, particularly the coastal zone. *Ambio*, **19**, 109-112.
- Collos, Y. and F. Mornet (1993): Automated procedure for determination of dissolved organic nitrogen and phosphorus in aquatic environments. *Mar. Biol.*, **116**, 685-688.

- Conley, D.J., C.L. Schelske and E.F. Stoermer (1993): Modification of the biogeochemical cycle of silica with eutrophication. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **101**, 179-192.
- Conover, S.A.M. (1975): Nitrogen utilization during spring blooms of marine phytoplankton in Bedford Basin, Nova Scotia, Canada. *Mar. Biol.*, **32**, 247-261.
- D'Elia, C.F., J.G. Sanders and W.R. Boynton (1986): Nutrient enrichment studies in a coastal plain estuary: phytoplankton growth in large-scale, continuous cultures. *Can J. Fish. aquat. Sci.*, **43**, 397-406.
- Dederen, L.H.T. (1992): Marine eutrophication in Europe : similarities and regional differences in appearance. *In: Marine Coastal Eutrophication. The response of marine transitional systems to human impact : problems and perspectives for restoration. Proceed. Intern. Conf., Bologna, Italy, 21-24 March 1990, 1310 p., R.A. Vollenweider, R. Marchetti and R. Viviani (eds.), Elsevier Sci. Publish., Amsterdam, 663-672.*
- Droop, M.R. (1961): *Haematococcus pluvialis* and its allies; III: organic nutrition. *Rev. Algologique*, **4**, 247-259.
- Edler, L., S. Fernö, M.G. Lind, R. Lundberg and P.O. Nilsson (1985): Mortality of dogs associated with a bloom of the cyanobacterium *Nodularia spumigena* in the Baltic Sea. *Ophelia*, **24**, 103-109.
- Fernandez, E., E. Maranon, D.S. Harbour, S. Kristiansen and B.R. Heimdal (1996): Patterns of carbon and nitrogen uptake during blooms of *Emiliania huxleyi* in two Norwegian fjords. *J. Plankt. Res.*, **18**, 2349-2366.
- Fisher, T.R., E.R. Peele, J.W. Ammerman and L.W. Jr. Harding (1992): Nutrient limitation of phytoplankton in Chesapeake Bay. *Mar. Ecol. - Progr. Ser.*, **82**, 51-63.
- Fleming, R.H. (1940): The composition of plankton and units for reporting populations and production. *In: Proceedings 6<sup>th</sup> Pacific Scientific Congress, 1939, 3,*
- Flynn, K.J. and I. Butler (1986): Nitrogen sources for the growth of marine microalgae: role of dissolved free amino acids. *Mar. Ecol. - Progr. Ser.*, **34**, 281-304.
- Forsgren, G., M. Jansson and P. Nilsson (1996): Aggregation and sedimentation of iron, phosphorus and organic carbon in experimental mixtures of freshwater and estuarine water. *Estuar. coastal mar. Sci.*, **43**, 259-268.
- Glibert, P.M., C. Garside, J.A. Fuhrman and M.R. Roman (1991): Time-dependent coupling of inorganic and organic nitrogen uptake and regeneration in the plume of the Chesapeake Bay estuary and its regulation by large heterotrophs. *Limnol. Oceanogr.*, **36**, 895-909.
- Glooschenko, W.A. and H. Jr. Curl (1971): Influence of nutrient enrichment on photosynthesis and assimilation ratios in natural North Pacific phytoplankton communities. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **28**, 790-793.
- Glover, H. (1978): Iron in Maine coastal waters; seasonal variations and its apparent correlation with a dinoflagellate bloom. *Limnol. Oceanogr.*, **23**, 534-537.
- Gran, H.H. (1933): Studies on the biology and chemistry of the Gulf of Maine. II. Distribution of phytoplankton in August 1932. *Biol. Bull.*, **64**, 159-181.
- Granéli, E., S. Schulz, U. Schiewer, D. Gedziorowska, W. Kaiser and M. Plinski (1988): Is the same nutrient limiting potential phytoplankton biomass formation in different coastal areas of the Southern Baltic ? *Kieler Meeresforsch.*, **6**, 191-202.
- Granéli, E., K. Wallström, U. Larsson, W. Granéli and R. Elmgren (1990): Nutrient limitation of primary production in the Baltic Sea area. *Oceanology*, **19**, 142-151.
- Grasshoff, K. (1976): Determination of nitrite. *In, Methods of Seawater Analysis* GrasshoffK., M. Ehrhardt and K. Kremling (ed.), Verlag Chemie, Weinheim. Germany. 139-142.
- Hallegraeff, G.M. (1995): Harmful algal blooms: A global overview. *In, Manual on Harmful Marine Microalgae* G.M. Hallegraeff, D.M. Anderson and A.D. Cembella (ed.), IOC Manuals and Guides N° 33, UNESCO, Paris, 1-22.

- Hecky, R.E. and P. Kilham (1988): Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnol. Oceanogr.*, **33**, 796-822.
- Heiskanen, A.-S. and K. Kononen (1994): Sedimentation of vernal and late summer phytoplankton communities in the coastal Baltic Sea. *Arch. Hydrobiol.*, **131**, 175-198.
- Holmes, R.W., P.M. Williams and R.W. Eppley (1967): Red water in La Jolla Bay. *Limnol. Oceanogr.*, **12**, 503-512.
- Horstmann, U. (1975): Eutrophication and mass occurrence of blue-green algae in the Baltic. *Merentutkimuslait. Julk. Havsforskningsinstr. Skr.*, **239**, 83-90.
- Howarth, R.W. (1988): Nutrient limitation of net primary productivity in marine systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **19**, 89-110.
- Huber, A.L. (1986): Nitrogen fixation by *Nodularia spumigena* Mertens (Cyanobacteriaceae). 1: Field studies and the contribution of blooms to the nitrogen budget of the Peel-Harvey estuary, western Australia. *Hydrobiologia*, **131**, 193-203.
- Ignatiades, L. (1986): Annual variability of (<sup>14</sup>C)urea utilization by natural marine phytoplankton. *Br. phycol. J.*, **21**, 209-215.
- Jennings, J.C.Jr., L.I. Gordon and D.M. Nelson (1984): Nutrient depletion indicates high primary productivity in the Weddell Sea. *Nature*, **308**, 51-54.
- Kahru, M., U. Horstmann and O. Rud (1994): Satellite detection of increased cyanobacteria blooms in the Baltic Sea: natural fluctuation or ecosystem change?. *Oceanology*, **23**, 469-472.
- Kivi, K., S. Kaitala, H. Kuosa, J. Kuparinen, E. Leskinen, R. Lignell, B. Marcussen and T. Tamminen (1993): Nutrient limitation and grazing control of the Baltic plankton community during annual succession. *Limnol. Oceanogr.*, **38**, 893-905.
- Kokkinakis, S.A. and P.A. Wheeler (1988): Uptake of ammonium and urea in the northeast Pacific: comparison between netplankton and nanoplankton. *Mar. Ecol. - Progr. Ser.*, **43**, 113-124.
- Kononen, K. (1992): Dynamics of the toxic cyanobacterial blooms in the Baltic Sea. *Finn. Mar. Res.*, **261**, 3-36.
- Kononen, K., J. Kuparinen, K. Mäkelä, J. Laanemets, J. Pavelson and S. Nömmann (1996): Initiation of cyanobacterial blooms in a frontal region at the entrance to the Gulf of Finland, Baltic Sea. *Limnol. Oceanogr.*, **41**, 98-112.
- Koroleff, F. (1976): Determination of ammonia. *In*, *Methods of Seawater Analysis* GrasshoffK., M. Ehrhardt and K. Kremling (ed.), Verlag Chemie, Weinheim, Germany, 126-133.
- Koroleff, F. (1976): Determination of urea. *In*, *Methods of Seawater Analysis* GrasshoffK., M. Ehrhardt and K. Kremling (ed.), Verlag Chemie, Weinheim, Germany, 158-162.
- Kristiansen, S. (1983): Urea as a nitrogen source for the phytoplankton in the Oslofjord. *Mar. Biol.*, **74**, 17-24.
- Kuenzler, E.J. and J.P. Perras (1965): Phosphatases of marine algae. *Biol. Bull.*, **128**, 271-284.
- Lara, R.J., U. Hubberten and G. Kattner (1993): Contribution of humic substances to the dissolved nitrogen pool. *Br. phycol. J.*, **25**, 103-115.
- Leppänen, J.-M., E. Rantajarvi, S. Hällfors, M. Kruskopf and V. Laine (1995): Unattended monitoring of potentially toxic phytoplankton species in the Baltic Sea in 1993. *J. Plankt. Res.*, **17**, 891-902.
- Levasseur, M.E., P.J. Harrison, B.R. Heimdahl and J.C. Therriault (1990): Simultaneous nitrogen and silicate deficiency of a phytoplankton community in a coastal jet-front. *Mar. Biol.*, **104**, 329-338.
- Lignell, R., S. Kaitala and H. Kuosa (1992): Factors controlling phyto- and bacterioplankton in late spring on a salinity gradient in the northern Baltic. *Mar. Ecol. - Progr. Ser.*, **84**, 121-131.

- Lukatelich, R.J. and A.J. McComb (1986): Nutrient levels and the development of diatom and blue-green algal blooms in a shallow Australian estuary. *J. Plankt. Res.*, **8**, 597-618.
- Maestrini, S.Y. and D.J. Bonin (1981): Competition among phytoplankton based on inorganic macronutrients. *In: Physiological bases of phytoplankton ecology*, T. Platt (ed.), Can. Bull. Fish. aquat. Sci., **210**, 264-278.
- Maestrini, S.Y., D.J. Bonin and M.R. Droop (1984): Phytoplankton as indicators of seawater quality : bioassay approaches and protocols. *In: "Algae as ecological indicators"*, E. Shubert (ed.), Acad Press Inc., London, 71-132.
- Maestrini, S.Y. and J.-M. Robert (1981): Rendements d' utilisation des sels nutritifs et variations de l' état des cellules de trois diatomées de claires à huîtres de Vendée. *Oceanol. Acta*, **4**, 13-21.
- Martin, J.H. and S.E. Fitzwater (1988): Iron deficiency limits phytoplankton growth in the north-east Pacific Subarctic. *Nature*, **331**, 341-343.
- McCarthy, J.J. (1972): The uptake of urea by natural populations of marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **17**, 738-748.
- Moran, M.A. and R.E. Hodson (1994): Dissolved humic substances of vascular plant origin in a coastal marine environment. *Limnol. Oceanogr.*, **39**, 762-771.
- Mullin, J.B. and J.P. Riley (1965): The spectrophotometric determination of silicate-silicon in natural waters with special reference to sea water. *Analytica chim. Acta*, **46**, 491-501.
- Murphy, J. and J.P. Riley (1962): A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica chim. Acta*, **27**, 31-36.
- Nehring, D. (1992): Eutrophication in the Baltic Sea. *In: Marine Coastal Eutrophication. The response of marine transitional systems to human impact : problems and perspectives for restoration. Proceed. Intern. Conf., Bologna, Italy, 21-24 March 1990*, 1310 p., R.A. Vollenweider, R. Marchetti and R. Viviani (ed.), Elsevier Sci. Publish., Amsterdam, 673-682.
- Niemi, . (1979): Blue-green algal blooms and N:P ratio in the Baltic Sea. *Acta Bot. Fenn.*, **110**, 57-61.
- Nixon, S. (1990): Marine eutrophication: a growing international problem. *Ambio*, **19**, 101.
- Officer, C.B. and J.H. Ryther (1980): The possible importance of silicon in marine eutrophication. *Mar. Ecol. - Progr. Ser.*, **3**, 83-91..
- Paerl, H.W., L.E. Prufert-Bebout and C. Guo (1994): Iron-stimulated N<sub>2</sub> fixation and growth in natural and cultured populations of the planktonic marine cyanobacteria *Trichodesmium* spp. *Appl. Environ. Microbiol.*, **60**, 1044-1047.
- Palenik, B., D.J. Kieber and F.M.M. Morel (1988/1989): Dissolved organic nitrogen use by phytoplankton: the role of cell-surface enzymes. *Biol. Oceanogr.*, **6**, 347-354.
- Petty, R.L., W.C. Michel, J.P. Snow and K.S. Johnson (1982): Determination of total primary amines in seawater and plant nectar with flow injection sample processing and fluorescence detection. *Analytica chim. Acta*, **142**, 299-304.
- Pitkänen, H. and T. Tamminen (1995): Nitrogen and phosphorus as production limiting factors in the estuarine waters of the eastern Gulf of Finland. *Mar. Ecol. - Progr. Ser.*, **129**, 283-294.
- Pitkänen, H., T. Tamminen, P. Kangas, T. Huttula, K. Kivi, H. Kuosa, J. Sarkkula, K. Eloheimo, P. Kauppila and B. Skakalsky (1993): Late summer trophic conditions in the north-east Gulf of Finland and the River Neva Estuary, Baltic Sea. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **37**, 453-474.
- Plinski, M. and T. Jozwiak (1996): Dynamics of heterocystous cyanobacteria growth in the brackish water. *In, Harmful and Toxic Algal Blooms* T. Yasumoto, Y. Oshima and Y. Fukuyo (ed.), Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, Paris, 549-551.
- Pöder, T. and A. Jaanus (1995): Nutrient concentrations and phytoplankton variables in the Gulf of Riga and Baltic proper water mixing area: an attempt to test the dichotomy of limiting nutrient. *In: 14<sup>th</sup> Baltic Marine Biologists Symposium*, 5-8 September 1995. Pärnu, Estonia. Pärnu, Estonia, 1-8.

- Price, N.M. and P.J. Harrison (1988): Uptake of urea C and urea N by the coastal marine diatom *Thalassiosira pseudonana*. *Limnol. Oceanogr.*, **33**, 528-537.
- Ragueneau, O., E. De Blas Varela, P. Tréguer, B. Quéguiner and Y. Del Amo (1994): Phytoplankton dynamics in relation to the biogeochemical cycle of silicon in a coastal ecosystem of western Europe. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **106**, 157-172.
- Rahm, L., D. Conley, P. Sandén, F. Wulff and P. Stalnacke (1996): Time series analysis of nutrient inputs to the Baltic Sea and changing DSi:DIN ratios. *Mar. Ecol. - Progr. 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 R.J. Daniel (ed.), The University Press, Liverpool, 176-192.
- Richardson, K. (1990): Eutrophication in the Baltic: An overview of the problem. *In*: Water Pollution Research Report 16 - Eutrophication-related phenomena in the Adriatic Sea and in other Mediterranean coastal zones, H. Barth and L. Fegan (ed.), Commission of the European Communities, Bruxelles, 149-167.
- Rinne, I. and E. Tarkiainen (1978): Algal tests used to study the chemical factors regulating the growth of planktonic algae in the Helsinki sea area. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, **21**, 527-546.
- Rosenberg, R., R. Elmgren, S. Fleischer, P. Jonsson, G. Persson and H. Dahlin (1990): Marine eutrophication case studies in Sweden. *Ambio*, **19**, 102-108.
- Rudek, J., H.W. Paerl, M.A. Mallin and P.W. Bates (1991): Seasonal and hydrological control of phytoplankton nutrient limitation in the lower Neuse River Estuary, North Carolina. *Mar. Ecol. - Progr. Ser.*, **75**, 133-142.
- Rueter, J.G. (1988): Iron stimulation of photosynthesis and nitrogen fixation in *Anabaena* 7120 and *Trichodesmium* (Cyanophyceae). *J. Phycol.*, **24**, 249-254.
- Ryther, J.H. and W.M. Dunstan (1971): Nitrogen, phosphorus, and eutrophication in the coastal marine environment. *Science*, **171**, 1008-1013.
- Sakshaug, E., K. Andresen, S. Mykkestad and Y. Olsen (1983): Nutrient status of phytoplankton communities in Norwegian waters (marine, brackish, and fresh) as revealed by their chemical composition. *J. Plankt. Res.*, **5**, 175-196.
- Sakshaug, E. and S. Mykkestad (1973): Studies on the phytoplankton ecology of the Trondheimsfjord. III. Dynamics of phytoplankton blooms in relation to environmental factors, bioassay experiments and parameters for the physiological state of the populations. *J. Expl Mar. Biol. Ecol.*, **11**, 157-188.
- Schelske, C.L. and E.F. Stoermer (1972): Phosphorus, silica, and eutrophication of Lake Michigan. *In*: Nutrients and Eutrophication: The Limiting-Nutrient Controversy, G.E. Likens (ed.), *Limnol. Oceanogr.*, Special Symposia, I, 157-171.
- Schulz, S. and W. Kaiser (1986): Increasing trends in plankton variables in the Baltic Sea - A further sign of eutrophication?. *Appl. Environ. Microbiol.*, **4** (Supplement), 249-257.
- Smayda, T.J. (1974): Bioassay of the growth potential of the surface water of lower Narragansett Bay over an annual cycle using the diatom *Thalassiosira pseudonana* (oceanic clone, 13-1). *Limnol. Oceanogr.*, **19**, 889-901.
- Smayda, T.J. (1990): Novel and nuisance phytoplankton blooms in the sea: evidence for a global epidemic. *In*: Toxic Marine Phytoplankton, E. Granéli, B. Sundström, L. Edler and D.M. Anderson (ed.), Elsevier Sci. Publish., New York, 29-40.
- Smith, S.V. and M.J. Atkinson (1984): Phosphorus limitation of net production in a confined aquatic ecosystem. *Nature*, **307**, 626-627.
- Sommer, U. (1996): Nutrient competition experiments with periphyton from the Baltic Sea. *Mar. Ecol. - Progr. Ser.*, **140**, 161-167.

- Sörensson, F., K. Pettersson, J.S. Selmer and E. Sahlsten (1989): Flows of nitrogen in a mesocosm experiment in the Baltic Sea. *Mar. Ecol. - Progr. Ser.*, **58**, 77-88.
- Sörensson, F. and E. Sahlsten (1987): Nitrogen dynamics of a cyanobacteria bloom in the Baltic Sea: new versus regenerated production. *Mar. Ecol. - Progr. Ser.*, **37**, 277-284.
- Strickland, J.D.H. and T.R. Parsons (1972): A practical hand-book of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, **167**, 2nd ed., 310 p.
- Tamminen, T. and A. Irmisch (1996): Urea uptake kinetics of an midsummer planktonic community on the SW coast of Finland. *Mar. Ecol. - Progr. Ser.*, **130**, 201-211.
- Tamminen, T., S. Kaitala, K. Kivi and J. Kuparinen (1985): Response of a planktonic brackish water community to single and combined additions of ammonia and phosphate in a factorial mesocosm experiment. *In*, *Marine Biology of Polar regions and Effects of Stress on Marine Organisms* J.S. Gray and M.E. Crispien (ed.), John Wiley & Sons Ltd, 363-378.
- Tenson, J. (1995): Phytoplankton and primary production. *In*, *Ecosystem of the Gulf of Riga between 1920 and 1990* E. Ojaveer (ed.), Estonian Academy Publishers, Tallinn, 104-126.
- Ternetz, C. (1912): Beiträge zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* Klebs. *Jahr. Wiss. Bot.*, **51**, 435-514.
- Tranter, D.J. and B.S. Newell (1963): Enrichment experiments in the Indian Ocean. *Deep-Sea Res.*, **10**, 1-9.
- Tranvik, L.J., E.B. Sherr and B.F. Sherr (1993): Uptake and utilization of "colloidal DOM" by heterotrophic flagellates in seawater. *Mar. Ecol. - Progr. Ser.*, **92**, 301-309.
- Watras, C.J., V.C. Garcon, R.J. Olson, S.W. Chisholm and D.M. Anderson (1985): The effect of zooplankton grazing on estuarine blooms of the toxic dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis*. *J. Plankt. Res.*, **7**, 891-908.
- Wells, M.L., L.M. Mayer and R.R.L. Guillard (1991): Evaluation of iron as a triggering factor for red tide blooms. *Mar. Ecol. - Progr. Ser.*, **69**, 93-102.
- Wetzel, R.G. (1965): Nutritional aspects of algal productivity in marl lakes with particular reference to enrichment bioassays and their interpretation. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, **18**, 137-157.
- Willén T, Kononen K, Horstmann U (1990) *Phytoplankton biomass and species composition*, Baltic Sea Environment Proc document. Baltic marine environment protection commission, Helsinki Commission, N° 35 B (432 p.) 167-
- Wulff, F., G. Aertebjerg, G. Nicolaus, A. Niemi, P. Ciszewski, S. Schulz and W. Kaiser (1986): The changing pelagic ecosystem of the Baltic Sea. *Ophelia*, **4** (Supplement), 299-319.
- Yurkovskis, A., M. Mazmachs and R. Modris (1996): Present state and historical changes of the nutrient system in the Gotland Basin and the Gulf of Riga (Baltic Sea). *In*, *A Comparative Ecological Approach of Coastal Environments and Paralic Ecosystems* O. Guelorget and O. Lefebvre (ed.), 78-81.
- Yurkovskis, A., F. Wulff, L. Rahm, A. Andruzaitis and M. Rodriguez-Medina (1993): A nutrient budget of the gulf of Riga; Baltic Sea. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **37**, 113-127.
- Zettler, E.R., R.J. Olson, B.J. Binder, S.W. Chisholm, S.E. Fitzwater and R.M. Gordon (1996): Iron-enrichment bottle experiments in the equatorial Pacific: responses of individual phytoplankton cells. *Deep-Sea Res.*, **43** (Topical Studies In Oceanography), 1017-1029.

Table 1. List and composition of spike enrichments used to bioassay the nutrient(s) limiting the growth potential of *Microcystis aeruginosa* and *Phaeodactylum tricornutum*; initial nutrient concentrations in the test cultures (equivalent to the enrichments alone)<sup>1</sup> are indicated within parentheses.

---

1	Nothing	12	All - N
2	Nothing	13	All - P
3	Nothing	14	All - P
4	Nothing	15	All - Si
5	Nothing	16	All - Si
6	All	17	All - (Fe-EDTA)
7	All	18	All - (Fe-EDTA)
8	All - N	19	All - vitamin mix (Vit)
9	All - N	20	All - vitamin mix
10	All - N	21	All + metal mix (M)
11	All - N	22	All + metal mix

All = N (50  $\mu$ M) + P (3.4  $\mu$ M) + Si (60  $\mu$ M) + Fe (200nM) + EDTA (1.2  $\mu$ M) + Vit

Metal mix = Co (5 nM) + Mn (100 nM) + Mo (100 nM)

Vitamin mix = biotin (410 pM) + cyanocobalamin (135 pM) + thiamin (150 nM)

---

Table 2. Nutrient concentrations ( $\mu\text{M}$ ) in samples collected at different depths along transects on 1-5 May, 4 June and 3-4 July, as well as samples collected on 19 July at different nearshore stations. SA: transect from Saulkrasti, ME: transect from Melluzi.

Station	Z (m)	S %	NO <sub>3</sub> ( $\mu\text{M}$ )	NO <sub>2</sub> ( $\mu\text{M}$ )	NH <sub>4</sub> ( $\mu\text{M}$ )	Urea ( $\mu\text{M}$ )	DIN ( $\mu\text{M}$ )	PO <sub>4</sub> ( $\mu\text{M}$ )	DIN:P	SiO <sub>3</sub> ( $\mu\text{M}$ )	DIN:Si
Sampling of 1-5 May											
SA-03	0	3.63	35.8	0.7	0.5	3.6	36.9	0.22	167.8	10.1	3.7
SA-10	0	4.16	26.4	0.7	0.3	2.8	27.4	0.26	105.4	9.6	2.9
SA-30	5	3.70	37.5	0.6	1.0	4.3	39.1	0.34	115.1	12.6	3.2
SA-30	30	5.93	14.1	0.2	2.7	5.6	17.0	1.11	15.3	27.4	0.6
ME-10	0	5.38	8.7	0.2	0.6	1.3	9.5	0.45	21.7	2.2	4.3
ME-30	0	3.88	43.4	0.5	0.6	1.6	44.3	0.59	75.0	5.1	8.7
ME-30	10	5.17	4.7	0.7	0.6	1.9	6.0	0.73	8.1	0.4	15.0
ME-30	20	5.58	10.6	0.6	1.1	1.6	12.2	0.82	14.9	7.6	1.6
ME-30	30	6.00	12.5	0.4	1.7	3.3	14.7	1.20	12.3	20.9	0.7
7906	5	1.97	108.3	0.9	2.1	-	111.3	0.75	148.4	4.5	24.7
7910	0	5.42	5.5	0.7	0.2	1.7	6.4	0.33	19.5	3.0	2.1
Sampling of 4 June											
SA-10	0	4.01	5.6	0.5	0.7	0	6.8	0.05	135.4	1.3	5.2
SA-30	0	4.50	1.4	0.2	0.4	3.8	2.0	0.40	49.0	2.2	0.9
SA-30	5	4.95	0.4	0.1	0.4	2.8	0.9	0.03	0.5	1.8	0.5
SA-30	10	5.00	1.1	0.1	0.4	1.9	1.6	0.03	1.0	1.6	1.0
SA-30	30	5.94	11.4	0.2	1.9	7.0	13.4	0.18	103.4	19.5	0.7
Sampling of 3-4 July											
SA-05	0		1.0	0.4	1.0	4.5	2.4	0.23	10.4	3.3	0.7
SA-10	0		0.9	0.3	0.8	4.4	2.0	0.17	11.6	3.2	0.6
SA-20	0		0.7	0.3	1.0	4.2	1.9	0.15	12.8	3.1	0.6
SA-30	2.5		0.6	0.3	1.6	2.4	2.5	0.20	12.4	3.1	0.8
SA-30	5		0.5	0.2	1.7	2.9	2.4	0.15	16.2	2.6	1.0
SA-30	10		0.5	0.1	1.0	3.3	1.6	0.25	6.2	2.0	0.8
Sampling of 19 July											
Dubulti	0	4.14	0.7	0.7	0.4	5.6	2.3	0.38	6.1	6.3	0.4
Jaunkemeri	0	4.57	0.3	0.6	0.4	1.7	1.6	0.23	7.0	3.4	0.5
Lapmezciems	0	2.28	0.7	0.6	0.5	2.9	2.3	0.42	5.4	6.8	0.3
Lielupe	0	3.36	8.1	1.7	0.3	5.5	10.4	1.14	9.1	8.4	1.2
Melluzi	0	3.97	0.9	0.8	0.5	4.1	2.6	0.39	6.5	6.6	0.4
Ragciems	0	4.90	0.3	0.6	0.6	2.1	2.1	0.28	7.5	5.4	0.4

Table 3. Mean relative growth in unenriched seawater expressed as a percentage of that in the best nutrient enrichment, of *Microcystis aeruginosa* and *Phaeodactylum tricorutum* cultured in water sampled from early May to early July 1996 along Saulkrasti and Melluzi transects, and/or water collected nearshore on 19 July at different locations.

	Transect May-July	Sampling of 19 July	
	<i>M. aeruginosa</i>	<i>M. aeruginosa</i>	<i>P. tricorutum</i>
Mean	20.4	6.6	6.7
Standard deviation	16.8	2.8	4.8
N	20	6	6

Table 4. Nutrients limiting the potential biomass of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* and the diatom *Phaeodactylum tricornutum* in seawater sampled in the Gulf of Riga, from early May to 19 July 1996, with indication of respective DIN:PO<sub>4</sub>. Growth : as increase of biomass in best promoting mixtures versus: +++ : 15-20 fold increase or more; ++ : 10-15 fold; + : 5-10 fold.

Station	Depth (m)	Growth	Limiting nutrient			DIN : PO <sub>4</sub>
			1 <sup>st</sup>	2 <sup>nd</sup>	3 <sup>rd</sup>	
1 May - <i>Phaeodactylum tricornutum</i>						
7910	0	+++	P	N		19.5
1 May - <i>Microcystis aeruginosa</i>						
7906	0	+++	Inconclusive			148.4
7910	0	0	Inconclusive			19.5
Transect Melluzi, 1-5 May - <i>Microcystis aeruginosa</i>						
10	0	++	N	P		21.7
30	0	++	P	(N, Fe-EDTA)		75.0
30	10	+++	N	P		8.0
30	20	++	None			14.9
30	30	++	N			12.3
Transect Saulkrasti, 3-4 May - <i>Microcystis aeruginosa</i>						
03	0	+++	(N, Fe-EDTA, P)			167.8
10	0	+++	P	N		105.4
30	5	+++	P	N		115.1
30	30	++	N			15.3
Transect Saulkrasti, 4 June - <i>Microcystis aeruginosa</i>						
10	0	++	N	P		135.4
30	0	+++	N			49.0
30	5	++	(N, P)			0.5
30	10	+	(N, P)			1.0
30	20	++	(N, P)			103.4
Transect Saulkrasti, 3-4 July - <i>Microcystis aeruginosa</i>						
05	0	++	(N, P)			
10	0	++	N	P		
20	0	++	N	P		
30	2.5	++	N	P		
30	5	+	Inconclusive			
30	10	++	N	P		
Nearshore stations, 19 July - <i>Microcystis aeruginosa</i>						
Dubulti	0	+++	N	P		6.1
Jaunkemeri	0	+++	N	P	Vit	7.0
Lapmezciems	0	+++	N	P	Vit	5.4
Lielupe	0	++	N			9.1
Melluzi	0	+++	N	P		6.5
Ragciems	0	0	Inconclusive			7.5
Nearshore stations, 19 July - <i>Phaeodactylum tricornutum</i>						
Dubulti	0	+++	N			6.1
Jaunkemeri	0	+++	N	P	Fe-EDTA	7.0
Lapmezciems	0	+++	N	P		5.4
Lielupe	0	+++	N	P		9.1
Melluzi	0	+++	N	P		6.5
Ragciems	0	+++	N	P		7.5

Table 5. Mean growth (relative to that in unenriched water) when enriched with the following substances: All; All+metals; All except the component marked, in *Microcystis aeruginosa* and *Phaeodactylum tricornutum*. In water sampled from early May to early July 1996 along Saulkrasti and Melluzi transects, and water collected nearshore on 19 July at different locations. Parentheses indicate standard deviation.

Presence of	Absence of	Transects of	Nearshore samples of 19 July	
		May - early July	<i>M. aeruginosa</i>	<i>P. tricornutum</i>
		<i>M. aeruginosa</i>	<i>M. aeruginosa</i>	<i>P. tricornutum</i>
		(N = 21)	(N = 6)	(N = 7)
All		8.1 (2.5)	12.4 (16.7)	35.0 (30.1)
All + metals		7.2 (2.1)	3.8 (02.5)	32.8 (29.0)
	N	2.2 (0.8)	0.2 (00.5)	1.5 (00.7)
	P	3.2 (1.3)	2.2 (03.5)	6.3 (04.8)
	Si	7.7 (2.3)	9.9 (10.9)	34.8 (29.9)
	Fe-EDTA	7.1 (2.1)	8.2 (07.5)	25.6 (25.8)
	Vitamins	8.0 (1.6)	3.3 (02.4)	32.4 (28.2)

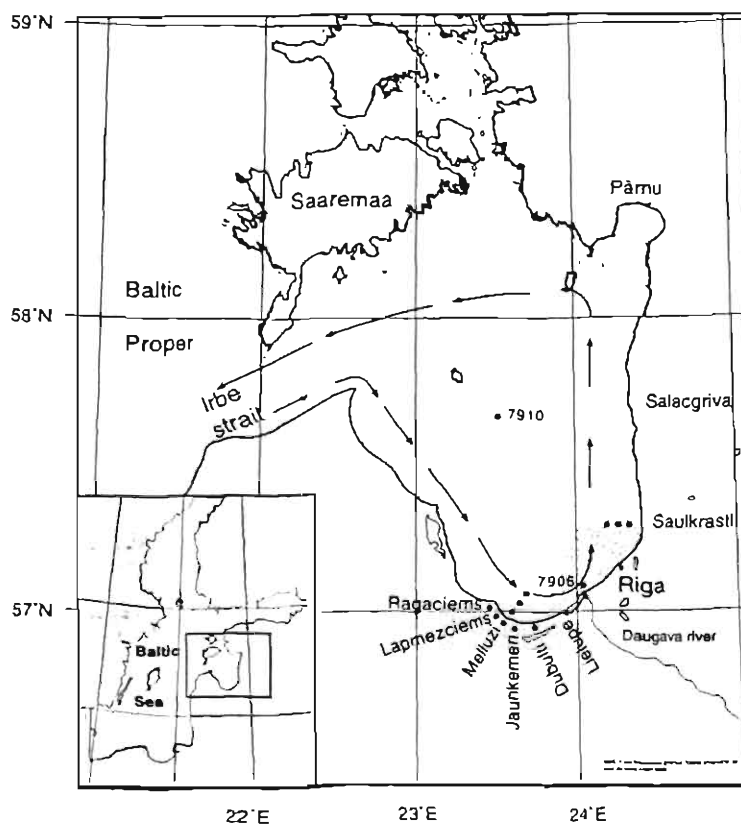


Figure 1. Study area and positions of sampling stations.

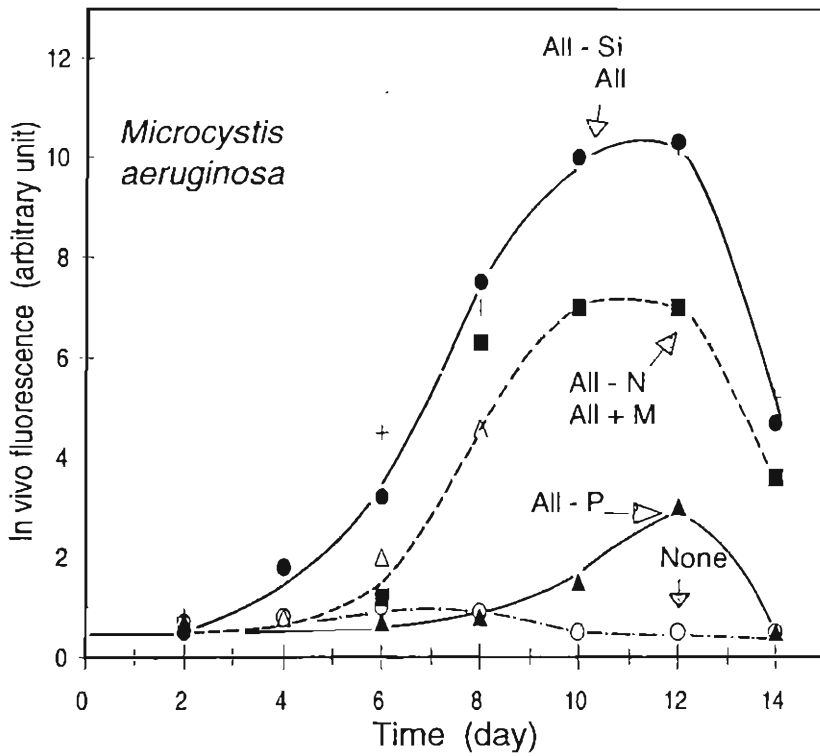


Figure 2. *In vivo* fluorescence (arbitrary units) versus time, in differentially-enriched aliquot cultures of *Microcystis aeruginosa* (to allow the software to draw the figure, few missing data have been replaced by the mean of preceding and following values). Example of sample collected in early May 1996, at surface, at station 30 meters of the Melluzi transect.

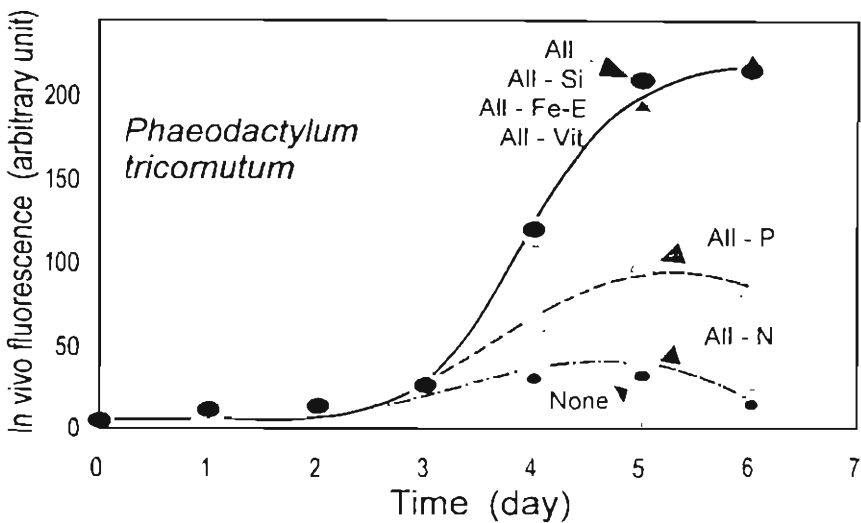


Figure 3. *In vivo* fluorescence (arbitrary units) versus time, in differentially-enriched aliquot cultures of *Phaeodactylum tricornutum* (to allow the software to draw the figure, few missing data have been replaced by the mean of preceding and following values). Example of sample collected on 19 July 1996, at Lielupe station.

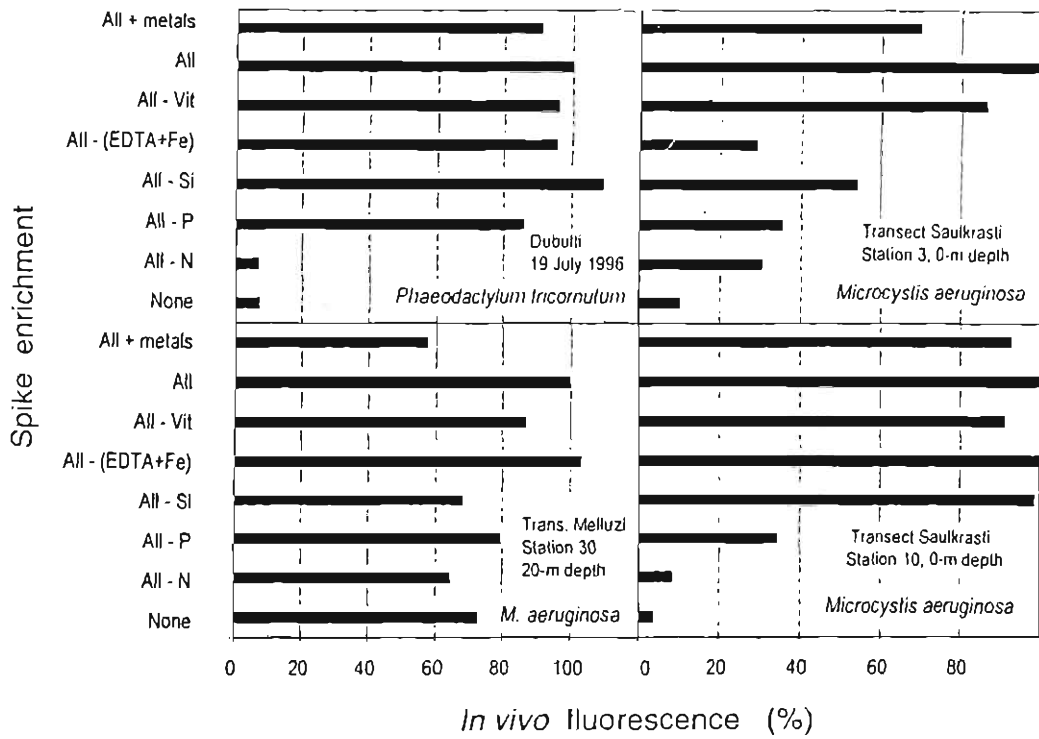


Figure 4. Relative maximum algal biomass (%) versus spike enrichment: typical sets of data used for empirical analysis of nutrient limitation of AGP. *Phaeodactylum tricornutum* (top, left): N only is limiting; *Microcystis aeruginosa*: (top, right): N and Fe-EDTA are equally limiting, P is the third limiting nutrient; (bottom, left): inconclusive data; (bottom, right): N is first limiting, P is the second limiting nutrient.

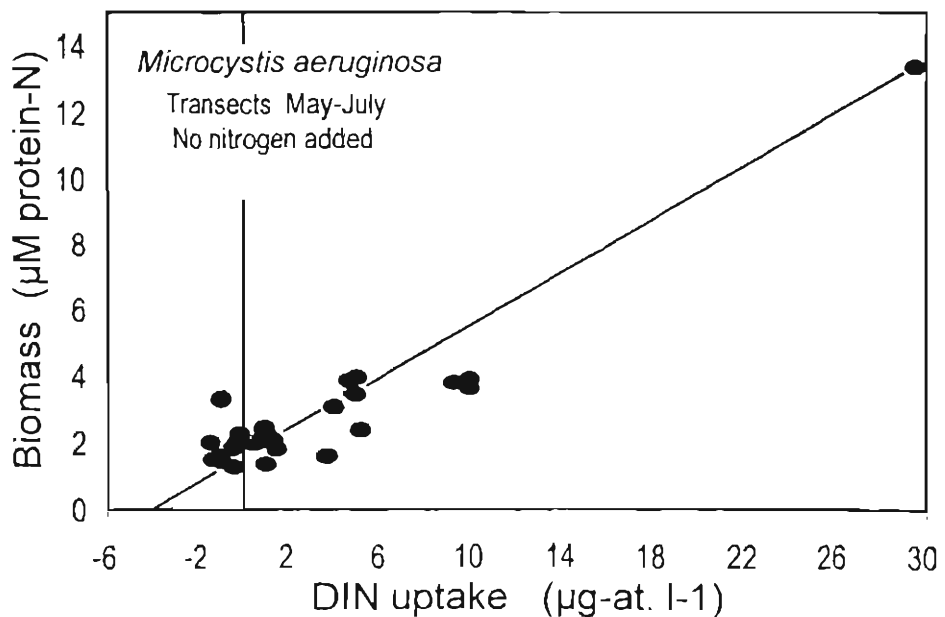


Figure 5. Biomass (protein N) formed versus dissolved inorganic nitrogen taken up by the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* grown in waters collected in the Gulf of Riga, from early May to mid July, and nutrient-enriched with all nutrients but nitrogen.

Nutrient and phytoplankton distribution, dynamics, and limitation during four successional stages

J. Seppälä<sup>a</sup>, T. Tamminen<sup>a</sup>, S. Babichenko<sup>b</sup>, M. Balode<sup>c</sup>, S. Kaitala<sup>d, e</sup>, A. Leeben<sup>b</sup>, L. Poryvkina<sup>b</sup>, T. Saloranta<sup>f</sup>, T. Stipa<sup>f</sup>

<sup>a</sup> Finnish Environment Institute, P.O. Box 140, FIN-00251 Helsinki, Finland

<sup>b</sup> Institute of Ecology, Kevade St. 2, Tallinn, EE-0001, Estonia

<sup>c</sup> Institute of Aquatic Ecology, University of Latvia, Miera 3, LV-2169 Salaspils, Latvia

<sup>d</sup> Department of Limnology, P.O. Box 27, FIN-00014 University of Helsinki, Finland

<sup>e</sup> present address: Department of Ecology and Systematics, P.O. Box 7, FIN-00014 University of Helsinki, Finland

<sup>f</sup> Department of Geophysics, P.O. Box 4, FIN-00014 University of Helsinki, Finland

## Abstract

Dynamics and interactions of nutrients, phytoplankton and the physical environment were examined in the Gulf of Riga during 1993-95. Five cruises covering the entire Gulf were carried out at four seasonal stages of the annual phytoplankton succession. Water column sampling was coupled with laser remote sensing of phytoplankton pigments and nutrient enrichment experiments.

In all seasons, small-scale horizontal structure of phytoplankton, showing modulation with the scale 3.5-5 km, was probably caused by variability of hydrophysical conditions. Basin-wide variability in phytoplankton abundance was well explained by the nutrient distribution. In the end of April 1995, inorganic nutrient concentrations were still high and the abundance of a diatom bloom followed closely the patterns of nutrient-rich less saline water. Phytoplankton biomass did not respond to experimental additions of nutrients and nutrient depletion rates were low. Inorganic N/P ratios suggested potential N limitation in the spring bloom period with the exceptions of southernmost Gulf and Irbe Strait areas. Mid-June in 1994 was characterised by homogenous distribution of algal biomass, and inorganic N and P were practically depleted from the surface layer. Nutrient enrichment experiments and N/P ratios indicated N limitation, except for the SE end of the Gulf. In mid-July 1994, after warming up of the surface layer and formation of secondary thermocline at 3-5 m, an intense bloom of cyanobacteria (*Aphanizomenon flos-aquae*) took place. The abundance of *A. flos-aquae* was related to the common structure of N, P and salinity, as revealed by multivariate analysis, and the bloom was most dense in the southern Gulf. The surface layer showed very low inorganic nutrient concentrations. N/P ratios and nutrient enrichment experiments revealed N limitation over the whole Gulf. In early autumn (1993), the surface layer was effectively mixed down to 30 m, where a very sharp and strong thermocline separated the mixed and bottom layers. Plankton community was characterised by high heterotrophic activities and phytoplankton community dominated by cryptomonads. In the deep mixed layer, especially ammonium concentrations were highly elevated, causing high inorganic N/P ratios indicating potential P limitation, except for the southernmost end directly influenced by River Daugava and the Irbe strait area. The experiments indicated P or co-limitation at the central Gulf and N limitation in the area between northern Gulf and outer Irbe Strait.

Our results suggest that phytoplankton in the Gulf of Riga, earlier considered strictly as P-limited, is at least until late summer period N- or co-limited. It seems also obvious that there exists a spatial tendency in the phytoplankton limitation patterns, generally from more P- or co-limited southern Gulf towards more N-limited northern basin. During the late summer period when mineralization processes in the water column cumulatively liberate especially ammonium, thin mixed layer seems to favour N limitation and deep mixing to favour P limitation, the conditions thus resembling those previously observed in the estuarine eastern Gulf of Finland. It is obvious that episodic mixing events can cause considerable interannual and within-season variability in the production preconditions and nutrient limitation of the late summer planktonic community.

## **Spatial distribution of phytoplankton in the Gulf of Riga during spring and summer stages**

J. Seppala<sup>a)</sup> & M. Balode<sup>b)</sup>

a) Finnish Environment Institute, P.O. Box 140, FIN-00251 Helsinki, Finland

b) Institute of Aquatic Ecology, University of Latvia, Miera 3, LV-2169 Salaspils, Latvia

### **Abstract**

Distribution patterns of chlorophyll a, phytoplankton species and biomass were studied in the Gulf of Riga, one of the most eutrophicated areas of the Baltic Sea. Measurements were carried out during four seasonal stages (spring bloom 1995, early-summer stage 1994, cyanobacterial bloom 1994, and late summer stage 1993). For each stage, common factor analysis was used to simplify the highly correlated patterns of nutrients, salinity, temperature and the depth of mixed layer. Obtained latent variables were used to explain spatial distribution of phytoplankton. Generally, the distribution of phytoplankton variables followed closely the patterns of nutrient rich fresh water. During the spring bloom in 1995, the spatial structures of phytoplankton biomass (4-27 mg/ l) and chlorophyll a (13-50 µg/ l) were well explained by common factor loaded by inorganic N, total N and P, salinity and the depth of mixed layer. The early-summer stage in 1994 was characterized by homogenous distribution of algal biomass and low concentrations of inorganic N and P. At this stage, the decreasing amount of total N and P from southern Gulf of Riga towards northern part of the Gulf was accompanied with the decrease of chlorophyll a concentrations and the increase of relative importance of picoplankton (algae <math><2\text{ }\mu\text{m}</math>). Intense bloom of cyanobacteria (*Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs) took place in 1994 after warming up of the surface layer. The abundance of *A. flos-aquae* was related to the common structure of N, P and fresh water and the bloom was most dense (up to 6.6 mg/ l) in the southern Gulf. At the same time the contribution of picoplankton from total chlorophyll a was high (up to 60 %) in the northern Gulf affected less by the nutrient load. The late summer phase in 1993 was characterized by high heterotrophic activities and the phytoplankton community was dominated by cryptomonads (on the average 50 % of total biomass). At that stage the distribution of phytoplankton was obviously governed by biological interactions and the multivariate methods were not especially successful to explain the spatial distribution of main components of phytoplankton community. Excluding the late summer phase, the statistical methods used in this study revealed well the relationships between phytoplankton variables and nutrient rich fresh water. It is evident that nutrient load from river Daugava is a reason for higher phytoplankton biomass in the southern Gulf of Riga, especially during bloom occasions.

THE USE OF SPECTRAL FLUORESCENCE METHODS TO DETECT CHANGES IN THE  
PHYTOPLANKTON COMMUNITY

Jukka Seppälä<sup>1,3</sup> & Maija Balode<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Tvärminne Zoological Station, University of Helsinki, FIN-10900 Hanko, Finland

<sup>2</sup> Institute of Aquatic Ecology, University of Latvia, Miera 3, LV-2169 Salaspils, Latvia

<sup>3</sup> Present address: Finnish Environment Institute, P.O.Box 140, FIN-00251 Helsinki, Finland

*Key words:* *in vivo* fluorescence, spectrofluorometry, phytoplankton pigments, phytoplankton community structure, Gulf of Riga

## Abstract

*In vivo* fluorescence methods are efficient tools for studying the seasonal and spatial dynamics of phytoplankton. Traditionally the measurements are made using single excitation-emission wavelength combination. During a cruise in the Gulf of Riga (Baltic Sea) we supplemented this technique by measuring the spectral fluorescence signal (SFS) and fixed wavelength fluorescence intensities at the excitation maxima of main accessory pigments. These methods allowed the rapid collection of quantitative fluorescence data and chemotaxonomic diagnostics of the phytoplankton community. The chlorophyll *a*-specific fluorescence intensities ( $R$ ) and the spectral fluorescence fingerprints were analysed together with concentrations of chlorophyll *a* in different algal size-groups, phytoplankton biomass and taxonomic position. The lower level of  $R$  in the southern gulf was related to the higher proportion of cyanobacteria relative to total biomass and the lower abundance of small algae. The phycoerythrin fluorescence signal was obviously due to the large cyanobacteria. The basin-wide shift in the shape of chlorophyll *a* excitation spectra was caused by the variable proportions of differently pigmented cyanobacteria, diatoms and cryptomonads.

## Introduction

A major goal in biological oceanography is to describe and model the variability of phytoplankton biomass, production and community structure in relation to the physical and chemical environment. Sampling and measuring techniques allowing continuous recording of biological data are needed to understand the couplings of biological, chemical and physical processes at different temporal and spatial scales (e.g. Legendre & Demers 1984; Harris 1986). Measuring bio-optical properties of living algae is an efficient tool in high-frequency sensing of the algal community. The *in vivo* fluorescence method presented by Lorenzen (1966) has been widely used to study the distribution of chlorophyll *a* (chl *a*). It is easy to perform and provides high-sensitive on-line information on the distribution of algae. Frequent calibrations are, however, needed against accurate pigment analyses since the fluorescence characteristics of living algae are highly variable. In principle, *in vivo* fluorescence intensity per chl *a* ( $R$ ) is affected by ( *i* ) the spectral intensity of the excitation light, ( *ii* ) the rate of light harvesting by photosystem II (PSII), ( *iii* ) the energy transfer efficiencies of the photosystems and ( *iv* ) the quantum yield of fluorescence (Falkowski & Kiefer 1985; Owens 1991). In studies of algal cultures or natural phytoplankton communities the variability of  $R$  has been interpreted as a function of algal cell size, nutrient status, state of the photosystems, photoacclimation and taxonomic position (Kiefer 1973; Loftus & Seliger 1975; Harris 1980; Alpine & Cloern 1985; Mitchell & Kiefer 1988b; Strass 1990; Althuis *et al.* 1994; Guo & Dunstan 1995).

The *in vivo* fluorescence emission of chl *a* (maximum at 682 nm) arises from PSII. The light harvesting pigments in PSII are to some extent class-specific; thus there are differences in the shapes of excitation spectra of the major phytoplankton classes (Yentsch & Yentsch 1979). For all algae, light can be absorbed by chl *a* itself (maximum at 438 nm); for chlorophytes also by chl *b* (480 nm) and for chromophytes by chl *c* (460–470 nm) and carotenoids (490–560 nm), affecting the fluorescence excitation specimen. The pigment-system of cyanobacteria differs from that of eukaryotes (Bryant 1986) in exhibiting only weak fluorescence from chl *a*; cyanobacteria, however, contain phycobilins that fluoresce at specific wavelengths. Emission maxima for phycoerythrin and phycocyanin are at about 570 and 650 nm, respectively. The cryptophytes also have phycobilins and

are characterised by both phycobilin and chl *a* fluorescence. (Prézelin 1981; Anderson & Barrett 1986)

Use of the spectral fluorescence signal (SFS) to detect the algal community structure was first proposed by Yentsch & Yentsch (1979). Since then, SFS methods have been used in several studies of algal monocultures seeking to establish the effects of light and nutrient stress on algal pigmentation (e.g. Cleveland & Perry 1987; SooHoo *et al.* 1986; Mitchell & Kiefer 1988a; Sakshaug *et al.* 1991) or in the characterisation of the natural algal community structure (e.g. Yentsch & Phinney 1985; Oldham *et al.* 1985; Cowles *et al.* 1993; Poryvkina *et al.* 1994). For a given species, the SFS is not stable - although the variable fluorescence can be partly suppressed by treating phytoplankton cells with DCMU (Johnsen & Sakshaug 1993) - and automated analyses of algal community structure are thus difficult to obtain. SFS measurements are, however, very sensitive for tracking the distribution of fluorescence attributable to class-specific accessory pigments, thus yield chemotaxonomic information on the phytoplankton community.

To assess the capability of SFS methods to detect changes in the phytoplankton community structure, we made several different types of fluorescence measurements in the Gulf of Riga (Baltic Sea). The gulf is semi-enclosed and exhibits a strong horizontal gradient of salinity caused by the large inputs of fresh water and low level of water exchange with the Baltic Proper. Riverine nutrient inputs have caused heavy eutrophication of the southern and central parts of the gulf in recent decades (Yurkovskis *et al.* 1993; Balode 1994; Kostrichkina *et al.* 1994; Andrushaitis *et al.* 1995). During our cruise the weather was sunny and the sea calm, leading to strong thermal stratification, cyanobacterial blooms and a subsurface chl *a* maximum. Different phytoplankton communities were detected along the north-south gradient.

## **Material and methods**

*In vivo* fluorescence measurements were performed at 18 fixed stations in the Gulf of Riga during the cruise of R/V Marina on 10-13 July 1994 (Fig. 1). Water samples were collected at 0, 2.5, 5, 7.5, 10,

15, 20 and 30 m using 5-l Niskin bottles. Integrated surface samples (SURF) were obtained by mixing equal sample volumes from 0-10 m. Size-fractionation of the SURF samples was carried out by reverse filtration, using either a 10- $\mu\text{m}$  nylon screen or a 2- $\mu\text{m}$  Nuclepore filter. Samples were processed immediately on board. At the time of sampling, vertical profiling was conducted using a CTD equipped with a chlorophyll fluorometer (Aquapack, Chelsea Instruments). Vertical profiles of the light (PAR) attenuation were measured with a submersible quantum meter (Li-Cor, cosine collector).

The chl *a* content of vertical and fractionated samples was measured by filtering 100-ml aliquots onto Whatman GF/F filters, which were subsequently extracted with 96% ethanol for 24 h at room temperature. Chl *a* was measured with a spectrofluorometer (Shimadzu RF-5001) calibrated using chl *a* standard (Sigma) and an extinction coefficient of 83.4 l g<sup>-1</sup> cm<sup>-1</sup> (Wintermans & De Mots 1965). The phytoplankton community structure was analysed in Lugol-fixed SURF samples using an inverted microscope (Diavert) according to Utermöhl (1958). Biomass (wet weight) transformations to cell volume and carbon content were made following the recommendations of the Baltic Marine Biologists (Edler 1979). Total nitrogen and phosphorous concentrations were measured from the SURF samples.

#### *Fluorescence measurements*

The water samples were maintained in darkness for 1–4 h before fluorescence analysis. *In vivo* spectral fluorescence measurements were made in the onboard laboratory using a PC-controlled spectrofluorometer (Shimadzu RF-5001). Two-dimensional SFSs (2-D SFS) were measured as described by Poryvkina *et al.* (1994). This technique yields excitation–emission matrices that include all the wavelength combinations at which phytoplankton pigments are capable of fluorescing (see Table 1). Such a matrix also yields signals from DOM and Raman scattering. To obtain more detailed information on the spectral fluorescence of chl *a*, the excitation spectra (emission of 682 nm) recorded (1-D SFS). Three replicate excitation spectra were measured, of which the average spectrum was used in later analyses. To remove the fluorescence signal of DOM and Raman

scattering, aliquots of the samples were filtered through the Whatman GF/F filters and the fluorescence spectra of the filtrate were subtracted from the sample spectra. Quantum correction of SFSs was made using the dye Basic Blue 3 (Kopf & Heinze 1984).

The measurement of 2-D SFS and 1-D SFS took 30 and 3 min, respectively, and were carried out on SURF samples only. For rapid assessment of the vertical variation in fluorescence characteristics, the *in vivo* fluorescence of all samples was measured at five selected wavelength combinations using an inbuilt program and an automatic sample changer (Table 1).

## Results

### *Basin-wide patterns of hydrochemistry and algal taxonomy*

The north-south gradients of surface salinity and nutrient concentrations (Fig. 2a, c, d) resemble well those presented earlier for the Gulf of Riga (Yurkovskis *et al.* 1993). The concentrations of total nutrients increased by about 75% from the Baltic Proper to the most eutrophicated areas in the southern gulf. The elemental N/P ratio did not vary significantly in the study area (data not shown). During our cruise, the horizontal variation in chl *a* (Fig. 3a) was similar to the variation in the concentration of total phosphorous ( $r = 0.91$ ).

Strong thermal stratification was established shortly before and during our cruise (Fig. 4) (Seppälä, unpubl.). The calm conditions allowed of a subsurface chl *a* maximum to form at 5-10 m depth at all stations; chl *a* concentrations were two to three times higher than at the surface. This was also evident in the fluorescence profiles (Fig. 4).

In the Baltic Proper (station 1, Fig. 1), the phytoplankton community was dominated by picoplankton ( $< 2 \mu\text{m}$ ) as revealed by chl *a* results (Fig. 3b) and characterised by the low biomass of nano- and microphytoplankton ( $32 \text{ mg C m}^{-3}$ ). Cryptomonads and diatoms contributed 59% and 36%, respectively, to the total nano- and microphytoplankton biomass (Fig. 5). The proportion of

picoplankton decreased with increasing algal biomass towards the inner and, especially, the southern gulf (Figs 3b and 5). In the southern part, picoplankton contributed only 17-25% of chl *a*, whereas filamentous cyanobacteria - mainly *Aphanizomenon flos-aquae* and *Nodularia spumigena* - contributed up to 90% of the total nano- and microphytoplankton biomass. The northern part of the gulf exhibited a more diverse phytoplankton community, with pronounced abundances of cryptophytes and diatoms (Fig 5). The Shannon index for biomass in the northern gulf was 2.5 on average, but in central and southern parts, where intensive blooms of cyanobacteria were observed, only 1.4.

### *Fluorescence measurements*

The 2-D SFS were characterised by a strong phycoerythrin signal at an excitation wavelength of 560 nm and an emission wavelength of 570 nm (F570) (Fig 6). The excitation at 560 nm also produced a wide secondary emission peak centred at 650 nm, possibly as a result of energy transfer from phycoerythrin to phycocyanin. No peak for direct excitation of phycocyanin at longer wavelengths (around 630 nm) was, however, observed. The emission line of chl *a* at 682 nm is also detectable in 2-D SFSs, but is even more distinct in excitation spectra, i.e. 1-D SFSs (Fig. 7). After correcting for DOM and dividing by the corresponding chl *a* concentration, all 1-D SFSs were quite similar in shape and magnitude. The distinct peaks at 438 (F438) and 570 nm can be attributed to excitation by chl *a* and phycoerythrin, respectively. The 2-D SFSs obviously indicate that the phycoerythrin peak does not represent emission from chl *a*. The excitation reflecting the accessory chlorophylls and carotenoids is responsible for the shoulders at around 460-520 nm. The DOM signal (lower left corner at 2-D SFSs in Fig. 6) at shorter emission wavelengths (< 600 nm) was distinct for southern stations influenced by the gelbstoff load from the river Daugava

The fluorescence intensity had a tendency to rise towards the southern gulf, irrespective of either method or wavelength, thus corresponding to the distribution of chl *a* or carbon biomass (Fig. 8, Figs 3a and 5a). The CTD fluorometer profiles or the direct excitation of chl *a* (F438) by SFS methods correlated well with extracted chl *a* ( $r=0.87$  and  $0.79$ , respectively). For both types of measurements,

however, the variability of  $R$  showed clear spatial patterns (Fig. 8b). The distribution was similar to that of the ratio of excitation of chl *a* directly to the excitation reflecting accessory chlorophylls and carotenoids (F438/F470) (Fig. 8d).

The vertical samples revealed strong variability of  $R$ ; on the surface it was about half that at 5-10 m depth. Similar patterns were recorded at all times of the day, from both *in situ* of CTD-fluorometer profiles and dark-adapted samples (Fig. 9). Some indication of the diel vertical changes in SFSs was obtained. In the area where cyanobacterial blooms occurred, the ratio of phycoerythrin fluorescence (F570) to chl *a* fluorescence (F438) exhibited a maximum at midnight on the surface. This maximum moved gradually deeper during the morning (Fig. 10). The measurements were not made at the same station (stations 13-16); however, in areas of similar phytoplankton species composition. The ratios of other wavelength combinations failed to show any general patterns.

## Discussion

### *Chl a specific fluorescence, R*

*In vivo* fluorescence is a semiquantitative indicator of the chl *a* content of water, and usually the fluorescence profiles presented have been calibrated against pigment analyses. Linear regression - setting  $R$  as a constant - is the easiest way to calibrate fluorescence profiles. Such calibrations yield good results if samples are collected in a wide range of concentrations.  $R$  is in reality, however, a variable and it responds, for instance, to phytoplankton species composition, sometimes with detectable spatial and temporal patterns (Loftus & Seliger 1975; Owens 1991). The cause of the variability of  $R$  is complex - even where single species are concerned - due to the physiology of and physical processes in algal cells (Mitchell & Kiefer 1988a; Owens 1991). Hence, the only practical approach is to study statistically the relationship of  $R$  to environmental variables such as ambient irradiance, mixing depth, nitrogen availability, species composition and phytoplankton size spectra.

Correlation analysis (not shown) of these variables indicates that the distribution pattern obtained for  $R$  during our cruise was mainly due to changes in the phytoplankton community structure. Most significantly, the southward decrease in  $R$  was related to the increase in the proportion of filamentous cyanobacteria relative to total phytoplankton biomass (% of total nano- and microphytoplankton), the increase in phycoerythrin fluorescence and the decrease in small algae (as % of chl  $a$  in  $< 10 \mu\text{m}$  fraction) with correlation coefficients of -0.52, -0.77 and 0.84 (Fig. 11) respectively ( $n=18$ ). It is well established that  $R$  is much lower (about 10 times using our optical setup, unpubl.) for cyanobacteria than for eukaryotes because most of the chl  $a$  is connected to photosystem I, which does not fluoresce at normal temperature (Vincent 1983; Bryant 1986; Johnsen & Sakshaug 1996). Furthermore, for small algae - or generally algae with a small package effect - the chl  $a$ -specific absorption is higher, and thus fluorescence, too, is likely to be higher (assuming a fairly constant ratio of fluorescence to absorption). Theoretical studies of Kirk (1983) indicate that the package effect is a relatively linear function of size for similarly pigmented spherical small cells ( $0-20 \mu\text{m}$ ). Though the dynamic nature of algal pigmentation and fluorescence yield will cause large deviations from linearity of  $R$  and cell size, it was evident that such a relation existed during our study (see Fig. 11). Similarly Alpine & Cloern (1985) found that the  $R$  was highest in the smallest phytoplankton size-class they examined. Yet opposite relation was found for the open ocean phytoplankton (Guo & Dunstan 1995). They suggested that in estuarine and coastal areas the packaging effect has more important role in determining  $R$  than photosynthetic quantum efficiency but the latter being more important in the oligotrophic oceanic waters.

Photoinhibition is a possible cause for the decreasing *in vivo* chl  $a$  fluorescence (e.g. Falkowski & Kiefer 1985). Despite the sunny weather during our cruise (up to  $1800 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), no statistical differences in  $R$  were recorded for daytime and night-time samples. If photoinhibition occurs in surface samples it is probably recovered during the dark-adaptation period (see Harris 1980). Depth-dependent differences in  $R$  were observed at all stations, but taking into account the high light attenuation coefficient of the water ( $k_d = 0.45 - 0.75 \text{ m}^{-1}$ ) and the weak mixing of the surface layer, these could hardly have been caused by photoinhibition. During the night, the fluorescence properties of the mixed layer should be similar at all depths. The vertical structure of  $R$  may have been due to

the different proportions of cyanobacteria at different depths (see below), or the fluorescence yield may have increased because of the lower utilization efficiency of light for photosynthesis.

### *Spectral fluorescence*

Phycoerythrin fluorescence (F570) originates from cyanobacteria or cryptophytes. We assume that the observed phycoerythrin signal did not derive mainly from the picoplanktonic cyanobacteria (*Synechococcus*-type) cells, because there was no gradient in picoplankton biomass such as in F570 (Fig. 8c). The F570 signal was rather related to algae > 10  $\mu\text{m}$  ( $r = 0.70$ ). The pigmentation of picocyanobacteria in the Gulf of Riga has not, however, been studied. There may be a southward shift from phycocyanin to phycoerythrin-dominated strains in the gulf, although phycoerythrin is usually the major phycobilin in oceanic, and phycocyanin in coastal *Synechococcus*-strains (Waterbury *et al.* 1986). The F570 signal was strongest at the southern stations, where filamentous cyanobacteria dominated and cryptomonads were almost entirely lacking. In the north, where the cryptomonads were more abundant, F570 was low. We therefore suggest that the phycoerythrin signal was mainly due to the large cyanobacteria (Fig. 12). The multiple emission peak of phycoerythrin has previously been related to the cryptomonad phycoerythrin Cr-PE<sub>545</sub> (Rowan 1989; Poryvkina *et al.* 1994), although such a spectral shape also seems to be normal for cyanobacteria (e.g. Vincent 1983). We did not detect a fluorescence peak of phycocyanin using 2-D SFSs. As also noted by Poryvkina *et al.* (1994), this could be due to the lower production of this pigment in cells grown in strong light.

As for fluorescence and chl *a*, one cannot expect a constant ratio of phycoerythrin concentration to its fluorescence. The pigment-specific variability of phycoerythrin has been poorly studied because quantitative analyses are difficult to perform (Wyman 1992). It may be possible to monitor cyanobacteria by phycobilin fluorescence (e.g. Watras & Baker 1988). Much more information is needed, however, on the variability of this pigment, and its causes in natural waters, especially during periods of cyanobacterial bloom.

Where diatoms and cryptomonads were relatively more abundant, the excitation of chl *a* through transfer of excitons from accessory chlorophylls and carotenoids was higher than in areas of cyanobacterial domination (Fig. 8d). Thus the shape of spectra indicates the relative importance of accessory pigments for light harvesting. Yentsh & Phinney (1985) suggested using the CAP ratio as an index for certain phytoplankton groups. This ratio, which is the ratio of chl *a* fluorescence excited at 438 nm to that of carotenoids at 530 nm, could be misleading in cases such as those discussed here since it does not take phycoerythrin-induced fluorescence in green light into account. Such a ratio should therefore be used with great caution unless the overall fluorescence properties of the samples are known. It might be advantageous to combine the measurements of some fixed wavelengths with more detailed spectral analyses, as with the 2-D SFS method used here.

The only evidence of a systematic vertical change in algal pigmentation was in the ratio of phycoerythrin to chl *a* fluorescence ( $F_{570}/F_{438}$ ) obtained in the southern part of the gulf. This pattern may have been caused by the active vertical migration of cyanobacteria. No major differences were found in the fluorescence properties of surface and deep populations.

In conclusion, the *in vivo* fluorescence patterns observed in the Gulf of Riga were closely related to general features of the phytoplankton community. The higher proportion of filamentous cyanobacteria and lower abundance of eukaryotes and picoplankton in the southern gulf were accompanied by 1) lower chl *a*-specific fluorescence ( $R$ ), 2) higher phycoerythrin fluorescence and 3) a shift in the shape of chl *a* fluorescence excitation spectra. Spectral fluorescence signals of other algal groups were masked by signals from the cyanobacterial biomass.

Determining *in vivo* spectral fluorescence is a recent and sophisticated way of making non-manipulating measurements of the algal community. The approach has considerable potential in the field of unattended monitoring of phytoplankton, especially in combination with conventional methods of pigment analysis and phytoplankton microscopy. The responses of bio-optical parameters, e.g. spectral fluorescence, of the algae to fluctuating natural light and nutrient regimes are, however, not yet fully understood. To interpret field data, laboratory studies need to be performed.

## Acknowledgements

First and foremost we thank Dr T. Tamminen, E. Salminen, M. Sjöblom and T. Saloranta for participating in the cruise, providing the nutrient results, performing the size-fractionation and helping with sampling and CTD casting. The study was inspired by discussions with Drs S. Kaitala, S. Babichenko, L. Poryvkina and A. Leeben. The great spirit of the crew of R/V Marina is warmly acknowledged, as well as the comments of two anonymous reviewer and the language check by Mrs. G. Häkli. This study is a contribution of the projects 'Pelagic Eutrophication and Sedimentation in the Gulf of Riga' financed by Nordic Council of Ministers and 'PELAG III' (Nitrogen Discharge, Pelagic Nutrient Cycles, and Eutrophication of the Coastal Environment of the Northern Baltic Sea).

## References

- Alpine, A. E. & J. E. Cloern, 1985. Differences in *in vivo* fluorescence yield between three phytoplankton size classes. *J. Plankton Res.* 7: 381-390.
- Althuis, IJ. A., W. W. C. Gieskes, L. Villerius & F. Colijn, 1994. Interpretation of fluorometric chlorophyll registrations with algal pigment analysis along a ferry transect in the southern North Sea. *Neth. J. Sea Res.* 33: 37-46.
- Anderson, J. M. & J. Barrett, 1986. Light-harvesting pigment-protein complexes of algae. In L. A. Staehelin & C. J. Arntzen (eds), *Photosynthesis III. Encl. Plant Phys.* Springer-Verlag, Berlin, 19: 269-285.
- Andrushaitis, A., Z. Seisuma, M. Legzdina, & E. Lensh, 1995. River load of the eutrophying substances and heavy metals into the Gulf of Riga. In E. Ojaver (ed.), *Ecosystem of the Gulf of Riga between 1920 and 1990*. Estonian Academy Publishers, Tallin, 32-40.
- Balode, M. 1994. Long-term changes of summer-autumn phytoplankton communities in the Gulf of Riga. In O. Guelorget & Lefebvre, A. (eds), *Baltic Sea and Mediterranean Sea. A comparative ecological approach of coastal environments and paralic ecosystems*. Montpellier: 96-99.

- Bryant, D. A., 1986. The cyanobacterial photosynthetic apparatus: Comparison to those of higher plants and photosynthetic bacteria. In T. Platt & W. K. W. Li (eds), *Photosynthetic picoplankton*. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. 214: 423-500.
- Cleveland, J. S. & M. J. Perry, 1987. Quantum yield, relative specific absorption and fluorescence in nitrogen-limited *Chaetoceros gracilis*. *Mar. Biol.* 94: 489-497.
- Cowles, T. J., R. A. Desiderio & S. Neuer, 1993. *In situ* characterization of phytoplankton from vertical profiles of fluorescence emission spectra. *Mar. Biol.* 115: 217-222.
- Edler, L. (ed.), 1979. Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. BMB Publ. 5: 38 pp.
- Falkowski, P. & D. A. Kiefer, 1985. Chlorophyll *a* fluorescence in phytoplankton: relationship to photosynthesis and biomass. *J. Plankton Res.* 7: 715-731.
- Guo, C. & W. M. Dunstan, 1995. Depth-dependent changes in chlorophyll fluorescence number at a Sargasso Sea station. *Mar. Biol.* 122: 333-339.
- Harris, G. P., 1980. The relationship between chlorophyll *a* fluorescence, diffuse attenuation changes and photosynthesis in natural phytoplankton populations. *J. Plankton Res.* 2: 109-127.
- Harris, G. P., 1986. *Phytoplankton ecology. Structure, function and fluctuation*. Chapman and Hall, London, 384 pp.
- Johnsen, G. & E. Sakshaug, 1993. Bio-optical characteristics and photoadaptive responses in the toxic and bloom-forming dinoflagellates *Gyrodinium aureolum*, *Gymnodinium galatheanum*, and two strains of *Prorocentrum minimum*. *J. Phycol.* 29: 627-642.
- Johnsen, G. & E. Sakshaug, 1996. Light harvesting in bloom-forming marine phytoplankton: species-specificity and photoacclimation. In F. L. Figueroa, C. Jimenez, J. L. Pèrez-Llorèns & F. X. Niell (eds), *Underwater light and algal photobiology*. *Sci. Mar.* 60: 47-56.
- Kiefer, D. A., 1973. Chlorophyll *a* fluorescence in marine centric diatoms: responses of chloroplasts to light and nutrient stress. *Mar. Biol.* 23: 39-46.
- Kirk, J. O. T. 1983. *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, 401 pp.
- Kopf, U. & J. Heinze, 1984. 2,7-Bis(diethylamino)phenazoxonium chloride as a quantum counter for emission measurements between 240-700 nm. *Anal. Chem.* 56: 1931-1935.

- Kostrichkina, E., B. Kalveka, B. Jansone & A. Ikauniece-Grunde, 1994. Planktonic communities in the conditions of eutrophication of the Gulf of Riga. In O. Guelorget & Lefebvre, A. (eds), Baltic Sea and Mediterranean Sea. A comparative ecological approach of coastal environments and paralic ecosystems. Montpellier: 110-115.
- Legendre, L. & S. Demers, 1984. Towards dynamic biological oceanography and limnology. Can. J. Fish. aquat. Sci. 41: 2-19.
- Loftus, M. E. & H. H. Seliger, 1975. Some limitations of the *in vivo* fluorescence technique. Chesapeake Sci. 16: 79-92.
- Lorenzen, C. J., 1966. A method for continuous measurement of *in vivo* chlorophyll concentration. Deep Sea Res. 13: 223-227.
- Mitchell, B. G. & D. A. Kiefer, 1988a. Chlorophyll *a* specific absorption and fluorescence excitation spectra for light limited phytoplankton. Deep Sea Res. 35: 639-663.
- Mitchell, B. G. & D. A. Kiefer, 1988b. Variability in pigment specific particulate fluorescence and absorption spectra in the northeastern Pacific Ocean. Deep Sea Res. 35: 665-689.
- Oldham, P. B., E. J. Zillioux & I. M. Warner, 1985. Spectral "fingerprinting" of phytoplankton populations by two-dimensional fluorescence and fourier-transform-based pattern recognition. J. mar. Res. 43: 893-906
- Owens, T. G., 1991. Energy transformation and fluorescence in photosynthesis. NATO ASI Series G27: 101-137.
- Poryvkina, L., S. Babichenko, S. Kaitala, H. Kuosa & A. Shalapjonok, 1994. Spectral fluorescence signature in the characterization of phytoplankton community composition. J. Plankton Res. 16: 1315-1327.
- Prézelin, B. B., 1981. Light reactions in photosynthesis. In T. Platt (ed.), Physiological bases of phytoplankton ecology. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. 210: 1-43.
- Rowan, K. S., 1989. Photosynthetic pigments of algae. Cambridge University Press, Cambridge. 334 pp.
- Sakshaug, E., G. Johnsen, K. Andresen & M. Vernet, 1991. Modeling of light-dependent algal photosynthesis and growth: experiments with Barents Sea diatoms *Thalassiosira nordenskiöldii* and *Chaetoceros furcellatus*. Deep Sea Res. 38: 415-430.

- SooHoo, J. B., D. A. Kiefer, D. J. Collins & I. S. McDermid, 1986. *In vivo* fluorescence excitation and absorption spectra of marine phytoplankton: I. Taxonomic characteristics and responses to photoadaptation. *J. Plankton Res.* 8: 197-214.
- Strass, V., 1990. On the calibration of large-scale fluorometric chlorophyll measurements from towed undulating vehicles. *Deep Sea Res.* 37: 525-540.
- Utermöhl, H., 1958. Zur vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitt.int. Verein. theor. angew. Limnol.*, 9: 1-38.
- Vincent, W. F., 1983. Fluorescence properties of the freshwater phytoplankton: three algal classes compared. *Br. phycol. J.* 18: 5-21.
- Waterbury, J. B., S. W. Watson, F. W. Valois & D. G. Franks, 1986. Biological and ecological characterization of the marine unicellular cyanobacterium *Synechococcus*. In T. Platt & W. K. W. Li (eds), *Photosynthetic picoplankton*. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* 214: 71-120.
- Watras, C. J. & A. L. Baker, 1988. Detection of planktonic cyanobacteria by tandem *in vivo* fluorometry. *Hydrobiologia* 169: 77-84.
- Wintermans, J. F. G. H. & A. De Mots, 1965. Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their phaeophytins in ethanol. *Biochem. Biophys. Acta* 109: 448-453.
- Wyman, M., 1992. An *in vivo* method for the estimation of phycoerythrin concentrations in marine cyanobacteria (*Synechococcus* spp.). *Limnol. Oceanogr.* 37: 1300-1306.
- Yentsch, C. S. & D. A. Phinney, 1985. Spectral fluorescence: an ataxonomic tool for studying the structure of phytoplankton populations. *J. Plankton Res.* 7: 617-632.
- Yentsch, C. S. & C. M. Yentsch, 1979. Fluorescence spectral signatures: The characterization of phytoplankton populations by the use of excitation and emission spectra. *J. Mar. Res.* 37: 471-483.
- Yurkovskis, A., F. Wulff, L. Rahm, A. Andrushaitis & M. Rodriguez-Medina, 1993. A nutrient budget of the Gulf of Riga, Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Sci.* 37: 113-127.

Table 1. Settings of spectrofluorometer (Shimadzu RF-5001) for detection of *in vivo* fluorescence of phytoplankton pigments with the two-dimensional spectral fluorescence (2-D SFS), one-dimensional spectral fluorescence (1-D SFS) and at several fixed wavelengths.

Method	Excitation wavelength nm (slit width)	Emission wavelength nm (slit width)	Light harvesting pigments monitored
2-D SFS			chl's a, b, c,
1st spectra	400 (3)	420-700 (5)	carotenoids and
2nd spectra	410 (3)	430-710 (5)	phycobilins
3rd spectra	420 (3)	440-720 (5)	
—	step of 10 nm	step of 10 nm	
25th spectra	640 (3)	660-940 (5)	
1-D SFS	400-660 (3)	682 (10)	chl's a, b, c and carotenoids
Fixed wavelengths			
1.	438 (3)	682 (5)	chl a
2.	480 (3)	682 (5)	chl's b and c
3.	520 (3)	682 (5)	carotenoids
4.	560 (3)	580 (5)	phycoerythrin
5.	630 (3)	650 (5)	phycocyanin

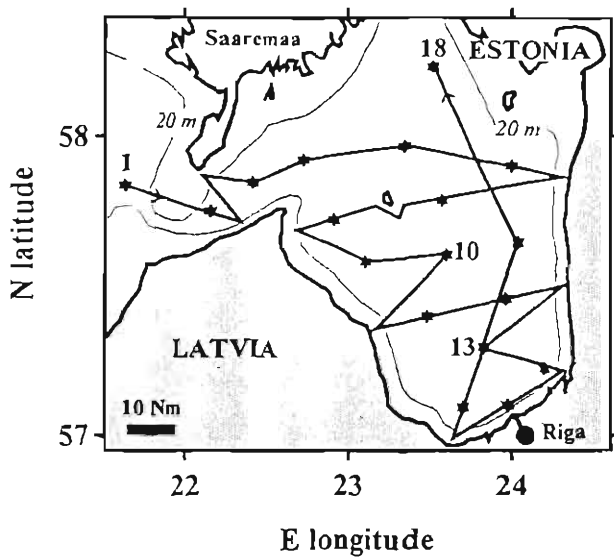


Figure 1. The route (continuous line) taken by R/V Marina during 10.-13.7. 1994 and sampling stations (asterisks) in the Gulf of Riga. The index number is shown for some stations.

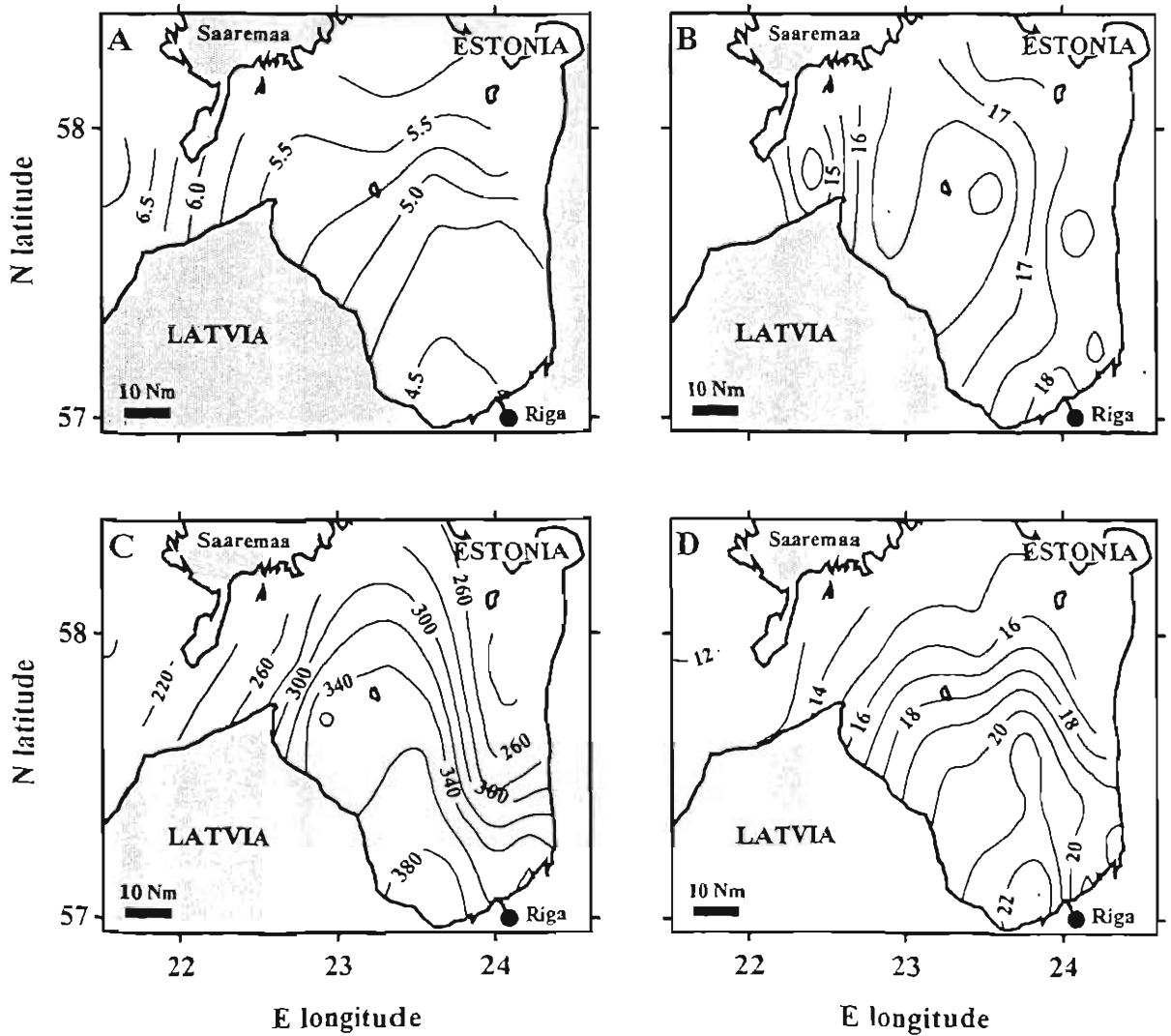


Figure 2. Surface (0-10 m) distribution patterns of a) salinity (PSU) and b) temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ) averaged from the CTD data, and of c) total nitrogen ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) and d) total phosphorous ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) from integrated SURF samples.

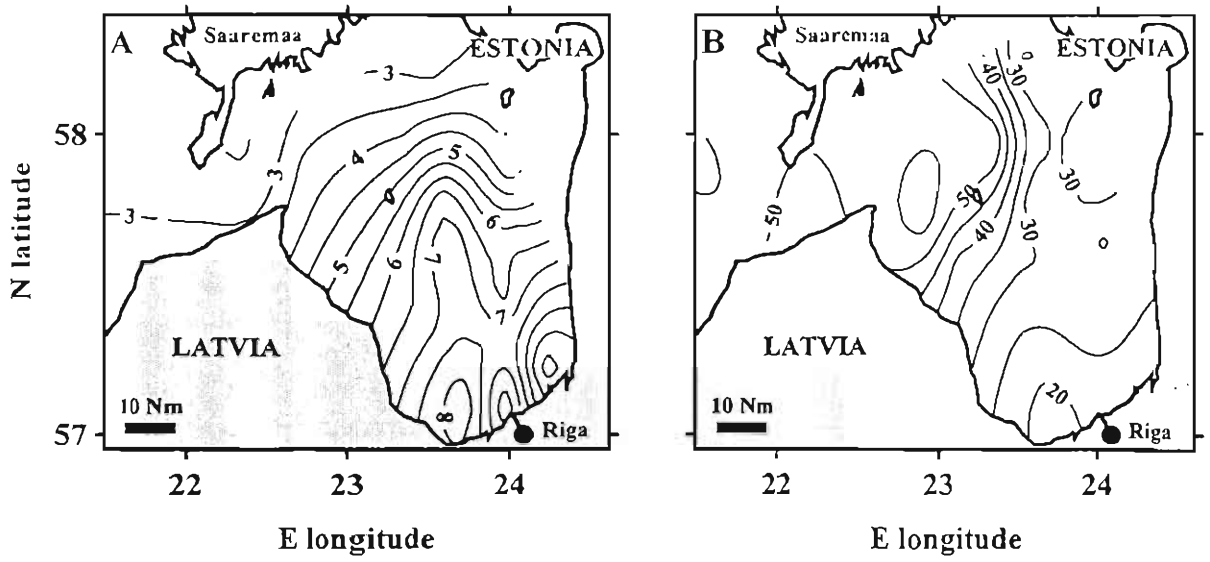


Figure 3. Surface (0-10m) distribution patterns of a) chl a ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) and b) proportion (%) of chl a in size-fraction  $< 2 \mu\text{m}$ .

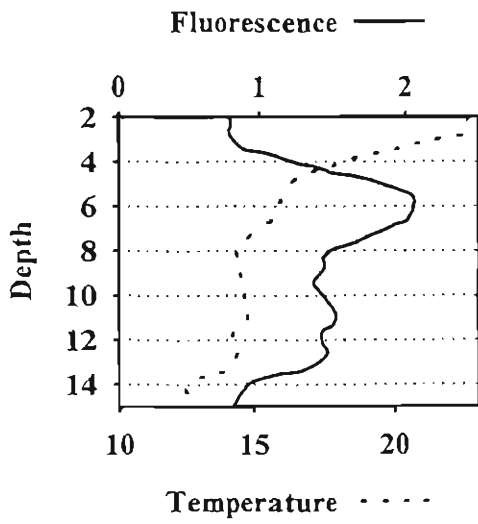


Figure 4. Temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ) and chlorophyll fluorescence (relative units) profiles from station 13 as measured by CTD.

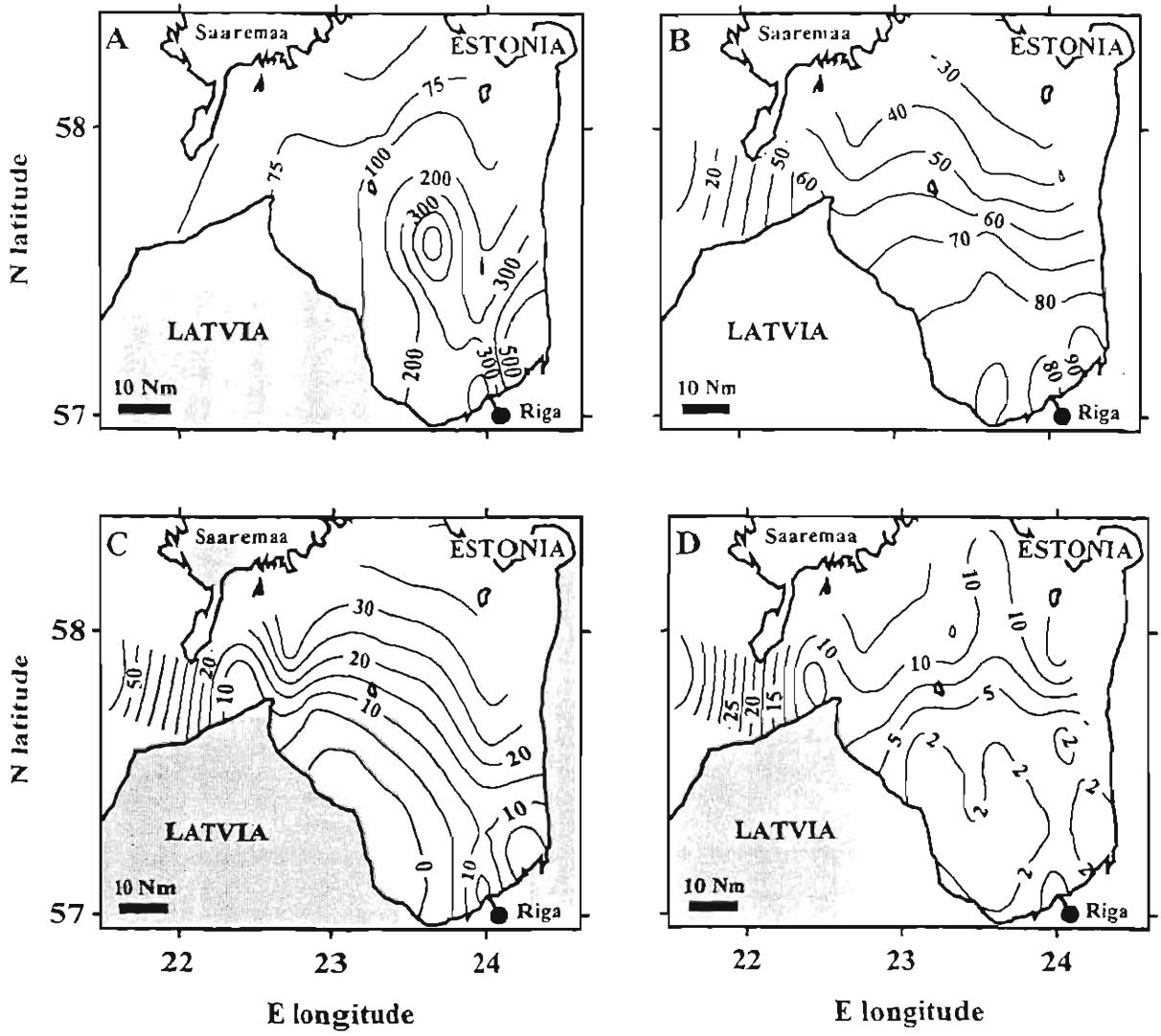


Figure 5. Surface (0-10m) distribution patterns of a) biomass of micro- and nanophytoplankton (mg C m<sup>-3</sup>) and the proportion (%) of b) cyanobacteria, c) cryptomonads and d) diatoms relative to total biomass. Samples counted using inverted microscope.

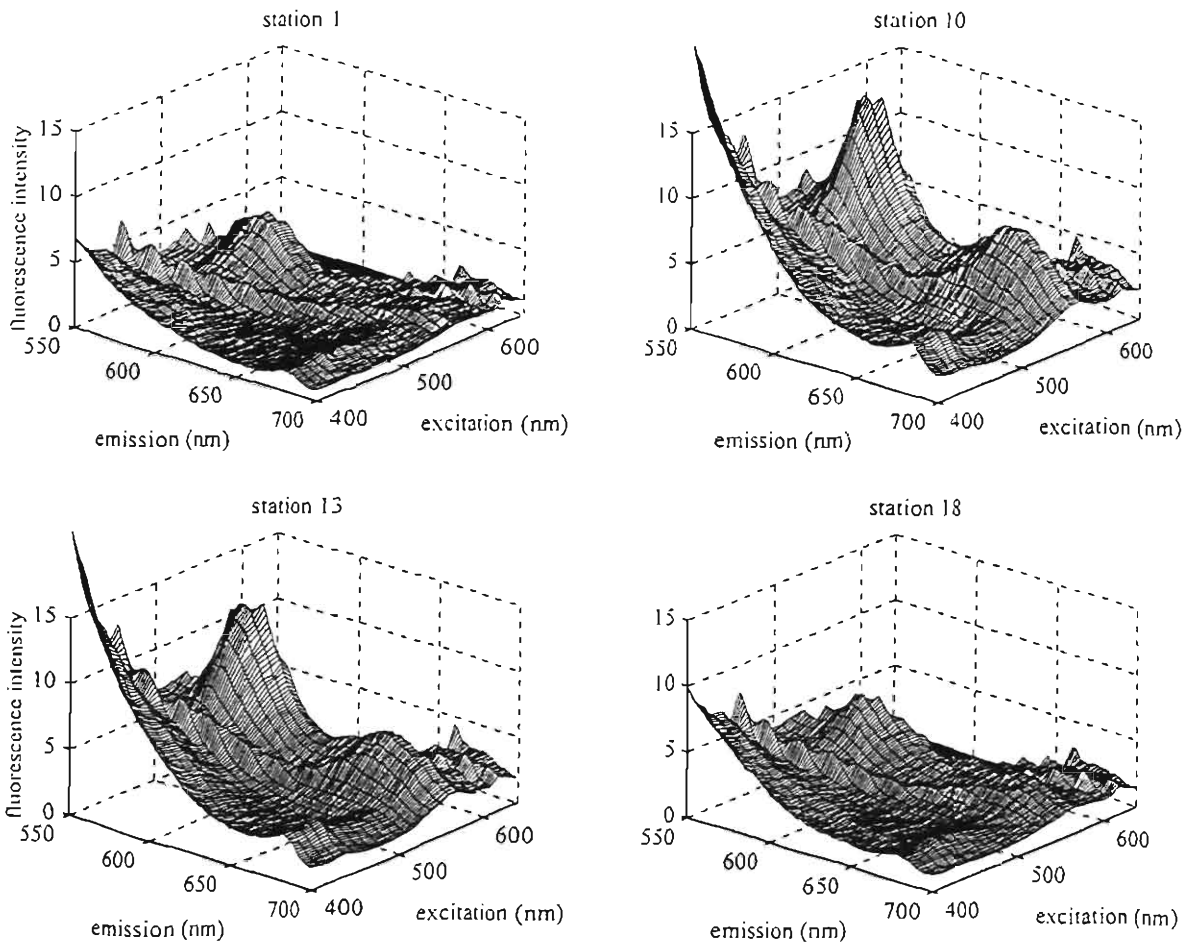


Figure 6. Fluorescence excitation-emission matrices (2-D SFS) of four different phytoplankton communities. Phycoerythrin peak: excitation at 560 nm, emission at 570 nm. Chl *a* excitation: emission at 682 nm. DOM is evident as a rise in fluorescence at low emission wavelengths.

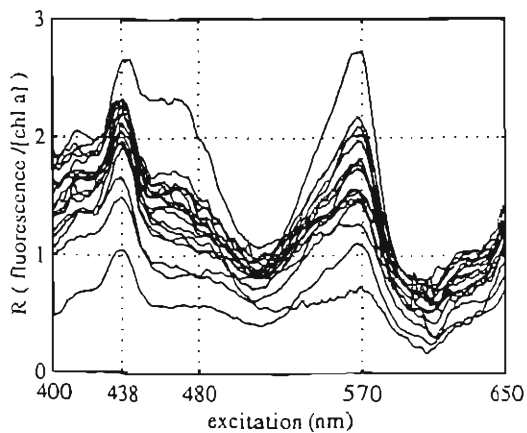


Figure 7. Excitation spectra of chl *a* (1-D SFS) for all stations. The signals from DOM have been subtracted, and the spectra quantum corrected and divided by chl *a* concentration. Excitation peaks: 438 nm (chl *a*) and 570 nm (phycoerythrin).

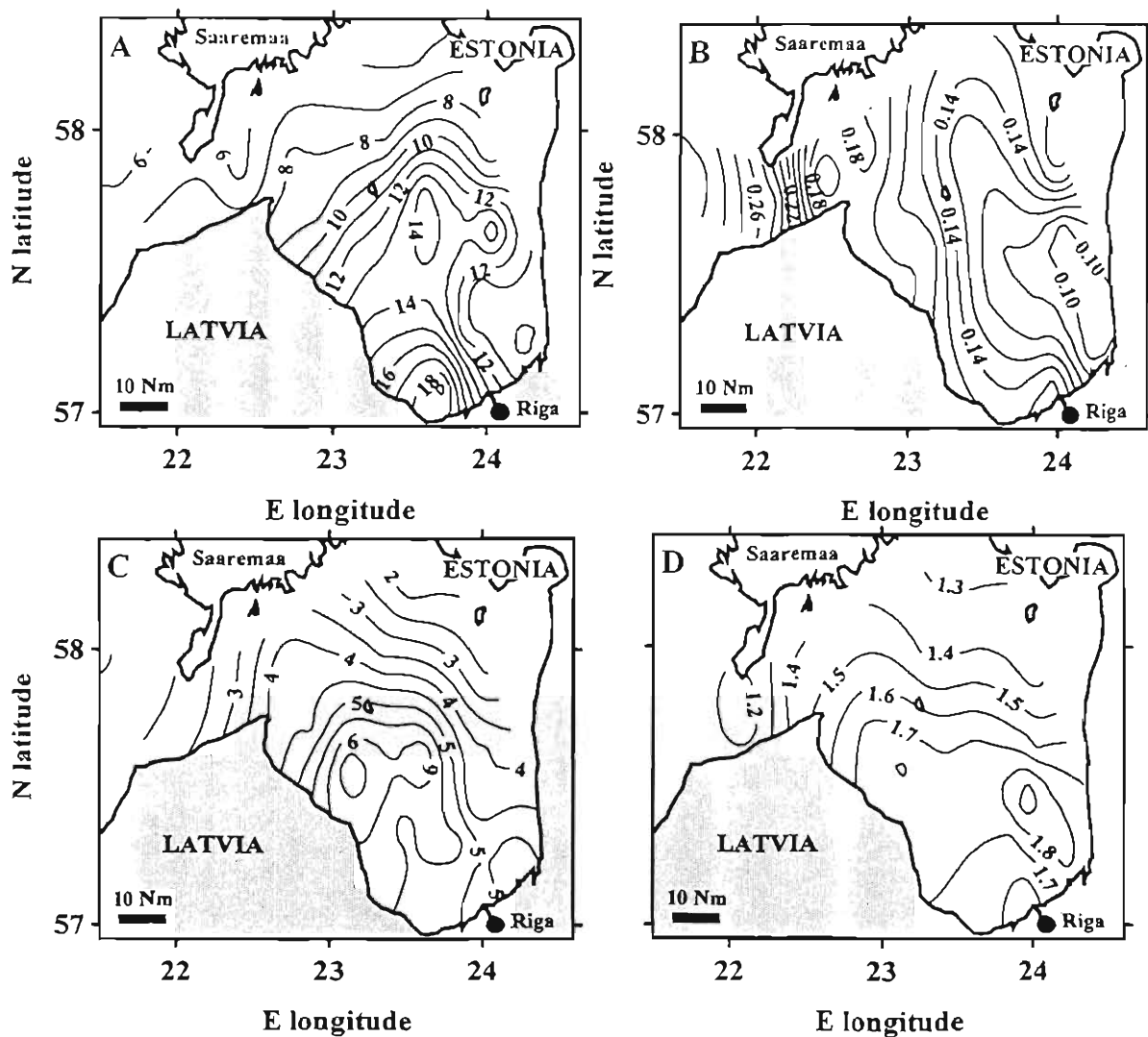
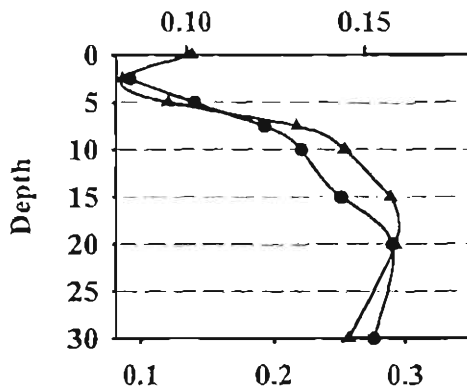


Figure 8. Surface (0-10 m) distribution patterns of a) chl a fluorescence (F438), b) chl a-specific fluorescence (R), c) phycoerythrin fluorescence (F570), d) the ratio of direct excitation of chl a to excitation through accessory chl's and carotenoids (F438/F470). Values are taken from 1-D SFS, except F570, which is from fixed wavelength measurements.

$R$  (fluorescence intensity / [chl a]);  $\blacktriangle$   
lab measurements after dark adaptation



$R$  (fluorescence intensity / [chl a]); *in situ*  $\bullet$

Figure 9. Vertical variability of chl *a*-specific fluorescence ( $R$ ) at station 13. Fluorescence profiles were measured at midnight by CTD (*in situ*) or, in the discrete samples, in the laboratory after the dark-adaptation period.

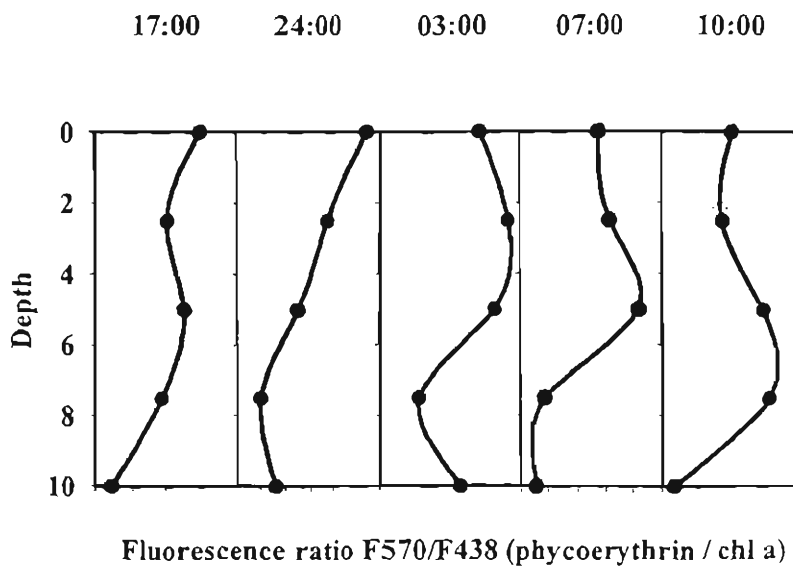


Figure 10. Diel variation in the phycoerythrin to chl *a* fluorescence ratio (F570/F438).

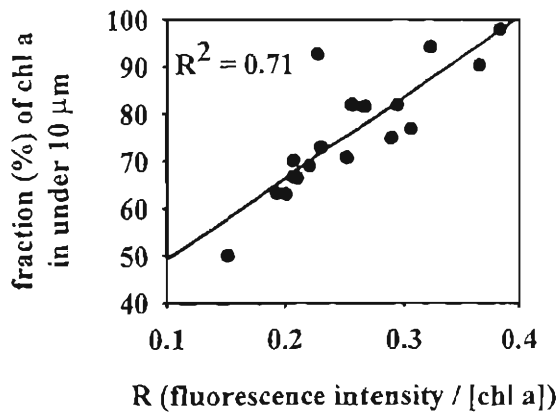


Figure 11. Relationship between chl a specific fluorescence and phytoplankton cell size.

Line is a fit by linear regression.

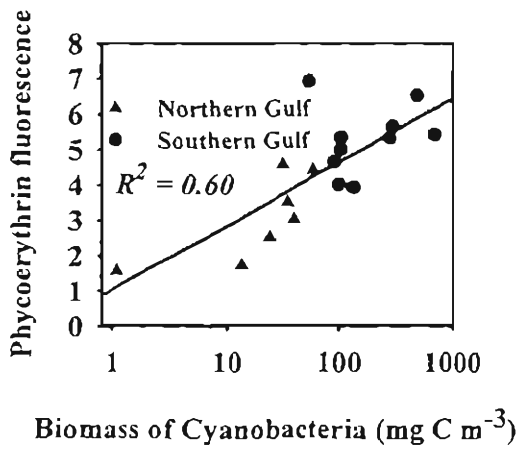


Figure 12. Relationship between logarithm of biomass of cyanobacteria ( $\text{mg C m}^{-3}$ ; picocyanobacteria

not included) and phycoerythrin fluorescence. Line is a fit by linear regression.

## SPATIAL AND TEMPORAL DISTRIBUTION OF PHYTOPLANKTON IN THE NEARSHORE AREA OF THE GULF OF RIGA, EASTERN BALTIC SEA

Maija Balode, Ingrida Purina  
Institute of Aquatic Ecology, University of Latvia

### KEY WORDS

Phytoplankton, Baltic Sea, Gulf of Riga, nearshore area, spatial distribution, temporal distribution, seasonal dynamics, environmental factors

### ABSTRACT

Interest is focused on the coastal zone where biological effects of eutrophication are more obvious than in offshore areas. Paper demonstrates spatio-temporal distribution of phytoplankton in the nearshore area of the Gulf of Riga in connection with environmental factors. Spatial biological distribution revealed significant fluctuations of phytoplankton biomass, chlorophyll a concentration as well as species composition along the horizontal and vertical line. At the same time significant fluctuations of hydrological and hydrochemical parameters caused by river input and irregular local pollution along the coastal zone, does not allow to distinguish some general tendencies in the phytoplankton horizontal distribution in the littoral and sublittoral zone. Nevertheless, analysis of phytoplankton standing stock at the nearest sublittoral stations (10m) show an increase of the total phytoplankton biomass in spring in the eastern part of the Gulf and in summer at the station Daugava (opposite the mouth of river). A more homogeneous horizontal distribution was found in autumn and winter. Essential difference in phytoplankton distribution along the vertical line shows seasons where water stratification is expressed (summer and early autumn), when the highest densities of organisms were found in the upper water layer with a maximum of cyanobacteria in 0-10m layer and the dinoflagellates - above the thermocline. Seasons with distinct water turbulence (late autumn - winter, spring) show a more homogeneous vertical distribution of phytoplankton. Values of phytoplankton biomass and chlorophyll a concentrations differ considerably among seasons and show that major peaks appear in spring, reaching 28 g/m<sup>3</sup> and 0.034 g/m<sup>3</sup> of biomass and chlorophyll a, respectively, followed by 1 or 2 less expressed maximums during summer and autumn. In comparison with spring, summer bloom is characterized by lower values of phytoplankton biomass with a maximum 5,4 g/m<sup>3</sup>. Biological autumn is characterized by relatively high values of phytoplankton standing stock (maximum 5,6 g/m<sup>3</sup>) and chlorophyll a (maximum 0,013 g/m<sup>3</sup>) concentrations, caused by large size diatoms, however an irregular character of autumn maxima was registered.

### INTRODUCTION

An average annual freshwater inflow into the Gulf of Riga equals to 31km<sup>3</sup> and 86% of it falls into the southern part of the Gulf [1]. The volume of the annual freshwater inflow constitutes 7.3% of the total volume of the Gulf [1]. It suggests that the Gulf of Riga is strongly affected by river waters determining a high level of primary production with annual changes from 150 - 200 gC/m<sup>2</sup>/y in the north to above 500 gC/m<sup>2</sup>/y near to the river mouth [2].

Taking into account that the main part of the nutrient load derives directly from the land, the effects may be more expressed and visible in the coastal zone [3]. It focused our interest on the most productive region - the nearshore area of the southern part of the Gulf, where the influence of river runoff is more expressed and where features of eutrophication, such as lowered water transparency, high level of nutrient concentrations, high values of BOD<sub>5</sub>, qualitative and quantitative changes in structure of the whole pelagic and benthic communities, increase of the total standing stock and replacement of the dominant species are most obvious [1; 4-11].

However, vast previous studies of the nearshore area of the Gulf of Riga were done, most of them were dedicated to the study of phytoplankton community structure with insufficient attention to the environmental factors [4-6; 8; 12-16;].

The aim of the present paper is to analyse the spatial and temporal distribution of phytoplankton in the nearshore area of the Gulf of Riga in interaction with the environmental variability.

## MATERIALS AND METHODS

Phytoplankton studies were carried out in the nearshore area of the southern part of the Gulf of Riga during 1994-1996. Phytoplankton data consist of year-round observations (April 1995 - May 1996) of phytoplankton structure in two littoral monitoring stations ( Melluži - west coast, Saulkrasti - east coast) and 24 stations of 8 transects (Melluži, Majori, Lielupe river , Bulji, Daugava river, Vecāķi, Gauja river, Saulkrasti) of sublittoral zone in summer, autumn, late autumn- early winter 1994 and spring 1995 (25.07.-01.08.94; 22.09.-06.10.94; 27.11.-06.12.94; 18.04.-25.04.95). In summer and autumn 1995 and spring 1996 (19.07-27.07.95; 17.10-26.10.95; 30.04.-04.05.96) samples were taken only in 3 main transects (Melluži, Daugava river, Saulkrasti).

Each transect consisted of 3 sampling sites located at 10, 20, 30m depth. Littoral stations were visited 1-2 times per month and sublittoral ones - once a season. Transects and stations mentioned in the text are shown in the Fig.1. A detailed description of hydrological and hydrochemical regime of the study area are given in articles of V. Berzinsh and U.Botva & J.Aigars of the same volume. Seawater was sampled with Niskin bottles at standard depths 0; 5; 10; 20; 30 m. Phytoplankton samples were conserved by acid Lugol's solution [17] and analysed using Utermöhl method [18] on inverted microscope DIAVERT. Density of counting units (filaments or colonies for cyanobacteria and green algae and cells for other systematic groups) and the biomass (wet weight) were used as quantitative indices to characterise the phytoplankton community structure. The biomass calculations were made according to Edler (1979, 19), using personal measurements as well as fixed volume lists of phytoplankton counting units (Rudzroga, unpublished data). The species nomenclature is taken according to Edler et al [20].

Chlorophyll a concentrations were determined by spectrophotometer Hitachi Model U-2000 and calculated according to equation recommended by Helsinki Commission [21]. 96% ethanol was used for chlorophyll a extraction [21]. Totally 532 analyses of phytoplankton structure (492 sublittoral samples , 40 - littoral) and 562 measurements of chlorophyll a concentrations were done. 380 chlorophyll samples were analyzed by Ilze Doniņa.

Chemical analyses according to Grasshoff [1983, 22] and were made by Uldis Botva and Juris Aigars. Person's coefficient of correlation [23] was used to detect the relationship between phytoplankton biomass and 12 environmental factors (temperature, pH, salinity, oxygen content, oxygen saturation, BOD<sub>5</sub>, concentrations of N-NO<sub>3</sub>, N-NO<sub>2</sub>, N-NH<sub>4</sub>, P-PO<sub>4</sub>, Si-SO<sub>3</sub>). Data matrices for each season were obtained.

Shenon index was used as species diversity index [24].

## RESULTS

**Spring.** Vernal bloom assemblage of the nearshore area was formed on the basis of diatoms and dinoflagellates (Table 1; 2) the most part of them are cold water species of arctic boreal complex ( temperature optimum <10°C), as well as eurytermic species. Low water temperature and high nutrient concentrations (Table 3) stimulate development of typical spring bloom species like *Thalassiosira baltica*, *Melosira arctica*, *M. nummuloides*, *Chaetocerus danicus*, *Ch. wighamii*, *Ch. holsaticus*, *Achnanthes taeniata*, *Peridiniella catenata* (Table1). *Th. baltica* dominated in the phytoplankton biomass of all stations and reached its peak in the eastern part of the Gulf (24g/m<sup>3</sup> at 20m station of transect Vecāķi) making up to 98% of the total diatoms biomass and 86% of the total phytoplankton biomass.

Littoral stations reveal considerable fluctuations of phytoplankton biomass during spring 1995 (11.04-16.05.95) from 1.5 up to 24.6g/m<sup>3</sup> (on the average 13.9 g/m<sup>3</sup>). The maximum of vernal bloom was caused by diatoms at the end of April (Fig.2; 3). At the same time minimum of Shannon index at this time was registered (0.3-0.6). Spring bloom of 1996 was less expressed than the bloom of 1995 (Fig.2).

Intense development of spring phytoplankton was observed also in the sublittoral zone, with an average biomass at the upper (0-10m) water layer 7.3g/m<sup>3</sup> in 1995 and 13.9g/m<sup>3</sup> in 1996 (Table 2). Values of phytoplankton standing stock at this time varied between 0.2-28.1g/m<sup>3</sup> (1995) and 4.5-21.6g/m<sup>3</sup> (1996). The most intensive spring bloom in 1996, in comparison with 1995, can be explained

by higher nitrate concentrations in 1996 (1996: max 117 $\mu\text{mol/l}$ ; mean for surface 48.2  $\mu\text{mol/l}$ ; 1995: max 40 $\mu\text{mol/l}$ ; mean for surface 21.8 $\mu\text{mol/l}$ ; Table 3).

Concentrations of chlorophyll a in the upper (0-10m) water layer ranged between 1.7 and 34.3 mg/m<sup>3</sup> (mean 18.2 mg/m<sup>3</sup>; Table 2) with a maximum at the 20m station of transect Majori. Chlorophyll a content on the surface of transects Majori (20, 30m stations), Bullji (10, 20, 30m stations), Lielupe river (20, 30m stations), Vecāķi (20, 30m stations), Gauja river (20, 30m stations) exceeded 20mg/m<sup>3</sup>.

High indices of sublittoral phytoplankton abundance during vernal bloom were followed by low values of species diversity index (in 62% of cases was below 1.0).

Considerable fluctuations of phytoplankton biomass and chlorophyll a concentrations along the horizontal line (Fig.4) was observed. Heterogeneous distribution of phytoplankton organisms was registered along the whole coastal zone observed. At 10m stations the highest phytoplankton biomass was observed in the stations of transects Bullji, Vecāķi, Gauja river (Fig.4), where high concentrations of nitrates were marked in the upper water layer (26.1-32.5  $\mu\text{mol/l}$ ) and in comparison with western coast, higher water temperature was registered (maximum 9.5°C). Part of transects show an increase of phytoplankton biomass and chlorophyll a concentrations in 20m and 30m stations (Fig. 4), that could be explained by heterogeneous distribution of nutrients along the transects. Low values of phytoplankton standing stock at the transect Saulkrasti in 1995 can be explained by a difference in sampling times.

Vertical distribution of phytoplankton and chlorophyll a concentrations was rather homogeneous, nevertheless in most stations maximum values of the mentioned indices were observed in the upper water layer (0-5m), where increase of nitrates was registered.

Analysis of spring correlation matrix (Table 4) show a positive correlation ( $P < 0.001$ ) between total phytoplankton biomass and chlorophyll a concentrations. Significant correlation ( $P < 0.001$ ) was found also between chlorophyll a and the main groups of spring phytoplankton community- diatoms and dinoflagellates. A positive correlation between the total phytoplankton biomass and water temperature was registered ( $P < 0.01$ ) and it was more significant during an intensive vernal bloom of 1996 ( $P < 0.05$  in 1995;  $P < 0.01$  in 1996). A positive correlation between water temperature and abundance of phytoplankton organisms shows also all main phytoplankton classes - diatoms, dinoflagellates, chlorophytes, cryptophytes, except cyanobacteria. Matrix of 1995 demonstrates more significant correlation of temperature with dinoflagellates, chlorophytes and cryptomonads, but matrix of 1996- with diatoms and cryptomonads ( $P < 0.01$ ). A positive correlation between phytoplankton abundance and environmental factors - pH ( $P < 0.05$ ) and oxygen content ( $P < 0.001$ ) during vernal bloom was significant, too, and revealed an intensive photosynthetic activity of phytoplankton organisms in spring 1995/1996. It is supported also by the correlation between the mentioned environmental factors and standing stock of different phytoplankton classes- diatoms, dinoflagellates, cryptomonads and cyanobacteria (Table 4). Diatoms ( $P < 0.001$ ), dinoflagellates ( $P < 0.001$ ), chlorophytes ( $P < 0.05$ ) and total phytoplankton biomass ( $P < 0.001$ ) show a significant positive correlation with BOD<sub>5</sub>. Negative correlations were found between abundance of diatoms ( $P < 0.05$ ), dinoflagellates ( $P < 0.001$ ), cryptomonads ( $P < 0.05$ ), chlorophytes ( $P < 0.001$ ), total phytoplankton biomass ( $P < 0.01$ ) and salinity demonstrating a significant freshwater influence on the vernal bloom. According to the mineral nutrition, total phytoplankton, diatoms and dinoflagellates as the dominating groups of phytoplankton spring association show a significant positive correlation with nitrates ( $P < 0.01$ ) and nitrites ( $P < 0.001$ ) and a negative one with phosphates.

**Summer.** Summer phytoplankton assemblage in July 1994 was formed on the basis of nitrogen fixing cyanobacteria *Aphanizomenon flos-aquae* representing nearly 100% of the total cyanobacteria biomass and accompanied by the presence of *Nodularia spumigena*, *Anabaena spiroides*, *Microcystis aeruginosa*, *Snowella lacustris* constituting at the upper water layer on the average 70% of the total phytoplankton biomass and causing water bloom along the western and eastern coasts of the gulf. Increase of diatoms opposite the mouths of rivers Daugava (Fig.5) and Gauja was observed and of dinoflagellates - from nearshore to offshore areas. The highest phytoplankton standing stock (4.1g/m<sup>3</sup>) caused by diatoms, was observed opposite the mouth of the river Daugava (Fig. 4; 5) where high concentrations of N-NO<sub>3</sub> were observed at the upper water layer (on average 6.5  $\mu\text{mol/l}$ ; in other 10m stations do not exceed 2 $\mu\text{mol/l}$ ). Generally concentrations of dinoflagellates were marked in the zone of brackish waters (at 20m, 30m stations) underlining the role of salinity in the development of marine dinoflagellates (Table 4).

In summer 1994 (25.07.94-01.08.94) when thermal stratification formed and the temperature on the surface reaches 20-24°C, the bloom of cyanobacteria was possible to be observed. Nutrients at this time were exhausted above the thermocline and nutrient concentrations was low (Table 3). High water temperature (above 20°C) and low concentrations of N-NO<sub>3</sub> (on the average 1.7µmol/l) were the most important factors causing development of nitrogen fixing cyanobacteria in the Gulf of Riga (Table 2; 3). Summer '95 (19.07.95-27.07.95) was characterise by more expressed summer bloom (Table 2), predominantly formed by cyanobacteria *Aphanizomenon flos-aquae* and controlled by seasonal water stratification, water temperature and concentrations of inorganic nitrogen, phosphorus and silica (Table 4). Ratio of dissolved inorganic nitrogen to phosphorus (DIN/DIP ratio) at the surface of nearshore area varied widely from 6 (at 10m station of transect Saulkrasti) to 38 (at 10m station of transect Daugava). Nevertheless in 55% of cases DIN/DIP ratio was below the Redfield ratio [25] and revealed the important role of cyanobacteria in the formation of summer community structure. 10 and 20m stations of transect Melluži show significant increase of diatoms *Skeletonema costatum* and *Sc. subsalsum* at the upper water layers. In comparison with 10 and 20 m stations of other transects, the mentioned stations differed in less expressed thermocline, low water temperature in upper water layers (mean - 12.5°C), and relatively high concentrations of N-NO<sub>3</sub> (max. 6.5µmol/l) and BOD<sub>5</sub> (> 2 mg/l).

Both littoral stations show significant fluctuations of phytoplankton community structure in late June and early July with convincing dominance of diatoms *Th. baltica* and cryptomonads in Saulkrasti (eastern coast) and cyanobacteria - in Melluži (western coast) what could be related with difference in water temperature of the mentioned stations (16°C- Saulkrasti, 19°C- Melluži) as well as with difference in nutrient concentrations and DIN/DIP ratio (30:1 Saulkrasti, 1:1 Melluži). In comparison with sublittoral, littoral stations show an increase of the role of *Monoraphidium contortum*.

Significant fluctuations of Shannon's index during summer bloom were marked (from 0.5 to 3.2) with the lowest values at the upper water layer of stations with more expressed water bloom.

In comparison with spring, summer bloom's of 1994 and 1995 were less expressed, reaching biomasses 4.19 g/m<sup>3</sup> in sublittoral (Table 2) and 5.4 g/m<sup>3</sup> in littoral (Fig. 2). Phytoplankton abundance in the sublittoral zone demonstrate heterogeneous distribution of organisms along the horizontal line in summer 1994 (Fig.4) and comparatively homogeneous- in summer 1995. In 10 m stations increase of the phytoplankton biomass was observed opposite the mouths of river Daugava.

Vertical distribution of summer phytoplankton community was characterised by maximum phytoplankton biomass in the upper water layer and a significant decrease of that below the thermocline. The second increase of phytoplankton standing stock was observed in nutrient rich bottom layer (Table 3) due to the increase of large size diatoms *Thalassiosira baltica* (Fig.6.). Vertical distribution shows the dominance of cyanobacteria above the thermocline at all the observed stations (Fig.6.), except 10m and 20m stations of transect Melluži, where less expressed thermocline was registered and significant increase of diatoms *Skeletonema costatum* and *Sc. subsalsum* at the upper water layer was marked.

Significant positive correlation between chlorophyll a concentrations and total phytoplankton biomass (P<0.01) as well as cyanobacteria abundance (P<0.05) was registered (Table 4). A positive correlation between phytoplankton abundance and pH was found (P<0.001). Previous correlations as well as a significant correlation between phytoplankton standing stock and oxygen saturation (P<0.001) revealed intensive processes of primary production during summer. Cyanobacteria show a positive correlation with water temperature (P<0,01), BOD<sub>5</sub> (P<0.01) and Tot.P (P<0.05) and negative - with inorganic nitrogen, inorganic phosphorus and silica (p<0,01). A positive correlation was found between development of diatoms and concentrations of nitrates and nitrites (P<0.001).

**Autumn.** Essential changes of phytoplankton community structure in autumn were registered. Species composition revealed a decreased role of cyanobacteria and an increase of small flagellates at the first stage of autumn (September) and an increase of large size diatoms at the second stage (October), determining low values of species diversity index (on the average 0.3). Environmental conditions during the first stage of autumn expedition 1994 (22.09.94-27.09.94) were characterised by calm and sunny weather, relatively high water temperature, heterogeneous distribution of nutrients along the vertical line (due to the still existing stratification) and intensive development of cryptophytes reaching at the upper water layer on the average 50% of the total phytoplankton biomass (Table 2; 3) and making high values of species diversity index (>2). At the second stage of expedition (06.10.94) due to stormy weather and strong mixing of water mass, thermocline was disrupted and an increase

of nitrates in the upper water layer was registered. It caused a positive trend of diatoms *Thalassiosira baltica* and an increase of the total phytoplankton biomass.

In comparison with 1994, biological autumn 1995 (17.10.95-26.10.95) was characterised by higher values of the total phytoplankton biomass (max. 6.0g/m<sup>3</sup>, transect Saulkrasti), caused by large size diatoms (Table 1; 2). Development of diatoms was determined by increased concentrations of inorganic nitrogen and phosphorus up to 6.1 µmol/l and 0.45 µmol/l, respectively, and decreased water temperature (Table 3). *Th. baltica* was a dominant species in autumn community 1995, representing 79-98% of the total phytoplankton biomass. Maximum abundance of *Th. baltica* ( $44.9 \cdot 10^6$  cells/m<sup>3</sup>) was recorded at 30m stations of transect Saulkrasti. At the same time a decrease in cyanobacteria and nanoflagellates standing stock was observed except 10m and 20m stations of transect Melluži where a significant role of small flagellates was still registered, that could be explained by weak mixing of water mass.

Littoral stations demonstrate an increase of nanoflagellates at the end of summer bloom and diatoms - in autumn (Fig.2). Opposite to Melluži, the eastern littoral station Saulkrasti did not show any autumn peak caused by large size diatoms (Fig. 2).

The values of phytoplankton biomass in the upper water layer of the nearshore area varied between 0.07 and 3.1 g/m<sup>3</sup> (mean 0.6) in 1994 and between 0.2 and 5.6 g/m<sup>3</sup> (mean 2.7) in 1995 (Table 2). Horizontal distribution of phytoplankton was rather even (Fig.4). No significant difference in values of phytoplankton standing stock between stations was observed.

Disappearing of thermocline provided mixing of water column and ensured an even distribution of phytoplankton along the vertical line, except station Melluži, where water stratification was still observed and autotrophic organisms were distributed not so homogeneous.

A significant positive correlation between the total phytoplankton biomass and oxygen content ( $P < 0.001$ ) as well as pH ( $P < 0.001$ ) revealed intensity of primary production. A positive correlation with water temperature is shown by the values of chlorophyll *a* concentration, cyanobacteria, dinoflagellates, chlorophytes and cryptophytes. A negative correlation or independence between the dominant phytoplankton classes and concentrations of inorganic nitrogen and phosphorus could be related with mixotrophic nutrition or decrease of phytoplankton occurrence during autumn and was more expressed during the first autumn expedition 1994 (in September), when a dominance of nanoflagellates was observed. At the same time cyanobacteria, dinoflagellates and chlorophytes show a positive one, but diatoms and total phytoplankton - a negative correlation with total N.

**Late autumn - winter.** Phytoplankton association in late autumn was basically formed of diatoms making an average 70% of the total phytoplankton biomass. *Thalassiosira baltica* was common at all transects. *Actinocyclus octonarius* also played an important role in the samples of western and eastern part of the Gulf. The other systematic groups of phytoplankton were of subordinate importance in winter period.

Significant concentrations of inorganic nitrogen and phosphorus at the upper water layer (N-NO<sub>3</sub> up to 27µmol/l; P-PO<sub>4</sub> up to 1.9µmol/l) and water temperature (up to 4°C in the eastern part of the gulf and opposite the mouth of river Daugava and up to 5°C in western part) determined relatively high values of phytoplankton standing stock (above 1g/m<sup>3</sup>, Table 2, 3, Fig. 4) as well as chlorophyll *a* concentrations (on the average 3.7 mg/m<sup>3</sup>) in late November and early December 1994 (27.11.94-06.12.94). Late autumn- winter 1994 was characterised by homogeneous distribution of phytoplankton organisms along the horizontal (Fig. 4) and vertical lines.

A positive correlation was found between diatom occurrence and water temperature ( $P < 0.001$ ). Similar correlation was estimated for the total phytoplankton biomass. A significant negative correlation between phytoplankton biomass and pH ( $P < 0.001$ ) as well as oxygen content ( $P < 0.001$ ) revealed that in spite of comparatively high values of phytoplankton biomass photosynthetic activity of late autumn phytoplankton organisms was low. A negative correlation was found between phytoplankton abundance and concentrations of inorganic nitrogen (N-NH<sub>4</sub>; N-NO<sub>3</sub>; N-NO<sub>2</sub>) and silica as well.

## DISCUSSIONS

Studies of phytoplankton community of the nearshore area of the Gulf of Riga show essential fluctuations of phytoplankton structure in both- in space and in time. Spatial distribution revealed significant changes in phytoplankton biomass, chlorophyll *a* concentrations as well as species composition along the horizontal and vertical line. Due to the significant fluctuations of hydrological

and hydrochemical parameters along the coastal zone caused by rivers input and irregular local pollution, heterogeneous distribution of phytoplankton community in the littoral and sublittoral do not allow to distinguish any general tendencies in the phytoplankton horizontal distribution. Nevertheless analysis of phytoplankton standing stock at the nearest (10m) sublittoral stations show an increase in total phytoplankton biomass in the eastern part of the Gulf and in the station Daugava river (Fig. 4; 7). Increased values of phytoplankton biomass opposite the mouth of the river Daugava and in the eastern part of the Gulf during the most productive seasons (spring, summer) revealed good conditions of mineral nutrition, that may be related with freshwater runoff influence opposite the mouth and in eastward direction.

No stable difference in phytoplankton abundance was found between the western (Melluži) and eastern (Saulkrasti) parts of littoral zone. Fluctuations of phytoplankton standing stock as well as difference in phytoplankton species composition of the mentioned stations revealed a pressure of irregular local pollution. It was especially expressed in summer season, when at the both parts of the Gulf (western and eastern) an essential difference between the dominance of systematic groups and of species composition was to be observed (Fig.2; 3). Although in summer in both stations a decrease of diatoms and increase of cyanobacteria abundance was observed, in some cases the role of diatoms, demanding high level nitrogen concentrations, was marked (13.06; 28.06; 13.07- station Saulkrasti; 28.06; 16.08; 29.08- station Melluži). Particularly it was manifested at the station Saulkrasti, where the role of nanoflagellates was important (Fig.2; 3).

Totally in nearshore area a more homogeneous horizontal distribution was found in autumn and winter seasons. The influence of freshwater runoff and local pollution to the horizontal distribution of phytoplankton is more visible in most productive seasons - spring and summer. DIN/DIP ratio play significant role in phytoplankton horizontal distribution.

In comparison with the offshore areas, the nearshore area usually is characterised by higher values of phytoplankton standing stock, primary production and chlorophyll a concentrations [4; 5; 8; 26 - 30]. The mentioned tendency is more obvious during spring and autumn seasons [30]. In summer due to the occurrence of nitrogen fixing cyanobacteria, this tendency is less expressed and could be opposite [31]. However, an increase of phytoplankton abundance from offshore to nearshore in the Gulf of Riga was found (4; 5; 8; 26; 27; 30), in the nearshore area due to variable environmental conditions no expressed positive trend of phytoplankton abundance from sublittoral towards littoral was to be observed.

An essential difference in phytoplankton distribution along the vertical line show seasons with expressed water stratification (summer and early autumn), when the highest densities of organisms were found in the upper water layer with a maximum of cyanobacteria in 0-10m layer and dinoflagellates - above the thermocline. Below thermocline an expressed decrease in cyanobacteria and dinoflagellates abundance was observed. In stations with prevalence of mixotrophic diatoms *Skeletonema costatum* [32; 33], vertical stratification show the dominance of *Skeletonema* in upper water layer. Seasons with distinct water turbulence (late autumn, winter, spring) show more homogeneous vertical distribution of phytoplankton with more or less expressed phytoplankton abundance in the upper water layer during spring bloom.

Temporal studies show marked differences in seasonal dynamics of phytoplankton community structure and reveal a significant role of environmental factors in the formation of phytocenosis of the nearshore area of the Gulf of Riga. Values of phytoplankton biomass and chlorophyll a concentrations differ considerably between seasons and show that major peaks appear in spring (Table 1; Fig.2; 4; 7), reaching 28g/m<sup>3</sup> and 0.034g/m<sup>3</sup> of biomass and chlorophyll a, respectively, followed by 1 or 2 less expressed maximums during summer and autumn. In comparison with spring, summer bloom was characterised by lower values of phytoplankton biomass with a maximum 4.1g/m<sup>3</sup>. Biological autumn was characterized by relatively high values of phytoplankton standing stock and chlorophyll a concentrations, caused by large size diatoms, nevertheless an irregular character of autumn maxima was registered. A significant positive correlation between phytoplankton abundance and environmental conditions- pH and oxygen content during vernal and summer blooms speak about intensity of primary production.

Annual successions show significant changes in phytoplankton species composition from cold water species of arctic-boreal complexes (temperature optimum <10°C) during spring to the warm water species of summer. Decrease in the role of diatoms (*Thalassiosira baltica*, *Achnanthes taeniata*, *Chaetocerus spp.*, *Melosira spp.*) and dinoflagellates (*Peridiniella catenata*) - dominating in vernal

bloom assemblage, and increase of cyanobacteria (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Nodularia spumigena*, *Snowella lacustris*, *Anabaena spp.*), dinoflagellates (*Dinophysis acuminata*) and small flagellates during summer were observed. In littoral stations the role of *Monoraphidium contortum* occurring in eutrophied waters and able to consume organic phosphorus (Simonis, Urbach, cit after 26) was observed.

Annual studies of phytoplankton communities structure show its close relations with the dynamics of hydrological and hydrochemical conditions and reveal that annual cycle of physical factors (water temperature, irradiation, water stratification) and nutrient concentrations is mainly responsible for the development of phytoplankton in the nearshore area of the Gulf. Increasing irradiation and water temperature could be the main factors triggering the spring bloom. Studies by Niemi [34], Kaiser and Schulz [35] show that the main factors initiating the spring bloom in the open Baltic Sea are the irradiation and water column stability.

A significant positive correlation between diatoms abundance and concentrations of inorganic nitrogen during spring and summer reveal that nitrogen is one of the most important factor regulating development for diatoms in the nearshore area of the Gulf in both seasons. The dominance of diatoms in winter period can be explained by their ability to accumulate food and preserve their floating ability in the cold and relatively dense water.

Considerable changes in phytoplankton community structure occur in summer- under nitrogen limited conditions, when development of species capable to use molecular forms of nitrogen or dissolved organic substances was observed. Water stratification, water temperature and DIN/DIP ratio play significant role in the development of summer phytoplankton community. High values of cyanobacteria standing stock (max. 2.0 g/m<sup>3</sup>) constituting expressed summer bloom in the nearshore area of the Gulf of Riga in 1994/95, were determined by water stratification, water temperature above 17°C, and low DIN/DIP ratio. According to publications [40; 41; etc.] as well as our investigations in the Gulf of Riga, water temperature is considered to be the most significant factor in the development of nitrogen fixing cyanobacteria in brackish and marine water. Upwelling phenomena play a significant role in increased intensity of the cyanobacteria, too (36). Initiation of cyanobacteria bloom usually is observed after a stormy weather period when water turbulence ensures upwelling of phosphorus-rich water masses after which sunny and calm weather follows allowing the formation of strong thermal stratification. Studies of Niemi [37], Rinne et al. [38] revealed that the bloom of nitrogen fixing cyanobacteria was controlled by a good supply of phosphorus combined with favourable hydrographic conditions. At the same time the phosphate addition experiments with natural plankton populations indicate different growth responses for two main bloom forming cyanobacteria species of the Baltic Sea - *Aphanizomenon flos-aquae* and *Nodularia spumigena*, explained by essential differences in phosphorus uptake kinetics and assimilation (39). A significant positive correlation between nitrogen fixing cyanobacteria abundance and concentrations of total phosphorus and a negative one - with concentrations of inorganic nitrogen revealed that development of cyanobacteria during summer bloom in the Gulf of Riga is phosphorus limited and is not controlled by DIN availability. It explains that the increase of nitrogen fixing cyanobacteria during summer is possible to observe in conditions of low DIN/DIP ratio.

Seasonal changes in species diversity index show a decrease of it during intensive development of phytoplankton. Minimum values of species diversity index were observed during the spring and summer blooms. Increase in diversity index at the end of spring and summer bloom (Shannon index >2.0) was marked with maximal values during spring- summer (May) and summer-autumn (September-October) passage periods. According to annual studies of species composition, maximum diversity is reached by diatoms composing 46% of the total number of species in the nearshore area of the Gulf of Riga.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

This work was supported by the Grant of Latvian Council of Science "Complex ecological investigations of the Riga Gulf recreation zones and river mouth regions under antropogenic load" 1993-1996, coordinated by E.Boikova and funded by EC Project CIPA-CT93-0146 "Impact of Eutrophication on Trophic Relationships in Different Coastal areas of the South-east Baltic", 1994-1997. This Project was coordinated by Baltic Sea Research Institute, Warnemunde, Rostock University, Germany.

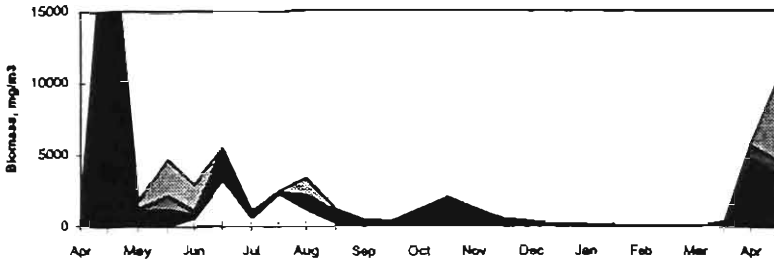
We are gratefully to the crew of the R/V "Antonija" for ship operation.

## REFERENCES

1. Berzinsh V., 1995. Hydrological regime. *Academia 5, Ecosystem of the Gulf of Riga between 1920 and 1990*. Edited by E. Ojaver, Estonian Academy Publishers, Tallin: 7-31.
2. Wassman P., Andrushaitis A., 1993. Overgjødsling av Kosterstjøen og Rigabukten.- *Netver*, No 5 : 305-313.
3. Cederwall H. and Elmgren R., 1990. Biological effects of eutrophication in the Baltic Sea, particularly in the coastal zone. *Ambio*, Vol. 19, No 3: 109-112.
4. Rudzroga A., 1974. Distribution of plankton algae in the littoral part of the Gulf of Riga. - *Biologie of the Sea, 1, Hydrochemistry and hydrobiology of the Gulf of Riga*. Andrushaitis G., Laganovska R., Kumsare A., Matisone M (Eds), Zinatne, Riga, 165-176 (in Russian, abstract in English).
5. Rudzroga A., 1987. Areal of the coastal zone of the Baltic Sea, of the Gulf of Riga, of the Gulf of Finland according to phytoplankton. - *Hydrochemical and hydrobiological characteristics and areal of the coastal zone of the Baltic Sea, of the Gulf of Riga, of the Gulf of Finland*. Andrushaitis G., Laganovska R., Apine S. (Eds), Zinatne, Riga, 80-95 (in Russian).
6. Balode M., Tomsone S., 1984. Development of phytoplankton in the southern part of the Gulf of Riga according to the state of mineral nutrition.- *Hydrobiology of the Gulf of Riga*. Andrushaitis G., Laganovska R., Apine S. (eds.), Zinatne, Riga : 81-95 (in Russian, abstract in English).
7. Lagzdins G., Saule A. & Pallo P., 1987. The changes in benthic macrofauna as an eutrophication indices in the southern part of the Gulf of Riga.- *Proceedings of 22nd Scientific Conference on Investigations of Baltic Waterbodies*, Vilnius: 101-102 (in Russian).
8. Zvaigzne S., Filmanovicha R., 1990. The effect of river flow on the formation of summer phytoplankton in the southern area of the Gulf of Riga.- *Plankton of the Baltic Sea*: 119-139 (in Russian, abstract in English)
9. Yurkovskis A., Wulff F., Rahm L., Andrushaitis A., Rodrigez-Medina M., 1993. A nutrient budget of the Gulf of Riga, Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 37: 113-127.
10. Yurkovskis A., Mazmachs M., Modris R., 1994. Present state and historical changes of the nutrient system in the Gothland Basin and the Gulf of Riga (Baltic Sea). *Baltic Sea and Mediterranean Sea. A comparative ecological approach of coastal environment and paralic ecosystems*. Edited by Guelorget O. & Lefebvre A., Montpellier, France: 76-81.
11. Andrushaitis A., Seisuma Z., Legzdina M., Lench E., 1995. Substances and heavy metals into the Gulf of Riga. - *Academia 5, Ecosystem of the Gulf of Riga between 1920 and 1990*. Edited by E. Ojaver, Estonian Academy Publishers, Tallin: 32-40.
12. Krabbi A., 1913. Plankton of the Baltic Sea expedition 1908. -*Reports of the Russian Baltic expedition*, 2, (in Russian).
13. Skuja H., 1924. Algae of the coastal zone Mersrags-Ragciems.- *Acta Univ. Latviensis*, 10, (in Latvian).
14. Rappoport M., 1929. Das Oberflacherplankton der Kustengewasser Lettlands in Jahre 1925.- *Folia zool. hydrobiol.*, 1.
15. Nikolajev I., 1953. Phytoplankton of the Gulf of Riga I. *Proceedings of the Latvian Department of the Fishery Research Institute*, 1 : 16-45 , (in Russian)
16. Nikolajev I., Krievs H., 1961. Quantitative characteristic of plankton of the Central Baltic and the Gulf of Riga in 1957. *Proceedings of the Latvian Department of the Fishery Research Institute*, 225-272 , (in Russian).
17. Willen T., 1962. Studies on the phytoplankton of some lakes connected with or recently isolated from the Baltic. *Oikos*, 13: 169-199.
18. Utermöhl H., 1958. Zur Vervollkommung der quantitativen Phytoplankton Methodik. *Mitt. Int. Ver. Limnol.* 9.
19. Edler L., 1979. Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. *Phytoplankton and chlorophyll*. *Baltic Marine Biologists Publication* 5: 1-38.
20. Edler L., Halfors G. & Niemi Å., 1984. A preliminary check-list of the phytoplankton of the Baltic Sea.- *Acta Bot. Fennica* 128: 1-26.
21. Guidelines for Baltic Monitoring Programme for the Third Stage. Part D. Biological Determinands, 1988. *Baltic Marine Environment Protection Commission, Helsinki Commission*: 16-23.

22. Grasshoff K., Ehrhardt M., Kermling K., 1983. *Methods of seawater analysis*. Verlag Chemie. Weinheim, Germany, 500 pp.
23. Liepa I., 1974. *Biometry*. Zvaigzne, Riga, 336 p. (in Latvian)
24. Wihlen I. L., Dorris T.C., 1966. The species diversity of benthic macroinvertebrates in a stream receiving domestic and oil refinery effluents.- *Amer. Midland Natur*, 76, No2: 427-429.
25. Redfield A.C., Ketchum B.M. & Richards F.H., 1963. The influence of organisms on the composition of seawater.- In *the Sea*, Vol.2, Hill M.N. (ed.), Wiley, New York, 26-77.
26. Kostichkina E., Ikauniece - Grunde A., Kalveka B. & Mazmachs M., 1994. Nutrients-phytoplankton in the Gulf of Riga through the process of annual succession of plankton communities. - *Baltic Sea and Mediterranean Sea. A comparative ecological approach of coastal environments and paralic ecosystems*. Edited by Guelorget O. & Lefebvre A., Montpellier, France: 100 - 109.
27. Tenson J., 1995. Phytoplankton of the Pärnu Bay. - *Academia 5, Ecosystem of the Gulf of Riga between 1920 and 1990*. Edited by E. Ojaver, Estonian Academy Publishers, Tallin: 105-126.
28. Andrushaitis G., Andrushaitis A., Biteniaks J., Lensh E. and Priede G., 1992. Balance of organic carbon of the Gulf of Riga. In: *Proceedings of the 17th Conference of the Baltic Oceanographers, Norköping 1990, SMHI*.
29. Yurkovskis A., Bramane A., 1977. Annual cycle of the changes in biohydrochemical parameters of the Gulf of Riga (1974-1975): 2. Phytoplankton pigments. In: *Fisheries Research in the Baltic Sea*, 13, 54-69.
30. Kalveka B., 1980. On the seasonal cycles of phytoplankton development in the open part of the Baltic and in the Gulf of Riga in 1976. In: *Fisheries Research in the Baltic Sea*, 15, 36-45 (in Russian, abstract in English).
31. Balode M., Purina I., 1996. Harmful phytoplankton in the Gulf of Riga (the Baltic Sea). *Harmful and Toxic Algal Blooms*. Yasumoto T., Oshima Y. and Fukuyo Y. (Eds.) International Oceanographic Commission of UNESCO, 69-72.
32. Maestrini S.Y., 1990. Productivity of microalgae in ponds for oyster cultivation: nutrition peculiarities, significance of dissolved organic nitrogen. *Ecology of the sea*, 34 : 62 - 82 (in Russian)
33. McCarthy J. J., 1972. The uptake of urea by marine phytoplankton. *J. Phycology* , 8 : 216 - 222.
34. Niemi Å., 1975. Ecology of phytoplankton in the Tvarminne area (SW coast of Finland) II. Primary production and environmental conditions in the archipelago and the sea zone. *Acta Bot. Fennica*, 105: 1-73.
35. Kaiser W., Shulz S., 1978. On the causes for the differences in space and time of the commencement of the phytoplankton bloom in the Baltic.- *Kieler Meeresforsch. Sonderh.*, 4: 161-170.
36. Jansson B.O., 1978. The Baltic - a systems analysis of a semi-enclosed sea. *Advances in Oceanography*, Charnock H. & Deacon G. (Eds.), 131-183.
37. Niemi Å., 1979. Blue-green algal blooms and N:P ratio in the Baltic Sea.- *Acta Bot.Fenn.*110: 57-61.
38. Rinne I., Melvasalo T., Niemi, Å. & Niemisto L. 1980. Studies on the nitrogen fixation in the Baltic Sea. -12th Conference of the Baltic Oceanographs., Leningrad 14 - 17 April, 1980.
39. Wallström, K., 1991. Ecological studies on the nitrogen fixing blue-green algae and on nutrient limitation of the phytoplankton in the Baltic Sea. - Ph. D. Theses. Uppsala University . 23p.
40. Kononen K., 1992. Dynamics of the toxic cyanobacterial blooms in the Baltic Sea. *Finnish Marine Research No. 261*: 1-36.
41. Blackburn S., Jones G., 1994. Toxic *Nodularia spumigena* Mertens blooms in Australian waters- a case study from Orielton Lagoon, Tasmania. In: *Harmful marine algal bloom. Proceeding of the Sixth International Conference on Toxic Marine Phytoplankton*. October 1993, Nantes, France, 121 - 126.

Melluži, west coast 1995-1996



Saulkrasti, eastern coast 1995-1996

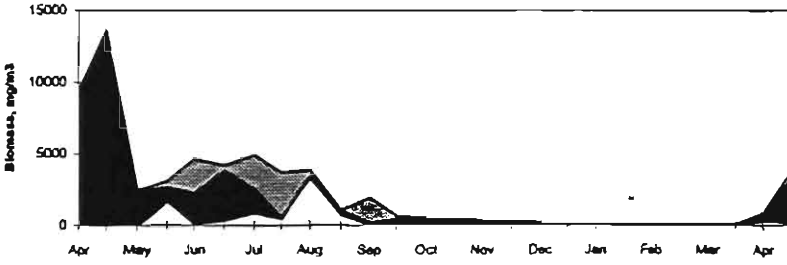
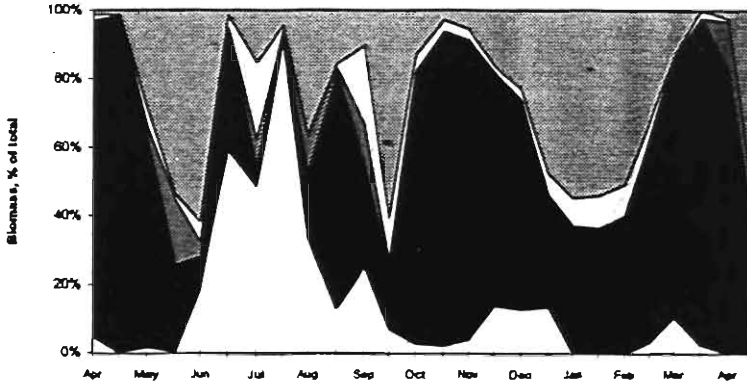


Fig.2. Time series of phytoplankton biomass (mg/m<sup>3</sup>) at the western- Melluži and eastern- Saulkrasti littoral stations (11.04.95-15.05.96).

□ Nostocophyceae ■ Diatomophyceae ■ Dinophyceae □ Chlorophyceae □ Cryptophyceae

Melluži, littoral 1994-1995



Saulkrasti, littoral 1994-1995

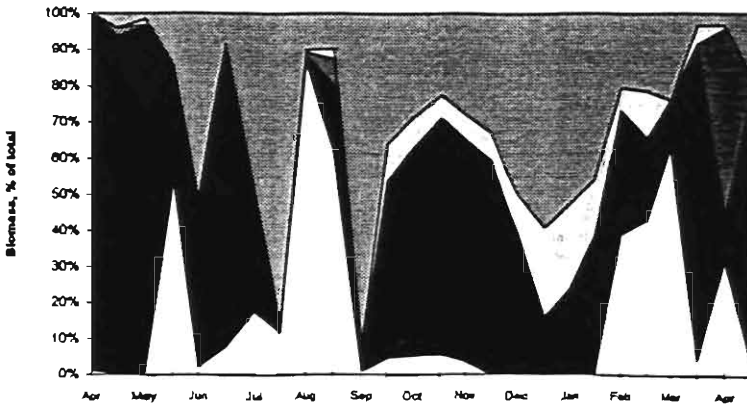
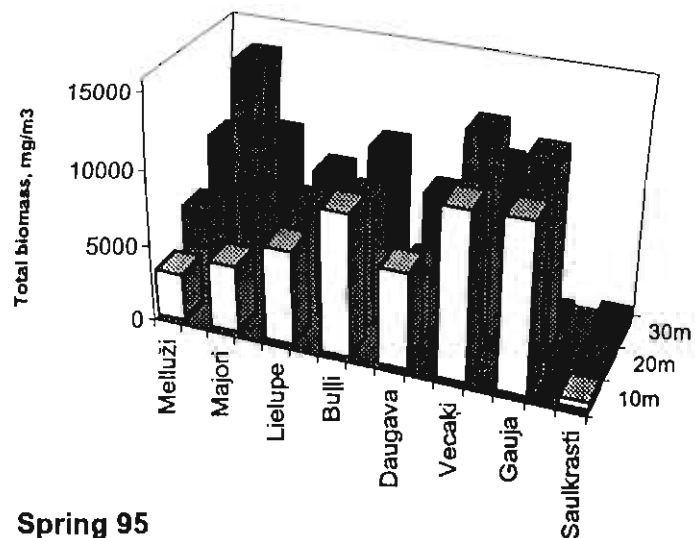
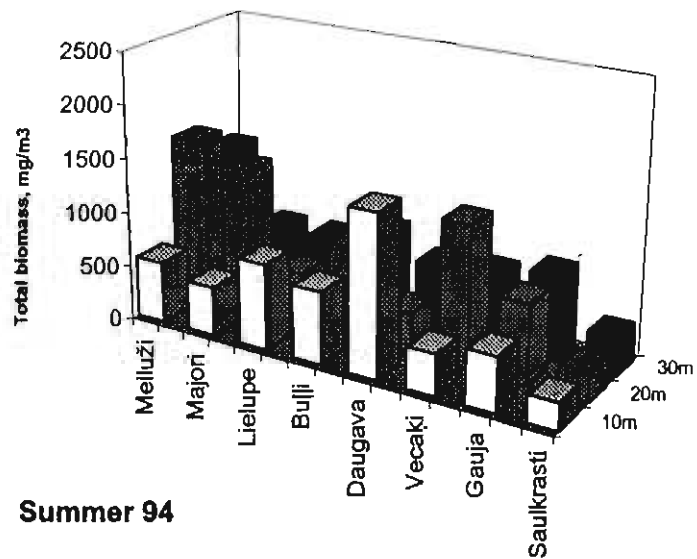


Fig.3. The role of different algal groups in the formation of phytoplankton community structure of the Gulf of Riga (Littoral, 1995/1996).

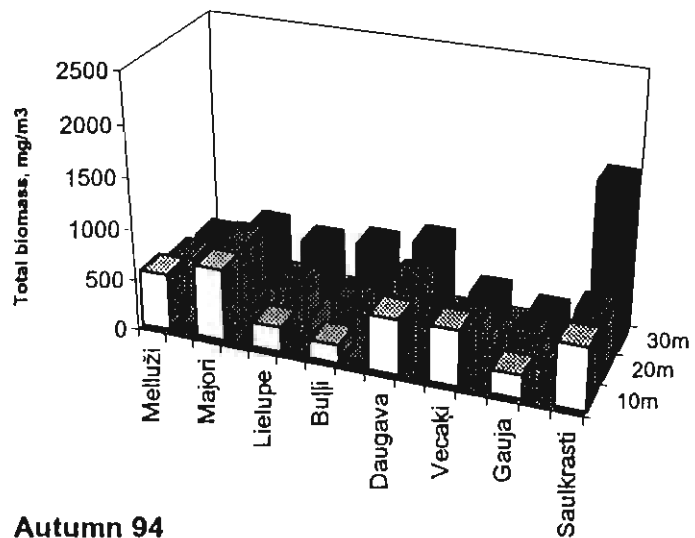
□ Nostocophyceae ■ Diatomophyceae ■ Dinophyceae □ Chlorophyceae □ Cryptophyceae



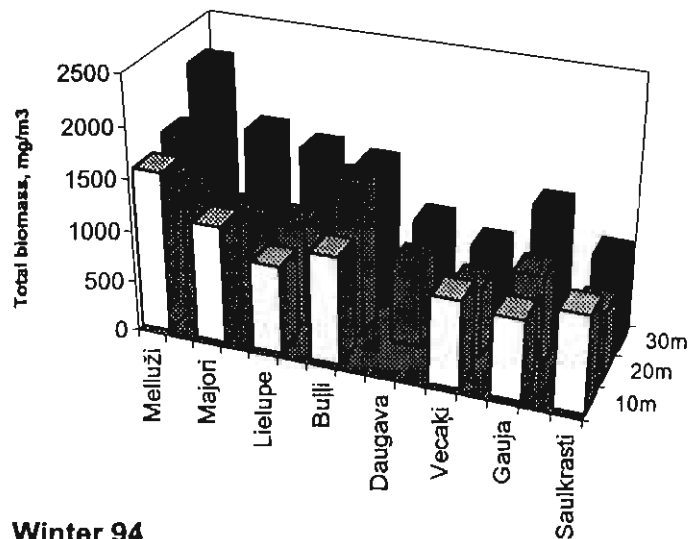
Spring 95



Summer 94



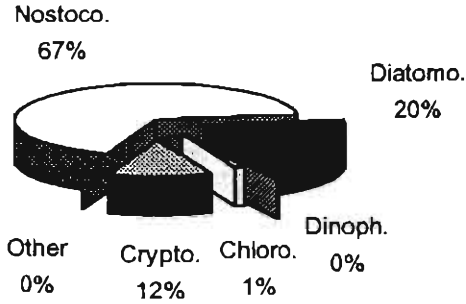
Autumn 94



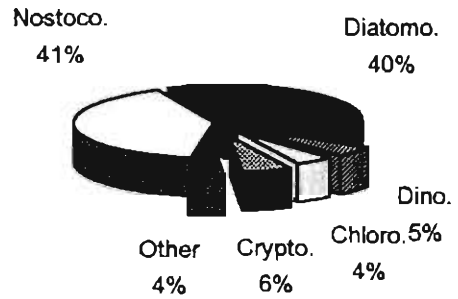
Winter 94

Fig.4. Areal distribution of phytoplankton biomass along the nearshore area of the Gulf of Riga (mean values for 0-10m layer)

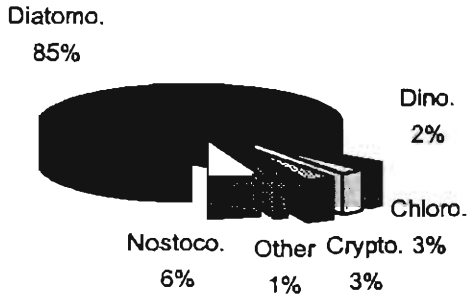
**MELLUŽI, July 1994,**  
10m station, 0-10m



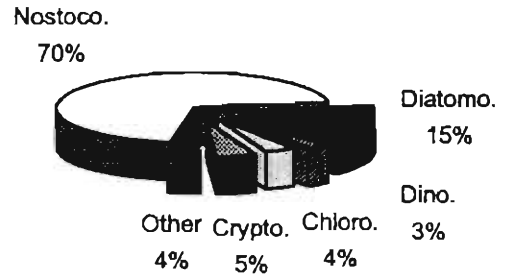
**MELLUŽI, July 1995,**  
10m station, 0-10m



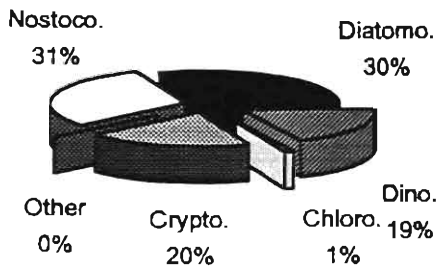
**DAUGAVA, July 1994,**  
10m station, 0-10m



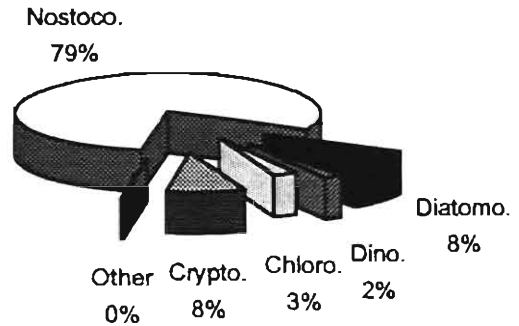
**DAUGAVA, July 1995,**  
10m station, 0-10m



**SAULKRASTI, July 1994,**  
10m station, 0-10m

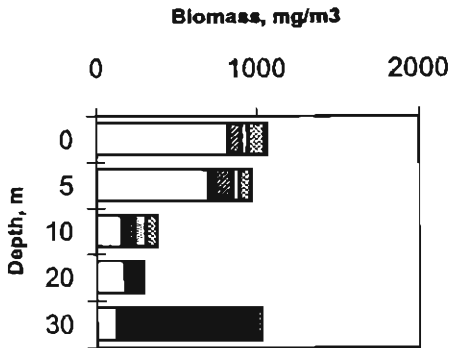


**SAULKRASTI, July 1995,**  
10m station, 0-10m

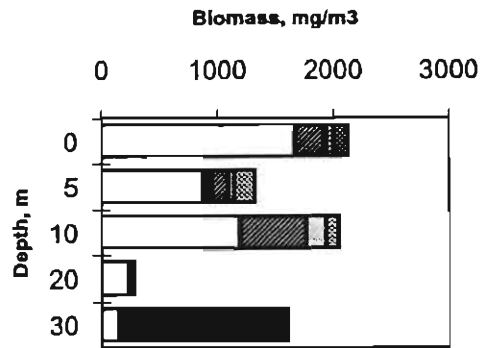


**Fig.5. Phytoplankton community structure of the southern part of the Gulf of Riga in summers 1994/1995. Nostoco.-Nostocophyceae; Diatomo.-Diatomophyceae; Dino.-Dinophyceae;Chloro.-Chlorophyceae;Crypto.-Cryptophyceae;Other- other classes of**

Melluzi, July 1995, 30m station



Daugava, July 1995, 30m station



Saulkrasti, July 1995, 30m station

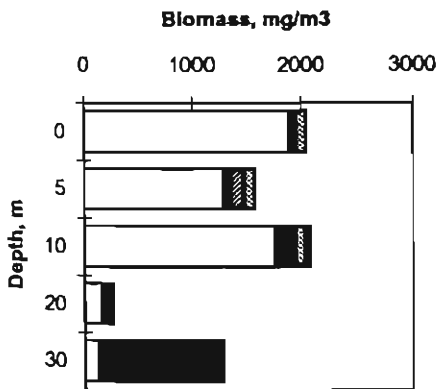


Fig.6. Vertical distribution of phytoplankton biomass in the southern part of the nearshore area of the Gulf of Riga during summer 1994/1995.

- Nostocophyceae
- Diatomophyceae
- ▨ Dinophyceae
- ▤ Chlorophyceae
- ▧ Cryptophyceae

Year 1994, summer, autumn, late autumn, spring

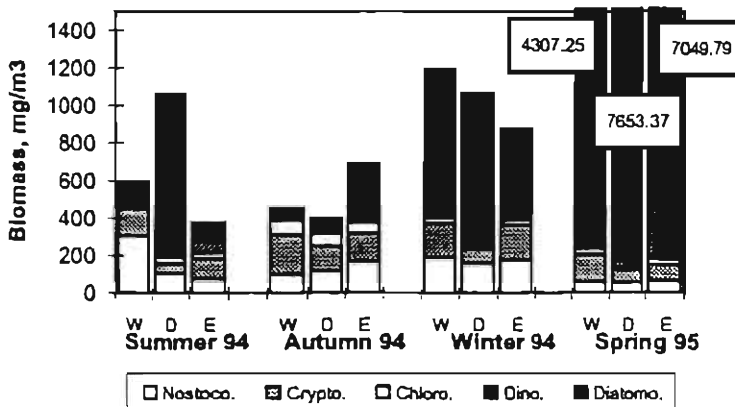


Fig.7. Distribution of phytoplankton biomass along the coastal zone of the Gulf of Riga and the role of different groups in formation of phytoplankton community structure.

Table 1

LIST OF PHYTOPLANKTON SPECIES AND THEIR AVERAGE BIOMASS IN THE UPPER WATER LAYER OF THE NEARSHORE AREA OF THE GULF OF RIGA IN 1994/1996 (SUBLITTORAL).

Taxa	Spring 95	Spring 96	Summer 94	Summer 95	Autumn 94	Autumn 95	Winter 94
<b>Cyanophyta</b>							
<b>Nostocophyceae</b>							
ANABAENA SPIROIDES			5.00	19.81	5.00		2.94
ANABAENA FLOS-AQUAE					5.27		
APHANIZOMENON FLOS-AQUAE	16.14	41.05	387.81	973.32	11.32	15.18	28.92
CHROOCOCCUS TURGIDUS	1.59		1.12	8.36		0.80	
LIMNOTHRIX PLANCTONICA	0.86						
MERISMOPEDIA ELEGANS	7.86						
MERISMOPEDIA PUNCTATA	1.12		1.12		0.68		0.84
MICROCYSTIS AERUGINOSA		2.25	2.89	2.43	2.37	1.50	
MICROCYSTIS REINBOLDII			0.56				
MICROCYSTIS WESENBERGII			2.25	8.23	1.12		
NODULARIA SPUMIGENA			149.65	167.93	13.35		
PLANKTOLYNGBYA LIMNETICA	1.16			0.43	2.89		0.51
PLANKTOTHRIX AGARDHII					0.28		
SNOWELLA LACUSTRIS	53.53	10.14	11.78	33.57	156.30	54.08	139.61
WORONICHINIA COMPACTA	3.37		4.68	3.37	69.05	7.16	6.73
<b>Chromophyta</b>							
<b>Chrysophyceae</b>							
DINOBRYON BALTICUM	1.95						
SYNURA UVELLA	0.45						
<b>Diatomophyceae</b>							
ACHNANTHES TAENIATA	9.62	729.34			3.58	3.46	1.02
ACTINOCYCLUS OCTONARIUS	652.38					16.84	387.41
AMPHORA OVALIS	14.97				7.48	5.61	13.47
AMPHORA SP.	5.61						
ASTERIONELLA FORMOSA	11.53	7.06	18.64				2.69
AULACOSEIRA ITALICA							
VAR. TENUISSIMA	14.04				25.61	12.63	
CALONEIS AMPHISBAENA	3.37						
CHAETOCEROS AFFINIS		31.92					
CHAETOCEROS CRINITUS			15.44				
CHAETOCEROS DANICUS	3.88	3.75	1.86	2.39		4.22	2.79
CHAETOCEROS HOLSATICUS	10.91	149.37	1.14		0.66		1.39
CHAETOCEROS SIMILIS	13.59	12.22					
CHAETOCEROS WIGHAMII	14.60	212.83	1.62	1.82	2.32	1.68	1.61
CHAETOCEROS SP.	4.32						
COCCONEIS PEDICULUS	2.25	4.49		1.96	5.91	2.24	2.97
COSCINODISCUS GRANII	369.80	89.82			105.90	65.17	130.34
CYCLOTELLA RADIOSA	64.80	22.08		57.91	3.37	3.37	
CYCLOTELLA SP.	21.33		82.73	1.12	39.17		77.22
CYMBELLA HELVETICA	5.61						
DIATOMA ELONGATUM	54.23	240.21	40.42	11.23	1.12	4.49	1.68
DIATOMA VULGARE	28.55	63.22		6.74	14.70		11.72
ENTOMONEIS PALUDOSA							10.10
FRAGILARIA CAPUCINA	5.32	6.06			8.17		2.69
FRAGILARIA CONSTRUENS	0.22						10.94

Taxa	Spring 95	Spring 96	Summer 94	Summer 95	Autumn 94	Autumn 95	Winter 94
FRAGILARIA CROTONENSIS	2.68	3.14	3.37		1.35	0.67	1.23
MELOSIRA ARCTICA	23.39	150.82			99.65		
MELOSIRA ISLANDICA	7.75	13.62		29.08			
MELOSIRA LINEATA	9.36	11.23					
MELOSIRA MONILIFORMIS		40.42			33.68		
MELOSIRA NUMMULOIDES	21.76	83.90			36.44		1.64
MELOSIRA VARIANS	29.40	33.01			25.54		
MERIDION CIRCULARE	7.43	5.24				2.24	
NAVICULA CRYPTOCEPHALA	1.68	4.04			6.46	1.35	0.98
NAVICULA TRIPUNCTATA	1.35						
NAVICULA LANCEOLATA	2.12	2.92					
NAVICULA MENISCULUS	1.46	2.92					
NAVICULA RYNCHOCEPHALA	2.57	4.49					
NAVICULA SP.	2.99		1.79	2.25	16.06		3.47
NITZSCHIA ACICULARIS	7.02	11.38	166.57	0.81	0.60		0.69
NITZSCHIA FRIGIDA	2.13	6.43			1.80		
NITZSCHIA LONGISSIMA	4.04	9.43					
NITZSCHIA SIGMOIDEA	31.76	26.95					26.94
RHOICOSPHENIA CURVATA	0.94				0.44		0.66
SKELETONEMA COSTATUM	5.59	26.85	252.02	137.05	37.31	5.54	0.90
SKELETONEMA SUBSALSUM			38.27	3.51	2.10		
SYNEDRA ACUS	8.84	3.93	19.65		3.93		
SYNEDRA ULNA	13.38	9.60					
TABELLARIA FENESTRATA	17.80		1.68				1.68
THALASSIONEMA NITZSCHIOIDES	6.74						
THALASSIOSIRA BALTICA	6602.83	11551.01	200.31	167.07	339.89	2608.18	714.94
THALASSIOSIRA LEVANDERI	10.86	8.85			6.06	21.05	197.02
THALASSIOSIRA PSEUDONANA	2.60	1.29	1.49	0.99		0.13	
<b>Dinophyceae</b>							
AMYLAX TRIACANTHA			11.23		6.68		
DINOPHYSIS ACUMINATA	21.77	20.21	69.90	65.26	30.18	26.94	25.61
DINOPHYSIS NORVEGICA			22.46				
EBRIA TRIPARTITA	1.04	1.04	1.24	18.68	2.05	1.00	0.58
GLENODINIUM PAULULUM	2.55			9.30	3.37		
GYMNODINIUM LANTZSCHII			0.56				
GYMNODINIUM SP.		4.49			41.26	4.69	3.33
HETEROCAPSA TRIQUETRA	7.65	14.24	1.73	3.14	13.30	1.57	
KATODINIUM ROTUNDATUM	14.85						
PERIDINIELLA CATENATA	521.65	1230.24	17.81				
PERIDINIOPSIS BALTICUM	35.09	12.91	20.70		6.93		
PERIDINIOPSIS POLONICUM	17.42	3.37					4.63
PHALACROMA ROTUNDATA		22.46	22.46	56.14			
PROROCENTRUM BALTICUM	1.57	1.10	1.24	1.32	1.11	0.79	1.57
PROROCENTRUM SCUTELLUM	1.12			0.94			0.28
PROTOPERIDINIUM BIPES	17.96	17.96	33.67	17.96			
PROTOPERIDINIUM BREVIPES	24.81		21.47	19.09	11.45	9.54	9.54
PROTOPERIDINIUM PELLUCIDUM	22.46				11.22		
<b>Cryptophyceae</b>							
CHROOMONAS BALTICA		1.89					
HEMISELMIS VIRESCENS	17.27	2.31	43.41	42.42	51.59	6.55	105.43
PLAGIOSELMIS PROLONGA	9.17	6.94	9.11	6.10	12.20	4.96	10.83
RHODOMONAS BALTICA	5.29			24.61			

Taxa	Spring 95	Spring 96	Summer 94	Summer 95	Autumn 94	Autumn 95	Winter 94
RHODOMONAS MARINA			28.96	18.02	50.67		
TELEAULAX ACUTA	74.32	27.03	42.85	39.83	71.41	36.03	19.46
TELEAULAX AMPHIOXEIA	43.94	23.31	43.24	28.20	63.99	55.70	33.33
<b>Chlorophyta</b>							
<b>Chlorophyceae</b>							
ANKISTRODESMUS FALCATUS	1.17	5.05				0.21	
ANKISTRODESMUS FUSIFORMIS	1.18						
ACTINASTRUM HANTZSCHII			2.43	1.01			
BOTRYOCOCCUS BRAUNII	4.49						
CLOSTERIUM ACUTUM	11.86						
CLOSTERIUM GRACILE	1.11						
COELASTRUM MICROPORUM			24.45			8.15	
DICTYOSPHAERIUM PULCHELLUM			6.91	4.60			4.60
MONORAPHIDIUM CONTORTUM	14.03	15.88	4.34	21.64	59.69	6.45	20.68
MONORAPHIDIUM SCUTELLUM	0.28						
OOCYSTIS BORGEI	8.98	5.61	4.57	6.78	10.11	8.02	2.58
OOCYSTIS SOLITARIA				7.02			2.10
OOCYSTIS SUBMARINA	2.89		6.17	15.48	6.90		2.71
PEDIASTRUM BORYANUM	27.10	27.10	31.85	12.04	13.55		13.55
PEDIASTRUM DUPLEX	4.15		12.02	4.15	1.73		2.07
PEDIASTRUM TETRAS		4.49	1.12				
SCENEDESMUS ACUMINATUS	7.69	5.44	6.05	3.02	1.51		1.51
SCENEDESMUS ELIPTICUS	2.10	1.80	1.12	6.12	0.84		1.91
SCENEDESMUS QUADRICAUDA	3.59	2.34	6.47	3.72	6.43	0.65	1.89
<b>Euglenophyceae</b>							
EUGLENA VIRIDIS		3.37	3.37		3.37		
EUTREPTIA LANOWII	1.01		15.72				
<b>Prasinophyceae</b>							
PYRAMIMONAS SP.	28.27	19.71	83.42	46.01	24.25		10.77

Table 2

THE VALUES OF PHYTOPLANKTON STANDING STOCK (MG/M3) IN THE NEARSHORE AREA (SUBLITTORAL) OF THE GULF OF RIGA IN DIFFERENT SEASONS 1994/1996 (0-10M LAYER).

Season		Spring			Summer			Autumn			Late autumn
		Spring 95	Spring 96	Spring 95+96	Summer'94	Summer'95	Summer 94+95	Autumn 94	Autumn 95	Autumn 94+95	Late autumn'94
Nostocophyceae mg/m3	Min.	6.3	5.5	5.5	1.7	161.8	1.7	1.3	25.3	1.3	61.8
	Max.	242.7	93.0	242.7	1709.5	2014.0	2014.0	458.5	119.9	458.5	286.5
	Mean	59.9	17.6	77.4	393.7	1068.7	585.5	137.9	68.2	120.8	161.6
	SD	42.2	24.3	198.0	415.0	547.0	547.0	91.7	24.9	86.0	46.6
	n	72.0	13.0	85.0	68.0	27.0	95.0	77.0	25.0	102.0	66.0
Diatomophyceae mg/m3	Min.	105.9	4417.3	9.6	0.1	5.4	0.1	0.4	21.9	0.4	183.4
	Max.	24690.9	19867.5	24690.9	3737.0	1121.9	3737.0	2704.5	5487.0	5487.0	2427.1
	Mean	6862.8	12754.1	7526.6	221.6	190.9	211.5	247.1	2515.0	802.9	780.6
	SD	5152.3	4642.1	5553.8	550.6	252.2	471.9	462.2	1160.8	1200.8	477.6
	n	72.0	14.0	86.0	49.0	24.0	73.0	77.0	25.0	10.2	66.0
Dinophyceae mg/m3	Min.	0.6	123.0	0.6	0.8	7.1	0.8	0.4	2.2	0.4	1.6
	Max.	3006.0	2752.5	3006.0	348.0	565.9	565.9	81.0	65.1	81.0	123.5
	Mean	272.6	1106.2	391.5	65.3	84.9	71.3	19.9	20.4	20.0	22.4
	SD	538.0	856.7	660.8	66.9	110.2	82.5	16.5	15.6	16.2	19.3
	n	67.0	14.0	81.0	61.0	27.0	88.0	63.0	19.0	8.2	54.0
Chlorophyceae mg/m3	Min.	0.9	7.8	0.9	0.3	11.2	0.3	8.3	0.7	0.7	4.7
	Max.	61.8	52.8	61.8	164.2	173.8	173.8	190.0	28.8	190.0	49.5
	Mean	22.1	22.8	22.2	18.9	47.8	27.3	63.8	11.3	51.2	26.1
	SD	16.2	11.6	15.5	30.6	30.3	33.1	42.1	7.5	43.2	10.3
	n	72.0	14.0	86.0	65.0	27.0	92.0	76.0	24.0	100.0	66.0
Cryptophyceae mg/m3	Min.	10.4	1.8	1.8	13.0	41.7	13.0	11.6	4.3	4.3	58.8
	Max.	531.3	161.8	531.3	701.5	235.1	701.5	544.8	271.7	544.8	327.8
	Mean	94.6	35.5	84.9	109.9	102.6	107.8	148.9	72.5	130.2	154.8
	SD	93.9	45.2	90.4	100.0	49.3	83.2	120.6	62.7	113.3	54.3
	n	72.0	14.0	86.0	68.0	27.0	95.0	77.0	25.0	10.2	66.0
Total Biomass mg/m3	Min.	224.3	4575.8	224.3	138.9	328.4	139.9	65.2	171.0	65.2	381.2
	Max.	28142.8	21578.4	28142.8	4074.0	2445.5	4074.0	3105.8	5636.9	5636.9	2774.2
	Mean	7304.3	13948.2	8257.6	737.8	1499.2	952.0	626.1	2681.9	1130.0	1141.3
	SD	5429.1	5378.6	5910.8	636.4	621.3	716.8	502.1	1145.8	1136.4	481.8
	n	72.0	14.0	84.0	69.0	27.0	96.0	77.0	25.0	102.0	66.0
Chlorophyll a mg/m3	Min.	3.9	1.7	1.7	1.6	0.1	0.1	0.7	0.9	0.7	0.5
	Max.	34.3	12.1	34.3	10.4	13.3	13.3	13.1	7.8	13.1	7.6
	Mean	19.3	6.1	18.2	4.1	4.8	4.3	5.4	5.6	5.5	3.7
	SD	7.6	3.1	4.5	2.0	3.9	2.6	2.6	1.6	2.4	1.2
	n	42.0	19.0	61.0	69.0	26.0	95.0	76.0	25.0	101.0	58.0



Table 4

## Corellations matrices for nearshore area of the Gulf of Riga.

Spring 1995-1996	Chl a	Nostoco.	Diatomo.	Dino.	Chloro.	Crypto.	it.tot.biom.
Chl a	1.00						
Nostoco.	0.06	1.00					
Diatomo.	***0.46	-0.02	1.00				
Dino.	***0.45	0.10	**0.57	1.00			
Chloro.	-0.14	0.12	**0.34	***0.40	1.00		
Crypto.	0.18	*0.24	*0.22	**0.29	***0.47	1.00	
Fit.tot.biom.	***0.48	0.00	1.00	***0.65	***0.37	*0.25	1.00
Temp.	0.11	0.17	**0.29	***0.52	***0.41	***0.55	**0.34
Seki	***-0.36	0.04	-0.19	-0.21	0.07	**0.33	-0.21
pH	***0.38	**0.34	0.19	**0.33	0.19	***0.43	*0.22
Cl	-0.11	0.02	*-0.25	***-0.47	***-0.38	*-0.28	**0.28
S	-0.11	0.02	*-0.25	***-0.47	***-0.38	*-0.28	**0.28
O2,ml	***0.46	*0.24	**0.34	***0.43	0.19	***0.39	***0.37
Saturat.	***0.38	*0.24	***0.37	***0.52	**0.31	***0.52	***0.41
BOD/5	**0.32	-0.19	***0.56	***0.61	*0.25	0.08	***0.59
NH4	-0.16	0.15	**0.32	**0.31	-0.01	0.01	**0.33
NO2	0.08	*-0.28	***0.52	***0.40	0.13	0.00	***0.53
NO3	0.06	-0.19	**0.33	**0.33	0.13	0.02	**0.34
PO4	-0.21	-0.09	*-0.27	***-0.62	**0.34	**0.29	**0.33
Tot-P	0.02	0.00	0.14	**0.29	*0.25	0.04	0.11
Silica	**0.29	-0.08	-0.02	0.10	**0.30	0.14	0.00
PN	**0.32	***-0.45	-0.16	-0.15	*0.23	-0.06	-0.18
PC	0.06	**0.31	*-0.27	-0.21	-0.04	0.09	**0.30
DON	-0.20	**0.33	*-0.24	0.16	**0.33	0.04	*-0.25

Summer 1994-1995	Chl a	Nostoco.	Diatomo.	Dino.	Chloro.	Crypto.	it.tot.biom.
Chl a	1.00						
Nostoco.	*0.26	1.00					
Diatomo.	0.18	-0.07	1.00				
Dino.	-0.17	0.01	-0.13	1.00			
Chloro.	0.11	0.14	0.11	**0.29	1.00		
Crypto.	0.20	*0.21	-0.11	-0.19	***0.36	1.00	
Fit.tot.biom.	**0.33	***0.79	***0.57	0.02	**0.31	*0.24	1.00
Temp.	*0.22	-0.06	0.11	-0.13	-0.20	**0.28	0.02
Seki	-0.07	***0.35	*-0.23	0.09	**0.31	-0.02	0.03
pH	**0.27	***0.42	0.00	0.04	-0.02	*0.22	0.37
Cl	-0.16	0.17	***-0.60	*0.24	0.10	*-0.22	-0.20
S	-0.16	0.17	***-0.59	*0.24	0.10	*-0.22	-0.20
O2,ml	**0.28	***0.51	0.17	-0.03	0.16	*0.22	***0.54
Saturat.	**0.32	***0.39	0.18	-0.08	0.05	**0.29	***0.45
BOD/5	0.06	**0.32	0.06	-0.13	0.07	0.18	**0.30
NH4	**0.27	***-0.42	-0.04	-0.11	***-0.36	-0.03	***-0.50
NO2	-0.06	***-0.43	***0.45	-0.15	0.05	-0.10	-0.12
NO3	-0.01	**0.30	***0.49	-0.18	0.05	-0.11	0.07
PO4	-0.23	***-0.41	0.07	-0.15	-0.16	-0.01	**0.33
Tot-P	0.01	*0.25	-0.07	0.00	***0.37	0.00	*0.23
Silica	-0.03	***-0.52	0.08	-0.14	-0.05	0.01	***-0.39

\* P&gt;0.05, \*\* P&gt;0.01, \*\*\* P&gt;0.001

Table 4 cont.

Autumn 1994-199	Chl a	Nostoco.	Diatomo.	Dino.	Chloro.	Crypto.	it.tot.biom.
Chl a	1.00						
Nostoco.	0.18	1.00					
Diatomo.	0.07	-0.15	1.00				
Dino.	0.12	0.05	0.00	1.00			
Chloro.	***0.32	***0.40	***-0.42	0.16	1.00		
Crypto.	***0.40	0.05	***-0.35	*0.24	***0.43	1.00	
Fit.tot.biom.	0.15	-0.06	***0.99	0.05	***-0.33	*-0.24	1.00
Temp.	***0.40	***0.33	**0.27	*0.20	***0.50	***0.40	-0.19
pH	***0.44	0.17	***0.41	*0.24	0.17	0.12	***0.47
Cl	***-0.37	***-0.45	***0.38	0.06	**0.31	*-0.20	***0.35
S	***-0.37	***-0.45	***0.38	0.06	**0.31	*-0.20	***0.35
O2,ml	***0.49	**0.28	***0.37	*0.23	*0.25	0.15	***0.44
Saturat.	-0.04	0.07	***-0.44	***0.43	***0.35	***0.46	***-0.41
NH4	-0.10	-0.02	***-0.70	0.00	*0.25	**0.27	***-0.70
NO2	0.17	-0.05	**0.26	-0.14	***-0.33	**0.26	*0.23
NO3	***-0.36	*-0.22	*-0.22	**0.28	**0.32	*-0.24	**0.29
PO4	**0.29	0.08	-0.18	***-0.34	*-0.20	**0.30	*-0.23
Silica	**0.28	0.02	***-0.55	-0.17	0.07	0.01	***-0.58
Tot-N	***-0.57	***0.33	***-0.50	***0.47	**0.30	0.06	***-0.43
PN	-0.18	**0.30	0.01	0.06	***-0.44	***-0.32	**0.30
PC	-0.03	-0.14	***-0.44	-0.06	***0.32	0.05	*-0.23

Winter 1994	Chl a	Nostoco.	Diatomo.	Dino.	Chloro.	Crypto.	it.tot.biom.
Chl a	1.00						
Nostoco.	0.19	1.00					
Diatomo.	0.23	0.11	1.00				
Dino.	-0.05	-0.22	*-0.26	1.00			
Chloro.	0.13	0.09	0.16	-0.12	1.00		
Crypto.	0.03	0.07	-0.11	-0.02	-0.02	1.00	
Fit.tot.biom.	0.25	0.21	***0.99	-0.24	0.19	0.01	1.00
Temp.	0.16	0.12	***0.62	-0.11	0.10	-0.01	***0.63
Seki	-0.60	***-0.60	-0.05	0.06	-0.05	-0.24	-0.11
pH	-0.16	-0.09	***-0.61	*0.28	-0.16	0.21	***-0.59
Cl	-0.02	0.07	***0.50	*-0.32	0.25	-0.06	***0.50
S	-0.02	0.07	***0.50	*-0.32	0.25	-0.06	***0.50
O2,ml	-0.20	-0.20	***-0.60	*0.26	-0.06	0.08	***-0.60
Saturat.	-0.20	-0.23	**0.37	*0.26	0.04	0.11	**0.37
BOD/5	0.06	0.13	0.11	-0.17	0.11	-0.03	0.11
NH4	0.10	0.06	**0.33	0.18	-0.19	-0.13	**0.34
NO2	-0.01	-0.08	***-0.54	*0.31	-0.16	0.04	***-0.53
NO3	0.11	-0.09	**0.34	0.09	-0.08	0.05	**0.35
PO4	0.23	-0.05	-0.03	-0.03	-0.21	0.04	-0.04
Tot-P	*0.29	-0.10	0.21	-0.07	0.06	-0.05	0.19
Silica	0.00	-0.12	***-0.47	*0.27	*-0.28	-0.01	***-0.48
PN	-0.13	0.03	-0.24	-0.10	-0.20	-0.24	*-0.27
PC	0.24	-0.14	-0.11	-0.11	*0.28	***-0.41	-0.14

\* P>0.05, \*\* P>0.01, \*\*\* P>0.001

48-4-doc : version of 5 January 1998.

Manuscript prepared to be submitted to the *Journal of Plankton Research*

## Effects of nutrient enrichment on the growth rates and community structure of summer phytoplankton from the Gulf of Riga, Baltic Sea.

Maija BALODE<sup>1</sup>, Ingrida PURINA<sup>1</sup>, Christian BÉCHEMIN<sup>2</sup> and Serge Y. MAESTRINI<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Institute of Aquatic Ecology, University of Latvia, Miera iela 3, LV-2169 Salaspils, Latvia; E-mail: maija@hydro.edu.lv. <sup>2</sup>Centre de Recherche en Ecologie Marine et Aquaculture de L' Houmeau (CNRS-IFREMER), B.P. 5, 17137 L' Houmeau, France

---

**Abstract:** In mid-July 1996, water from a station in the Gulf of Riga, somewhat influenced by river discharge, was filtered through 150 µm mesh. Ten-litre aliquots were spiked with different combinations of nutrients and exposed for ten days to natural light. The different dissolved inorganic nitrogen pools became exhausted, while significant amounts of phosphorus and silicon remained available. Ammonium was taken up before nitrate; but the nitrate-preference index indicated that, in some cultures nitrate uptake could have started at ~7.5 µM ammonium. In the original assemblage 29 species were found, belonging to five algal phyla. Cryptophytes and chlorophytes dominated the numbers, while diatoms and cyanobacteria contributed most to the total biomass. Though dinoflagellates contributed little to the numbers, the toxic species *Dinophysis acuminata* contributed 5 % of the total biomass. Although not present in final assemblages, the diatom *Skeletonema costatum* was the fastest grower during the first three days of culture, with 1.3 to 1.7 div. day<sup>-1</sup>. The cyanobacterium *Microcystis reinboldi* also grew fast during these three days, with 0.5 to 1.7 div. day<sup>-1</sup>, then its growth slowed. In contrast, growth rates of the chlorophyte *Oocystis boregi* and of the cyanobacteria *Microcystis wesenbergii* and *Snowella lacustris* were highest between day 3 and end of the culture period, with >1 div. day<sup>-1</sup>.

<sup>1</sup>. At the end of the culture period, 17 out of the original 29 species had disappeared, including all the dinoflagellates but one, and all the diatoms but one. Only one cyanobacterium out of five disappeared, however, but species numbers of both chlorophytes and cryptophytes halved. The chlorophyte *Oocystis borgei* increased its biomass from 7.7 % to 51.0 % of the total, while the cyanobacteria *Microcystis reinboldii* and *Snowella lacustris* increased theirs, respectively from 0.1 % to 10.8 %, and from 12.4 % to 63.5 %. The nine other species were not eliminated, but their contributions to both the final standing stocks and biomasses were lower than in the original assemblage. Five species not found in the original assemblage were recorded at the end of the experiment. These species were the cyanobacterium *Microcystis wesenbergii*, which grew in all cultures (1.8 to 18.4% of final biomass) and four other species that were significantly present on occasion: the chlorophyte *Scenedesmus acutus*, the cyanobacterium *Merismopedia punctata*, and the diatoms *Fragilaria crotonensis* and *Thalassiosira pseudonana*. Additionally, the euglenophyte *Eutreptiella gymnastica* and the prasinophyte *Prasimonas* sp., were not seen in the initial community, but each became a significant component of most in most of the cultures after 3 days, only to disappear again (in all but one treatment) by the end of the culture period, however. Overall, the cryptophytes were a large or the largest component of the standing stock after three days, while diatoms contributed most to the total biomass; nonetheless, contribution by other taxa was still significant. At the end of the experiment, chlorophytes and cyanobacteria were the dominant taxa, while contributions by other taxa to both the standing stock and the biomass were negligible, except in iron- and (Co+Mn+Mo)-supplemented cultures.

In cultures to which iron had been added, the nitrogen yield index was significantly higher than for similar nutrient conditions but without iron: 1.4 - 1.5  $\mu\text{g}$  chlorophyll *a.*  $\mu\text{g}$  at<sup>-1</sup> N, i.e. 2.4 times the corresponding mean value in other cultures, and higher than the value usually reported (1.1). The ability to sustain growth from uptake of DOM and N<sub>2</sub> fixation, combined with production of allelopathic substances may have enabled the cyanobacteria to dominate the assemblages by the end of the culture period, 10 days after the start.

---

## Introduction

Eutrophication is a major environmental problem in the Baltic Sea (Richardson, 1990; Nehring, 1992). An increase in algal biomass is the most commonly observable consequence (Horstmann, 1975; Cederwall and Elmgren, 1990; Schulz *et al.*, 1997). Change in the phytoplankton community structure has been also marked (Wulff *et al.*, 1986). One striking change has been the increased distribution in space and time of toxic phytoplankton blooms (Kahru *et al.*, 1994; Leppänen *et al.*, 1995; Balode, 1996).

Nitrogen has been most invoked as the principal nutrient limiting the algal growth potential in the Baltic Sea (Sen Gupta, 1972; Fonselius, 1978; Granéli *et al.*, 1990; Kivi *et al.*, 1993). Waters influenced by river discharge are different, however. Lignell *et al.* (1992) observed that phytoplankton carbon uptake rate and biomass were P-limited in a fjord-like inlet with low salinity on the south-west coast of Finland, whereas in the open sea both nitrogen and phosphorus were equally limiting. Pitkänen and Tamminen (1995) showed that from the river Neva to the open part of the Gulf of Finland, there were associated gradients of salinity, nutrient ratio and limiting nutrients: phosphorus was the single limiting nutrient in the river, nitrogen was first limiting and phosphorus was the second limiting nutrient in the transition zone, while nitrogen was the single limiting nutrient in the open gulf.

Human activities have significantly increased the input of nitrogenous and phosphorus nutrients to estuarine and coastal waters. In contrast, the silicon concentration has remained constant or has even decreased in river discharge, as a result of large blooms of diatoms stimulated by loading of nitrogen and phosphorus in freshwater, and subsequent exhaustion of the natural silicon content before mixing with seawater (Schelscke and Stoermer, 1972; Egge and Aknes, 1992). Hence, by and large, along with increased eutrophication in coastal waters, N:Si and P:Si nutrient ratios have increased (Rahm *et al.*, 1996), and silicon limitation has become potentially more likely (Officer and Ryther, 1980; Conley *et al.*, 1993; Ragueneau *et al.*, 1994).

In the Gulf of Riga, on the basis of dissolved inorganic nutrient ratios recorded in late 1980s (from February to October 1989), Yurkovskis *et al.* (1993) inferred that the phytoplankton in the whole gulf was phosphorus-limited, while in the Baltic proper nitrogen was the limiting nutrient. From these results as well as from those showing that the open-sea waters of the Baltic are currently nitrogen-limited (Granéli *et al.*, 1990; Kivi *et al.*, 1993), Pöder and Jaanus (1995) suggested that a shift from phosphorus to nitrogen limitation should be expected in the Irbé Strait area, which separates the Gulf of Riga and the Baltic Proper. Samples collected in summer 1993-94 did not show any shift from the gulf to the open sea, however, as nitrogen was the limiting nutrient in both the Baltic Proper and the Gulf of Riga. Further,

records of nutrient concentrations and comparison with previous long-term data showed (Yurkovskis *et al.*, 1994) to show that drastic changes have occurred in the Gulf of Riga in the 1990s. Since late 80s or early 90s, the mean nitrate concentration has progressively decreased: from  $\sim 18 \mu\text{M}$  in 1991 to  $\sim 10 \mu\text{M}$  in 1993, in the upper (0-10 m) layer, in February; and from  $\sim 3.5 \mu\text{M}$  in 1989 to  $\sim 0.5 \mu\text{M}$  in 1994, in the same layer, in August, while in deeper (20-50 m) waters in August, they have decreased from  $\sim 22 \mu\text{M}$  in 1991 to  $\sim 5 \mu\text{M}$  in 1994. During the same period, concentrations of phosphorus have risen, leading to a situation of nitrogen limitation.

From DIN:DIP  $[(\text{NO}_3+\text{NO}_2+\text{NH}_4):\text{PO}_4]$  values and enrichment bioassays carried out with the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* and the diatom *Phaeodactylum tricorutum*, Maestrini *et al.* (1997) concluded that phosphorus was the most limiting nutrient in the nitrogen-rich waters that occur in early spring in the southern-eastern part of the Gulf, an area influenced by river discharge; in late spring, with the decrease of the total dissolved inorganic nitrogen (DIN) pool, nitrogen and phosphorus played similar roles. In deeper layers of this area and on the western side of the gulf, out of the freshwater plume, nitrogen was the limiting nutrient. In summer, when river discharge was lowest, all DIN concentrations were low and the whole area was nitrogen-limited. On some occasions, iron also appeared to be a potential secondary limiting nutrient. In contrast, no results suggested that silicon might limit the phytoplankton biomass.

Overall, since the 90s, potential phytoplankton biomass in the Gulf of Riga is mostly nitrogen-limited. Similar conditions have been suggested as favouring cyanobacterial dominance (Howarth *et al.*, 1988), since nitrogen fixation is supposed to impart a competitive advantage to diazotrophic species in nitrogen-poor waters. In the Gulf of Finland, both Niemi (1979) and Kononen *et al.* (1996) showed that blooms of the nitrogen-fixing species *Nodularia spumigena* and *Aphanizomenon flos-aquae* began in late summer, after an increase in temperature and a decrease in DIN:DIP to values far lower than the Redfield (1934) ratio. On the other hand, fixation of gaseous nitrogen requires sufficient availability of iron (Capone *et al.*, 1990; Rueter *et al.*, 1990; Paerl *et al.* 1994).

Here we report nutrient uptake, increases in algal biomass, and related changes in the species composition resulting from experimental nutrient enrichments in a natural summer assemblage of water slightly influenced by river discharge.

## Methods

Surface water was collected on 15 July 1996, 300 meters off Dubulti beach (1 meter depth), in the south-west coast of the gulf slightly influenced by river discharge (Fig. 1). Seawater was filtered through 150  $\mu\text{m}$  mesh to remove micro-grazers, and distributed into sterile 10-l polycarbonate carboys. Then, spike nutrient enrichments were spiked in (table 1); nitrogen was provided as nitrate, except in two cultures (numbers 7 and 9) which received nitrate plus ammonium, and one culture (number 4) which was supplemented with urea. The carboys were installed in groups of three or four in large bowls filled with water from a natural pond; the temperature did not vary more than  $\sim 4^\circ\text{C}$  within 24 hours; the mean temperature was  $18^\circ\text{C}$ . Cultures were exposed to natural light.

Cultures were shaken at least twice a day. Ammonium (Koroleff, 1969) and phosphate (Murphy and Riley, 1962) concentrations were immediately measured using manual protocols. Other nutrients were analysed later in deep-frozen subsamples by means of a Skalar autoanalyzer: nitrate (reduced to nitrite according to the protocols of Strickland and Parsons, 1972), nitrite (Bendschneider and Robinson, 1952), silicon (Mullin and Riley, 1965), urea (Koroleff, 1976). Chlorophyll *a* (Jespersen and Christoffersen, 1987) was determined after filtration through glassfibre filters (0.45  $\mu\text{m}$  equivalent). Phytoplankton samples (0.2 litre) were preserved with acid Lugol's solution and counted according to Utermöhl (1931). For calculation, the counting unit was a filament or a colony for cyanobacteria and most chlorophytes, and was a cell for other groups and unicellular chlorophytes. Biomass was calculated as biovolume according to the Baltic Marine Biologists' recommendations (Edler, 1979).

## Results

In all cultures, uptake of DIN began without any lag phase, while the phytoplankton biomass increased regularly (Fig. 2). By the end of experiment, in all cultures but two, the DIN pool was almost exhausted: the respective initial concentrations decreased by 93 - 99 % ( $\bar{x} = 96$ ,  $s = 2.0$ ;  $N = 10$ ), either in nitrogen-limited or phosphorus-limited conditions (table 2). In the control, however, only 34 % of DIN was taken up; in culture 6, the most phosphorus-limited (DIN:DIP = 44), only 80 % of the initial DIN was taken up. When ammonium was present with nitrate (cultures 7 and 9), it was taken up before nitrate. Ammonium concentration had greatly decreased by the time uptake of nitrate started (Fig. 3); nevertheless, nitrate was taken up before exhaustion of ammonium. In culture 4, to which urea was added at a concentration of 27.5  $\mu\text{M}$ , the final concentration was 1.5  $\mu\text{M}$ , thus showing an important uptake of this nitrogen source. In contrast, no uptake of natural urea could

be discerned during the experiment. In a few cases, the initial concentration ( $2.5 \mu\text{M}$ ) had slightly increased by the end of the culture period, with the average final concentration being  $3.2 \mu\text{M}$  ( $s = 0.86$ ,  $N = 3$ ). In other cultures, urea concentration decreased to a mean value of  $1.2 \mu\text{M}$  ( $s = 0.80$ ,  $N = 8$ ), but it never became exhausted. Uptake of natural urea hardly ever contributed to the total nitrogen uptake, and when it did it was only slight; it will be neglected hereafter.

The external dissolved inorganic phosphorus (DIP) pool never became exhausted. The maximum total DIP uptake was 82 % of the initial DIP pool (table 2), while the mean DIP uptake was 73 % ( $s = 8.9$ ) of the initial pool. Only in cultures 1 and 7, which initially contained  $7.58 \mu\text{M}$  and  $3.88 \mu\text{M}$  DIP, respectively, did the DIP concentration decrease progressively until the end of the culture period. In the other eight cultures, the minimum in DIP concentration occurred a few days before the end of the culture period. By the end of the culture period, the DIP concentration had increased again, with the final value representing an average increase of 28 % ( $s = 14.5$ ,  $N = 9$ ) over the minimum.

In cultures without Si enrichment, total uptake of silicon was low but the water never became silicon-exhausted; mostly, the initial concentration ( $3.3 \mu\text{M}$ ) decreased to  $1.6 \mu\text{M}$  (table 3). But silicon increased to twice the initial value, the average final concentration being  $6.6 \mu\text{M}$  ( $s = 1.47$ ,  $N = 7$ ). With silicate-enrichment (cultures 7 to 10), the silicon concentration decreased sharply; total silicon uptake ranged from 7.7 to  $21.1 \mu\text{g at. l}^{-1}$ . Nevertheless, at the end of the culture period, large quantities of silicon remained available in three out of these four cultures, although in one culture there remained only  $1 \mu\text{g at. l}^{-1}$  Si.

During the last phase of culture (days 3 to 10), the phytoplankton biomass increased significantly in all cultures. In the unenriched control culture, although practically no inorganic nitrogen was taken up, the chlorophyll a content increased from  $7.6 \mu\text{g l}^{-1}$ , to  $15.9 \mu\text{g l}^{-1}$ . In all nutrient-enriched cultures, the increase in chlorophyll a concentration ranged from  $21.8 \mu\text{g}$  to  $133.6 \mu\text{g l}^{-1}$ , thus indicating high metabolic activity. The maximum in chlorophyll a occurred between days 4 and 7 (Fig. 2). Then, in most cultures chlorophyll a decreased markedly; while in the others, the decline in chlorophyll had only just started when the experiment was ended. In the presence of iron (cultures 8 and 10), the maximum chlorophyll a concentration was 2 to 6 times that in cultures without added iron; the respective ranges of values were 131.2-133.6 and  $21.8$ - $66.6 \mu\text{g l}^{-1}$  (table 2).

In the natural assemblage in the seawater used for the experiment, 29 species were found, belonging to five algal phyla: Chlorophyceae, Cryptophyceae, Bacillariophyceae, Dinophyceae and Nostocophyceae (Table 4). The number of counting units was dominated by cryptomonads (65.3 % of the total numbers), and

chlorophytes (28.6 %), with the dominant species *Plagioselmis prolunga* (40.8 %), *Monoraphidium contortum* (26.6 %) and *Hemiselmis virescens* (18.1 %). Most of the biomass was provided by diatoms and cyanobacteria respectively representing 33.5 % and 22.6 % of the total biomass. The species most abundant in terms of biomass were *Thalassiosira baltica* (31.5 %), *Snowella lacustris* (12.4 %) and *Monoraphidium contortum* (10.4 %).

Dinoflagellates were less abundant in terms both of counting-unit number and biomass. Although representing only 0.2 % of the counting units, the toxic species *Dinophysis acuminata* contributed 5 % to the total biomass.

Many species did not survive long under experimentally modified conditions. Three days after addition of the spike enrichments (table 5), most dinoflagellates and most chlorophytes were no longer evident in counts. In contrast, although they were absent in the final assemblages, two species, *Skeletonema costatum* and *Teleaulax amphyoexia*, did grow during the first three days. The diatom *S. costatum* was the faster grower, its division rates in the ten different spike treatments ranging between 1.3 and 1.7 div. day<sup>-1</sup> (table 6). The highest growth rate occurred under phosphorus-limited conditions (cultures 6 and 8), irrespective of the presence or absence of silicon in the spike addition. Growth rate in the cryptophyte *T. amphyoexia* was somewhat more variable, with six values ranging between 0.7 and 1.2 div. day<sup>-1</sup>, and others 0.4 div. day<sup>-1</sup> or less: the highest growth rates occurred with DIN:DIP >16. On occasion, six other species showed significant growth, but did not significantly contribute to the total biomass, and their growth rates did not reflect any obvious specific trends (table 6). At the end of incubation, 17 out of the 29 original species had disappeared (table 5), and in particular all dinoflagellates but one (*Dinophysis acuminata*) and all diatoms but one (*Thalassiosira baltica*). In contrast, only one cyanobacterium out of the five disappeared. The numbers of chlorophyte and cryptophyte species halved.

Twelve species recorded in the initial assemblage were still present in the different final assemblages. Among them, one chlorophyte (*Oocystis borgei*) and two cyanobacteria (*Microcystis reinboldii*, *Snowella lacustris*) clearly thrived better than companion species in all but a few nutrient-enriched waters. *O. borgei* increased its fractional biomass from 7.7 % to 51.0 % ( $x = 24.4$ ,  $s = 11.2$ ,  $n = 10$ ) (table 7). The fractional biomass of *M. reinboldii* increased from 0.1 % to a maximum of 10.8 % ( $x = 6.7$ ,  $s = 6.6$ ,  $n = 9$ ), and that of *S. lacustris* from 12.4 % to as much as 63.5 % ( $x = 43.6$ ,  $s = 15.1$ ,  $n = 10$ ). The nine other species were not eliminated, but their contributions to both the final respective standing stock and biomass were lower than in the original assemblage.

Five species not found in the original assemblage were recorded at the end of the experiment (table 7). The cyanobacterium *Microcystis wesenbergii* was present in all cultures, including the unenriched control; it contributed from 1.8 to 18.4 % to respective final biomasses ( $\bar{x} = 9.3$ ,  $s = 6.0$ ,  $n = 11$ ). Other species were significantly present on occasion: the chlorophyte *Scenedesmus acutus* in seven cultures out of eleven, the cyanobacterium *Merismopedia punctata* in six cultures, and the diatoms *Fragilaria crotonensis* and *Thalassiosira pseudonana* in three. *M. punctata*, *F. crotonensis* and *T. pseudonana* showed the best growth in metal-supplemented media (cultures 8, 9 and 10). The euglenophyte *Eutreptiella gymnastica* and the prasinophyte *Prasimonas* sp., also not seen in the initial community, were a significant component of most phytoplankton assemblages after three days of culturing. On average, they represented altogether 11.3 % ( $s = 9.9$ ,  $n = 10$ ) of the total counting units, and contributed 4.3 % ( $s = 2.7$ ,  $n = 10$ ) to the total biomass. In all but one culture where they represented  $< 0.1$  % of the biomass, they had disappeared at the end of culturing.

Overall, after three days of growth, cryptophytes were an important or the major component of the total numbers of counting units, while diatoms contributed most to the total biomass; nonetheless, the contribution by other taxa was still significant (Fig. 5). At the end of experiment, chlorophytes and cyanobacteria were the dominant phyla, with contribution by other phyla to both the standing stock and the biomass being negligible, except in iron-supplemented and (Co+Mn+Mo)-supplemented cultures.

## Discussion

Nitrate uptake is often considered to stop when ammonium concentration exceeds a certain threshold and to resume when algal assimilation has decreased the ammonium concentration below this value. On the basis of experiments made with several planktonic algal cultures, Eppley *et al.* (1969) established the specific ammonium threshold range to lie between 0.5 and 1.0  $\mu\text{M}$ . Further research carried out with natural assemblages supported this finding (MacIsaac *et al.*, 1979; Garside, 1981).

Inspection of nutrient concentrations over time in our ammonium-enriched cultures clearly indicates that nitrate was taken up only when ammonium concentration had greatly decreased (Fig. 3), thus following classical ideas on ammonium preference. Nitrate uptake started before ammonium concentration had decreased below 1  $\mu\text{M}$ . The relationship between the nitrate-preference index and ammonium concentration (Fig. 4) suggests that in some cultures, uptake of nitrate

started at ammonium concentration of  $\sim 7.5 \mu\text{M}$ . Such a value falls in the range of other  $>1 \mu\text{M}$  thresholds (Maestrini *et al.*, 1986; Dortch, 1990). Some of the other plots were unclear, however, which might have resulted from inadequacy either in the sampling strategy (only one nutrient analysis per day), or in the relative-preference-index approach (Tamminen, 1995; Stolte and Riegman, 1996).

Sometimes urea is preferred to nitrate (Sörensson *et al.*, 1989) and may be an important nitrogen source for Baltic phytoplankton (Tamminen and Irmisch, 1996). Moreover, Sahlsten *et al.* (1998) and Tamminen (1995) reported that during the log phase of blooms nitrate is greatly preferred to ammonium, which results in profound changes in species composition when the nitrate pool becomes exhausted. In the urea-supplemented culture (number 4), urea concentration significantly decreased, but the pool was not exhausted by the end of the culture period. Similarly, the urea naturally present in the other cultures was taken up first, leading to a decrease in concentration, but we never observed total depletion. Overall, our results support the existence of nitrogenous nutrient uptake mechanisms more complex than that of Eppley *et al.*'s (*loc.cit.*) concept, but further research is needed to determine the respective uptake dynamics of different nitrogen forms and the consequences for species selection.

The two ratios,  $\Delta$  chlorophyll *a*:total DIN uptake (the nitrogen yield index,  $I_{yN}$ ) and  $\Delta$  chlorophyll *a* : total DIP uptake (the phosphorus yield index,  $I_{yP}$ ) each indicates that different responses were shown by the phytoplankton to the nutritional conditions (table 2). The value for  $I_{yN}$  of 24.4 calculated for the control culture, should be regarded with caution because the DIN concentration was close to the detection limit. For this reason, analytical precision could have been poor, and furthermore uptake from an N pool other than DIN could have been significant. Values of  $I_{yN}$  under nitrogen-limited and N-P balanced conditions 0.9 ( $s = 0.13$ ;  $N = 4$ : cultures 1 to 4; table 1) were significantly higher than for P-limited conditions with no iron addition 0.6 ( $s = 0.15$ ;  $N = 4$ : cultures 5, 6, 7 and 9; table 2). Hence, the mean value of  $I_{yN}$ , 0.9, for N-limited conditions was only slightly lower than the value,  $1.1 \mu\text{g chlorophyll } a \cdot \mu\text{g at}^{-1} \text{N}$ , reported for most species growing under nutrient-replete conditions (Healey, 1975), but  $I_{yN}$  halved when phytoplankton biomass was limited by P.  $I_{yP}$  showed an opposite trend although the difference was smaller:  $16.0 (s = 2.78) \mu\text{g chlorophyll } a \cdot \mu\text{g at}^{-1} \text{P}$  under N limitation and  $20.8 (s = 6.61) \mu\text{g chlorophyll } a \cdot \mu\text{g at}^{-1} \text{P}$  under P limitation. These trends are roughly consistent with the concept of the limiting nutrient with cell quotas for nutrients (Droop, 1974). To remain in exact keeping with the model, however, the ratio of two yield indexes should have been equal to Redfield's (1934) value, 16, but in this study  $I_{yP} / I_{yN} = 24.2$ . This discrepancy might have resulted from the large species differences in chlorophyll-*a*

counting unit numbers (Hitchcock, 1980; Maestrini and Kossut, 1981; Moal *et al.*, 1987; Montagnes *et al.*, 1994) and also from the possible roles played by other nutrient(s) not involved in the calculations.

In cultures 8 and 10, to which iron was added, chlorophyll *a* reached a maximum concentration between 131.2 and 133.6  $\mu\text{g l}^{-1}$  respectively, 2 to 6 times that attained in cultures lacking iron. The nitrogen yield index and the phosphorus yield index were significantly higher than under similar nutrient conditions but without iron. As shown in Table 2 (cultures 8 and 10 compared with 7 and 9), with added iron, values of  $I_{yN}$  were 1.40 and 1.49 compared to values of 0.73 and 0.74 without iron. Those of  $I_{yP}$  were 45.7 and 46.7 with added iron (21.1 and 23.3 without). Thus spiking with iron increased  $I_{yN}$  and  $I_{yP}$  by respective factors of 2.4 and 2.2. Adding iron increased yield indices relatively more when nutrients were replete (32% higher than when N was replete and 263% higher than when P was replete).

Fundamentally the enhanced ratio of chlorophyll-*a* content to biogenic-element uptake might have resulted from one or a combination of three different mechanisms: (i) iron was the limiting nutrient in nitrogen- and phosphorus-enriched cultures, (ii) cells increased their chlorophyll-*a* content in the presence of iron, (iii) forms of nitrogen and phosphorus other than DIN and DIP were taken up.

Although the role of iron has been stressed mostly for oceanic regions (Martin and Fitzwater, 1988; Zettler *et al.*, 1996), it is also limiting on occasion in coastal waters (Tranter and Newel, 1963; Glooschenko and Curl, 1971; Glover, 1978; Wells, 1991). No such role has been indicated for iron so far in Baltic phytoplankton, although iron did appear as a secondary limiting nutrient for the potential biomass for one cyanobacterium and one diatom test strain in other waters in the Gulf of Riga (Maestrini *et al.*, 1997). Now, at least 40 to 90 % of the iron transported by the Öre River (western Baltic) in freshwater aggregates and then sediments out when the salinity reaches 4 to 5 psu in the estuary (Forsgren *et al.*, 1996). So some waters might be iron-poor even in the coastal zone. Therefore, if the water we used had been iron-poor when the nitrogenous and phosphorus compounds were added, iron would have become the nutrient limiting phytoplankton biomass. Accordingly, cells would then have been likely to take up nitrogen and phosphorus in excess, leading to low  $I_{yN}$  and  $I_{yP}$ . In contrast, when our cultures were supplemented with iron, nitrogen or phosphorus may then have become the limiting nutrient; explaining why luxury uptake did not then occur. If, as a working hypothesis, we suppose that the original water sample was iron-poor, then comparison of phosphorus-limited conditions (cultures 8 and 10, supplemented with iron) with iron-limited conditions (cultures 5, 6, 7 and 9, with no iron addition) still leaves one feature unexplained: Why under the supposedly iron-limited conditions was  $I_{yP}$  twice the average value in nutrient-

balanced conditions? We will now propose an other mechanism as a possible explanation.

Since iron is a critical constituent of the enzyme complex, nitrogenase (Capone *et al.*, 1990; Paerl *et al.*, 1994; Chen *et al.*, 1996), diazotrophic cyanobacteria are very dependent on the availability iron as a nutrient (Rueter *et al.*, 1992). Addition of iron might thus have critically stimulated any measurement of  $N_2$  fixation, however, and would then offer a possible explanation for the increased nitrogen yield index. In the absence of  $N_2$ -fixation measurement, this potential contribution must remain, for the time being, a conjectural working hypothesis.

Some algae grow in culture with organic compounds as sole source of nitrogen (Droop, 1961; Flynn and Butler, 1986; Berman *et al.*, 1991). Field research has also proved that urea is an important nitrogen source for phytoplankton in some coastal waters (McCarthy, 1972; Fernandez *et al.*, 1996; Tamminen and Irmisch, 1996). Moreover, Sörensson *et al.* (1989) reported an uptake rate for urea up to five times that for nitrate in water on the western coast of the Baltic. In the Chesapeake Bay, dissolved free amino-acids also sustain a significant part of algal growth (Glibert *et al.*, 1991). Moreover, Palenik *et al.* (1988-89) showed that some phytoplankters utilise various forms of DON without initial transport into the cell, by using cell-surface enzymes to degrade these forms into  $NH_4$ , while Tranvik *et al.*, (1993) observed ingestion of proteins such as ferritin, casein and albumin by heterotrophic flagellates. Although the experimental evidence is not less abundant, dissolved organic phosphorus has also been reported to sustain phytoplankton growth both in the laboratory and in the field (Kuentzler, 1970; Perry, 1972; Taft *et al.*, 1977; Cembella *et al.*, 1984; Heath, 1986 (to be checked); Nishijma *et al.*, 1989). If organic sources were indeed the reason for the increased  $I_{yN}$  and  $I_{yP}$ , the role of iron addition would then remain partly conjectural.

Culturing and nutrient enrichment both changed phytoplankton community structure. The Shannon diversity index,  $H$ , in the initial assemblage was 2.41 when calculated from numbers of species counting units, and 3.39 when calculated from respective biomass. Both in the unenriched control and in all nutrient-enriched cultures but one,  $H$  calculated from counting unit numbers first increased, as reflected by values of  $H$  increasing 5 % in the control culture, and 11% to 30 % in the other cultures (table 8). Values of  $H$  based on biomass showed rather different trends, as most values by Day 3 were lower than on Day Zero, however. By the end of the culture period,  $H$  calculated from biomass data had decreased 25% to 58 % in all cultures. The smallest observed value of  $H$ , 1.41 (table 8) occurred in culture 6, which also had the highest observed DIN:DIP ratio, 44.8 (table 1).

The fall in  $H$  resulted from both the disappearance of several species (table 5) and the advantage taken of greater nutrient availability by several other species. The cyanobacterium *Microcystis reinboldi* was the best adapted to take up and to quickly assimilate the available nutrients, illustrated by the fact that its average growth rate within the first three days ranged between 0.5 and 1.7 div. day<sup>-1</sup> according to the culture conditions (table 10), before declining later. In contrast, growth rates of the chlorophyte *Oocystis borgei* and the cyanobacteria, *Microcystis wesenbergii* and *Snowella lacustris*, were highest between day 3 and the end of the culture period, all showing division rates > 1 div. day<sup>-1</sup>. Similar but less rapid was the chlorophyte *Scenedesmus ellipticus* whose division rate ranged between 0.4 and 0.9 div. day<sup>-1</sup> in the seven cultures in which it grew.

Competition for nutrients has hitherto been considered a major mechanism determining species dominance and both temporal and spatial succession in phytoplankton. Under nutrient replete conditions, fast-growing species are expected to outcompete slow growers (Dugdale, 1967; Eppley *et al.*, 1969; Maestrini and Bonin, 1981; Tilman *et al.*, 1982; Sommer, 1986).

The diatoms *Skeletonema costatum* and *Thalassiosira pseudonana* are fast-growing species able to adapt easily to temperature and salinity changes; *T. pseudonana* grows in salinities from 0.5 to 32 psu. Both species commonly show growth rates > 2 div. day<sup>-1</sup> at temperatures of 15 to 20°C. Even higher values, respectively 3.6 and 4.3 div. day<sup>-1</sup>, have been recorded on occasion (Bonin *et al.*, 1986; and references therein). In contrast, most coastal planktonic cyanobacteria do not grow in nutrient-replete conditions as fast as these diatoms. Foy *et al.* (1976) recorded division rates at 20°C between 1.1 and 1.6 div. day<sup>-1</sup> (*Anabaena flos-aquae*: 1.1 div. day<sup>-1</sup>, *Aphanizomenon flos-aquae*: 1.4 div. day<sup>-1</sup>, *Oscillatoria agardhii*: 1.2 div. day<sup>-1</sup>, and *O. redekei*: 1.6 div. day<sup>-1</sup>), but measurements made under 24-h illumination very likely overestimated growth rates. Gibson (1985), who investigated the effects of irradiance and L:D on specific growth rates of *Oscillatoria redekei*, *O. agardhii* and *Aphanizomenon flos-aquae*, found all values at 15°C to be < 1 div. day<sup>-1</sup>: i.e. ~0.7, ~0.6 and ~0.9 div. day<sup>-1</sup>, respectively. Tett *et al.* (1985) similarly reported the growth rate of *Oscillatoria agardhii* to be 0.7 div. day<sup>-1</sup> under continuous light, and 0.6 div. day<sup>-1</sup> in 14:10 light:dark (L:D) cycle. Other values of the maximum possible growth rate,  $\mu_{\max}$  reviewed by Robarts and Zohary (1987) for four *Anabaena* species, *Aphanizomenon flos-aquae*, three *Microcystis* species and *Oscillatoria agardhii*, were found to range from 0.18 to 0.81 d<sup>-1</sup> (0.3-1.3 div. day<sup>-1</sup>). On the other hand, Zevenboom and Mur (1984) reported for a natural population of *Microcystis aeruginosa* a division rate of 0.018 div.h<sup>-1</sup> at the start of the light period,

equivalent to a maximum  $0.4 \text{ div. day}^{-1}$  when calculated with a typical summer 14:10 L:D period.

Accordingly, one would have expected to have the diatom *Skeletonema costatum* as a dominant species in the final assemblage. This did not happen, although its mean division rate during first three days fell in the range  $1.3 - 1.7 \text{ div. day}^{-1}$  (table 6). On the contrary, it disappeared during last seven days of culturing. *Thalassiosira pseudonana* was below the detection level in the initial community, but it was present at visible concentrations in cultures 8 (Fe-spiked), 9 (metal-mix spiked) and 10 (spiked with both). Nowhere did it represent a significant fraction of final biomass, however (table 7).

The absence of any diatom in the silicon-supplemented culture (culture 7, table 7) surprised us. Decrease of silicon loading in coastal waters is thought to push the outcome of species competition towards nonsiliceous harmful species (Smayda, 1990; Sommer, 1996). Thus, the experimental addition of silicon was expected to counterbalance any such effect and thus to favour diatoms. Since this effect did not happen, we tentatively suggest that a mechanism other than competition for resource acquisition was responsible for the final dominance of cyanobacteria. Furthermore, since grazing selection was greatly reduced by removal of microzooplankters, mechanisms other than nutritional may have been responsible for the observed dominance of cyanobacteria.

The production and the release into the water by living cells of organic compounds (ectocrines) which are inimical at a distance to other organisms in the same community have been stressed as an important mechanism in aquatic ecology (Lucas, 1947; Whittaker and Feeny, 1971; Rice, 1984). Antialgal ectocrines produced by algae were already considered to play an important role in phytoplankton species competition (Lefèvre, 1964). Though several reported results have not been free from pitfalls (Maestrini and Bonin, 1981), published results show that allelopathy (Molish, 1937) greatly helps some species to achieve dominance by either inhibiting bacterial attack, diminishing competition for resources, repelling grazers and/or delayed poisoning of herbivores. It has also been suggested (Gentien *et al.*, 1990; Maestrini and Granéli, 1991; Subba Rao *et al.*, 1995) that algae belonging to diverse taxa, produce allelopathic substances as a strategy. Production of antibacterial and algicidal substances by cyanobacteria is also well documented (Gleason and Baxa, 1986; Bagchi *et al.*, 1990; Chetsumon *et al.*, 1993; and references therein). Keating's observations, made over a 5-year period, indicated that diatom blooms varied inversely with the cell concentration of the preceding cyanobacteria populations. A succession of dominant cyanobacteria was also recorded. Bioassay experiments showed that dominant species produced only

inhibiting effects (or none) on the species immediately preceding their increase, but importantly they showed only beneficial effects (or none) on those immediately succeeding them. Each cyanobacterium species thus appeared to produce a substance inhibiting most or all diatoms, but effects antagonistic to diatoms were notably decreased when strains isolated from other waters were used for comparison (Keating 1977, 1978). Similarly, Bagchi *et al.* (1990) isolated one *Oscillatoria* species that exhibited a strong inhibitory effect when photo-autotrophically co-cultured with a green alga and a cyanobacterium which had bloomed before it *in situ*. Furthermore, Nizan *et al.* (1986) and Lampert (1987) showed that cyanobacteria such as *Anabaena* and *Microcystis* species can create environments unfavourable to grazers, either by the production of a deterrent substance and/or by being lethal after ingestion. Therefore, it is likely that the *Anabaena* and *Microcystis* species that dominated final assemblages of our experiments gained the upper hand over companion species at least partly by producing and releasing substances inimical to them. To our knowledge, such ability is unknown in *Snowella lacustris*, but might occur just like in other species.

In summary, the ability of some cyanobacteria to sustain growth using nutrients other than inorganic ions, combined with the production of allelopathic substances may have led to the overall cyanobacterial dominance in the final experimental assemblages. To what extent these results reflect what could happen in the natural environment of the Gulf of Riga, is an open question. Discussion of mechanisms by which cyanobacteria become dominant can be found in Carr and Whitton (1982), Paerl (1988, 1996), Carpenter *et al.* (1992), and Sellner (in press). The specific capabilities most invoked are the (i) production of strong gas vacuoles which produce buoyancy and help to concentrate of cells in the upper layer, which in turn (ii) helps them to use PAR and (iii) helps them to shade out algae lower down in the water column, (iv) their remarkable resistance to U.V. irradiation, (v) their ability to fix N<sub>2</sub> and (vi) their production of toxic and/or allelopathic substances. Environmental conditions which favour blooms of cyanobacteria are (a) stability and stratification of the water column, (b) warm weather, (c) high incident PAR, (d) high concentration of allochthonous DOM, (e) high concentrations of inorganic nutrients, (f) high N:P:Si ratios and (g) high concentrations of available micronutrients.

Blooms of cyanobacteria in the Gulf of Riga are in no way a new phenomenon: first records go back to 1908 (Nikolaev, 1953). Nonetheless, their occurrence and distribution have greatly increased since the 1980s. Data collected from 1972 to 1992 (Balode, 1994) shows that in the early 70s cyanobacteria represented < 1 % of the summer coastal phytoplankton biomass, but about 30 % by the late 80s. Similar trends occurred in the central waters of the gulf, where the fractional biomass of

cyanobacteria increased from < 10 % to ~50 %. In both these areas, however, the total phytoplankton biomass did not significantly increase. On the other hand, since the 90s, blooms of the nitrogen-fixing species *Aphanizomenon flos-aquae* and *Nodularia spumigena* have become frequent in summer (Balode and Purina, 1996). These trends have been mostly related to the decrease in the DIN:DIP ratio (Kostrichkina *et al.*, 1996; Yurkovskis *et al.*, 1996), as well as to the overall nitrogen limitation detected from bioassays in summer 1996 (Maestrini *et al.*, 1997).

Several dominant *Microcystis* species of our final assemblages grown under N-limited conditions are not N-fixing organisms. Is the preceding scheme of nitrogen limitation, pushing to N<sub>2</sub> fixation and therefore favouring dominance of N<sub>2</sub>-fixing species, thus only apparent? The growth rate of any autotrophic unicellular species is a function of external concentration of nutrients and physical factors, mostly temperature and PAR energy, and is species specific. On the other hand, the maximum biomass that can be sustained in the absence of losses is theoretically given by the ratio of the subsistence quota (*sensu* Droop, 1974) to the pool of all chemical forms of the limiting nutrient that can be taken up by the algae. It is therefore possible for the growth rate of a given species to be non-limited, when its potential biomass is nevertheless nutrient-limited.

In our experiment, in most spike-enriched conditions, the cyanobacteria *M. aeruginosa*, *M. wesenbergii* and *Snowella lacustris* and the green alga *Oocystis borgei* showed the best growth rates (table 9) during the last part of the culture period, when the pool of dissolved inorganic nutrients had been greatly depleted (Fig. 2). Therefore, they may use another source of nutrients. Indirect estimates made with bioassays using *M. aeruginosa* indicated that about 4 µg-atom N l<sup>-1</sup> might have been taken up in the form of organic compounds (Maestrini *et al.*, 1997).

Low levels of silicon relative to nitrogen and phosphorus have hitherto been thought to push the outcome of species competition in coastal waters towards summer harmful species (Smayda, 1990; Sommer, 1996). In the Gulf of Riga, Yurkovskis *et al.* (1993) found no silicate limitation in the 1980s, but recent data have shown silicon now acts as a limiting nutrient during the spring bloom (Yurkovskis, personal communication). Addition of silicon to the summer water we collected, however, did not restore the growth capability of diatoms relative to that of cyanobacteria. Accordingly, we suggest that silicon-resource competition may not be an important mechanism in determining the summer phytoplankton community structure.

## Acknowledgements

This study was partly supported by the “French National Programme for Toxic Algal Blooms” (PNEAT), the stay in Latvia by the French co-authors was supported by the French Ministry for Foreign Affairs using funds reserved for IFREMER. We thank Dr Ian JENKINSON (ACRO, La Roche Canillac) for improving the English version.

## References

- Bagchi,S.N., Palod,A. and Chauhan,V.S. (1990) Algicidal properties of a bloom-forming blue-green alga, *Oscillatoria* sp.. *J. Basic Microbiol.*, **30**, 21-29.
- Balode,M. (1994) Long-term changes of summer-autumn phytoplankton community in the Gulf of Riga. In Guelorget,O. and Lefebvre, O. (eds.), *A Comparative Ecological Approach of Coastal Environments and Paralic Ecosystems*. pp. 96-99.
- Balode,M. and Purina,I. (1996) Harmful phytoplankton in the Gulf of Riga (the Baltic Sea). In Yasumoto,T., Oshima, Y. and Fukuyo, Y. (eds.), *Harmful and Toxic Algal Blooms*. Paris, Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, pp. 69-72.
- Banse,K. (1977) Determining the carbon to chlorophyll ratio of natural phytoplankton. *Mar. Biol.*, **41**, 199-212.
- Bendschneider,K. and Robinson,R.J. (1952) A new spectrophotometric determination of nitrite in sea water. *J. Mar. Res.*, **11**, 97-96.
- Berman,T., Chava,S., Kaplan,B. and Wynne,D. (1991) Dissolved organic substrates as phosphorus and nitrogen sources for axenic batch cultures of freshwater green algae. *Phycologia*, **30**, 339-345.
- Bonin,D.J., Droop,M.R., Maestrini,S.Y. and Bonin,M.-C. (1986) Physiological features of six micro-algae to be used as indicators of seawater quality. *Cryptogam. Algol.*, **7**, 23-83.
- Capone,G.G., O'Neil,J.M., Zehr,J. and Carpenter,E.J. (1990) Basis for diel variation in nitrogenase activity in the marine planktonic cyanobacterium *Trichodesmium thiebautii*. *Appl. Environ. Microbiol.*, **56**, 3532-3526.
- Carpenter,E.J., Capone,D.G. and Rueter,J. (editors). (1992) *Trophodynamics of marine cyanobacteria blooms*. Kluwer Academic Press,
- Carr,N.G. and Whitton,B.A. (editors). (1973) *The biology of blue-green algae*. Blackwell Sci. Public.,
- Cederwall,H. and Elmgren,R. (1990) Biological effects of eutrophication in the Baltic Sea, particularly the coastal zone. *Ambio*, **19**, 109-112.

- Cembella,A.D., Antia,N.J. and Harrison,P.J. (1984) The utilization of inorganic and organic phosphorus compounds as nutrients by eukaryotic microalgae: a multidisciplinary perspective: Part 1. *CRC Critic. rev. Microbiol.*, **10**, 317-391.
- Cembella,A.D., Antia,N.J. and Harrison,P.J. (1984) The utilization of inorganic and organic phosphorus compounds as nutrients by eukaryotic microalgae: a multidisciplinary perspective: Part 2. *CRC Critic. rev. Microbiol.*, **11**, 13-81.
- Chen,Y.B., Zehr,J.P. and Mellon,M. (1996) Growth and nitrogen fixation of the diazotrophic filamentous nonheterocystous cyanobacterium *Trichodesmium* sp. IMS 101 in defined media: evidence for a circadian rhythm. *J. Phycol.*, **32**, 916-923.
- Chetsumon,A., Fujieda,K., Hirata,K., Yagi,K. and Miura,Y. (1993) Optimization on antibiotic production by the cyanobacterium *Scytonema* sp. TISTR 8208 immobilized on polyurethane foam. *J. Appl. Phycol.*, **5**, 615-622.
- Conley,D.J., Schelske,C.L. and Stoermer,E.F. (1993) Modification of the biogeochemical cycle of silica with eutrophisation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **101**, 179-192.
- Dortch,Q. (1990) The interaction between ammonium and nitrate uptake in phytoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **61**, 183-201.
- Droop,M.R. (1961) *Haematococcus pluviatilis* and its allies; III: organic nutrition. *Rev. Algologique*, **4**, 247-259.
- Droop,M.R. (1974) The nutrient status of algal cells in continuous culture. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **54**, 825-855.
- Dugdale,R.C. (1967) Nutrient limitation in the sea : dynamics, identification and significance. *Limnol. Oceanogr.*, **12**, 685-695.
- Edler,L. (editor). (1979) Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. *Balt. Mar. Biol. Public.*, **5**, 38 p..
- Egge,J.K. and Aksnes,D.L. (1992) Silicate as regulating nutrient in phytoplankton competition. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **83**, 281-289.
- Eppley,R.W., Coatsworth,J.L. and Solorzano,L. (1969) Studies on nitrate reductase in marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **14**, 194-205.
- Fernandez,E., Maranon,E., Harbour,D.S., Kristiansen,S. and Heimdal,B.R. (1996) Patterns of carbon and nitrogen uptake during blooms of *Emiliania huxleyi* in two Norwegian fjords. *J. Plankt. Res.*, **18**, 2349-2366.
- Flynn,K.J. and Butler,I. (1986) Nitrogen sources for the growth of marine microalgae: role of dissolved free amino acids. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **34**, 281-304.

- Fonselius, S.H. (1978) On nutrients and their role as production limiting factors in the Baltic. *Acta hydrochim. hydrobiol.*, **6**, 329-339.
- Forsgren, G., Jansson, M. and Nilsson, P. (1996) Aggregation and sedimentation of iron, phosphorus and organic carbon in experimental mixtures of freshwater and estuarine water. *Estuar. coastal mar. Sci.*, **43**, 259-268.
- Foy, R.H., Gibson, C.E. and Smith, R.V. (1976) The influence of daylength, light intensity and temperature on the growth rate of planktonic blue-green algae. *Br. phycol. J.*, **11**, 151-163.
- Garside, C. (1981) Nitrate and ammonia uptake in the apex of the New York Bight. *Limnol. Oceanogr.*, **26**, 731-739.
- Gentien, P. and Arzul, G. (1990) Exotoxin production by *Gyrodinium cf. aureolum* (Dinophyceae). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **70**, 571-581.
- Gibson, C.E. (1985) Growth rate, maintenance energy and pigmentation of planktonic cyanophyta during one-hour light:dark cycles. *Br. phycol. J.*, **20**, 155-161.
- Gleason, F.K. and Baxa, C.A. (1986) Activity of the natural algaecide, cyanobacterin, on eukaryotic microorganisms. *FEMS Microbiol. Letters*, **33**, 85-88.
- Glibert, P.M., Garside, C., Fuhrman, J.A. and Roman, M.R. (1991) Time-dependent coupling of inorganic and organic nitrogen uptake and regeneration in the plume of the Chesapeake Bay estuary and its regulation by large heterotrophs. *Limnol. Oceanogr.*, **36**, 895-909.
- Glooschenko, W.A. and Curl, H. Jr. (1971) Influence of nutrient enrichment on photosynthesis and assimilation ratios in natural North Pacific phytoplankton communities. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **28**, 790-793.
- Glover, H. (1978) Iron in Maine coastal waters; seasonal variations and its apparent correlation with a dinoflagellate bloom. *Limnol. Oceanogr.*, **23**, 534-537.
- Granéli, E., Wallström, K., Larsson, U., Granéli, W. and Elmgren, R. (1990) Nutrient limitation of primary production in the Baltic Sea area. *Oceanology*, **19**, 142-151.
- Heath, R.T. (1986) Dissolved organic phosphorus compounds: Do they satisfy planktonic phosphate demand in summer?. *Can J. Fish. aquat. Sci.*, **43**, 343-350.
- Hitchcock, G.L. (1980) Diel variation in chlorophyll *a*, carbohydrate and protein content of the marine diatom *Skeletonema costatum*. *Mar. Biol.*, **57**, 271-278.
- Horstmann, U. (1975) Eutrophication and mass occurrence of blue-green algae in the Baltic. *Merentutkimuslait. Julk. Havsforskningsinstr. Skr.*, **239**, 83-90.

- Howarth, R.W., Marino, R., Lane, J. and Cole, J.J. (1988) Nitrogen fixation in freshwater, estuarine, and marine ecosystems. 1. Rates and importance. *Limnol. Oceanogr.*, **33**, 669-687.
- Jespersen, A.M. and Christoffersen, K. (1987) Measurements of chlorophyll-a from phytoplankton using ethanol as extraction solvent. *Arch. Hydrobiol.*, **109**, 445-454.
- Kahru, M., Horstmann, U. and Rud, O. (1994) Satellite detection of increased cyanobacteria blooms in the Baltic Sea: natural fluctuation or ecosystem change?. *Oceanology*, **23**, 469-472.
- Keating, K.I. (1977) Allelopathic influence on blue-green bloom sequence in an eutrophic lake. *Limnol. Oceanogr.*, **196**, 885-887.
- Keating, K.I. (1978) Blue-green algal inhibition of diatom growth: transition from mesotrophic to eutrophic community structure. *Science*, **199**, 971-973.
- Kivi, K., Kaitala, S., Kuosa, H., Kuparinen, J., Leskinen, E., Lignell, R., Marcussen, B. and Tamminen, T. (1993) Nutrient limitation and grazing control of the Baltic plankton community during annual succession. *Limnol. Oceanogr.*, **38**, 893-905.
- Kononen, K., Kuparinen, J., Mäkelä, K., Laanemets, J., Pavelson, J. and Nömmann, S. (1996) Initiation of cyanobacterial blooms in a frontal region at the entrance to the Gulf of Finland, Baltic Sea. *Limnol. Oceanogr.*, **41**, 98-112.
- Koroleff, F. (1976) Determination of ammonia. In Grasshoff, K., Ehrhardt, M. and Kremling, K. (eds.), *Methods of Seawater Analysis*. Weinheim, Germany, Verlag Chemie, pp. 126-133.
- Koroleff, F. (1976) Determination of urea. In Grasshoff, K., Ehrhardt, M. and Kremling, K. (eds.), *Methods of Seawater Analysis*. Weinheim, Germany, Verlag Chemie, pp. 158-162.
- Kuenzler, E.J. (1970) Dissolved organic phosphorus excretion by marine phytoplankton. *J. Phycol.*, **6**, 7-13.
- LaBaugh, J.W. (1995) Relation of algal biovolume to chlorophyll a in selected lakes and wetlands in the north-central United-States. *Can. Bull. Fish. aquat. Sci.*, **52**, 416-424.
- Lampert, W. (1987) Laboratory studies on zooplankton-cyanobacteria interactions. *N. Z. J. mar. Freshwat. Res.*, **21**, 483-490.
- Lefèvre, M. (1964) Extracellular products of algae. In Jackson, D.F. (ed.), *Algae and Man*. New York, Plenum Press, pp. 337-367.
- Leppänen, J.-M., Rantajärvi, E., Hällfors, S., Kruskopf, M. and Laine, V. (1995) Unattended monitoring of potentially toxic phytoplankton species in the Baltic Sea in 1993. *J. Plankt. Res.*, **17**, 891-902.

- Lignell, R., Kaitala, S. and Kuosa, H. (1992) Factors controlling phyto- and bacterioplankton in late spring on a salinity gradient in the northern Baltic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **84**, 121-131.
- Lucas, C.E. (1947) The ecological effects of external metabolites. *Biol. Rev.*, **22**, 270-295.
- MacIsaac, J.J., Dugdale, R.C., Huntsman, S.A. and Conway, H.L. (1979) The effect of sewage on uptake of inorganic nitrogen and carbon by natural populations of marine phytoplankton. *J. Mar. Res.*, **37**, 51-66.
- Maestrini, S.Y., Balode, M., Béchemin, C., Purina, I. and Vérité, C. (1997) Nutrients limiting the Algal Growth Potential (AGP) in the Gulf of Riga, eastern Baltic Sea, in spring and early summer 1996. *?*, **35**, 49-68.
- Maestrini, S.Y. and Bonin, D.J. (1981) Allelopathic relationships between phytoplankton species. *Physiological bases of phytoplankton ecology*, Platt T., (ed.), pp. 323-338 (346 p).
- Maestrini, S.Y. and Granéli, E. (1991) Environmental conditions and ecophysiological mechanisms which led to the 1988 *Chrysochromulina polylepis* bloom : an hypothesis. *Oceanol. Acta*, **14**, 397-414.
- Maestrini, S.Y. and Kossut, M.G. (1981) *In situ* cell depletion of some marine algae enclosed in dialysis sacks and their use for the determination of nutrient-limiting growth in Ligurian coastal waters (Mediterranean Sea). *J. Expl Mar. Biol. Ecol.*, **50**, 1-19.
- Maestrini, S.Y., Robert, J.-M., Leftley, J.W. and Collos, Y. (1986) Ammonium threshold for simultaneous uptake of ammonium and nitrate by oyster-pond algae. *J. Expl Mar. Biol. Ecol.*, **102**, 75-98.
- Martin, J.H. and Fitzwater, S.E. (1988) Iron deficiency limits phytoplankton growth in the north-east Pacific Subarctic. *Nature*, **331**, 341-343.
- McCarthy, J.J., Taylor, W.R. and Taft, J.L. (1977) Nitrogenous nutrition of the plankton in the Chesapeake Bay. I. Nutrient availability and phytoplankton preference. *Limnol. Oceanogr.*, **22**, 996-1011.
- Moal, J., Martin-Jézéquel, V., Harris, R.P., Samain, J.F. and Poulet, S.A. (1987) Interspecific and intraspecific variability of the chemical composition of marine phytoplankton. *Oceanol. Acta*, **10**, 339-346.
- Molisch, H. (1937) *Der Einfluss einer Pflanze auf die andere Allelopathie*. Fischer Verlag, Jena, 106 p.
- Montagnes, D.J.S., Berges, J.A., Harrison, P.J. and Taylor, F.J.R. (1994) Estimating carbon, nitrogen, protein, and chlorophyll *a* from volume in marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **39**, 1044-1060.

- Mullin, J.B. and Riley, J.P. (1965) The spectrophotometric determination of silicate-silicon in natural waters with special reference to sea water. *Analytica chim. Acta*, **46**, 491-501.
- Murphy, J. and Riley, J.P. (1962) A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica chim. Acta*, **27**, 31-36.
- Nehring, D. (1992) Eutrophication in the Baltic Sea. *Marine Coastal Eutrophication. The response of marine transitional systems to human impact : problems and perspectives for restoration. Proceed. Intern. Conf., Bologna, Italy, 21-24 March 1990, 1310 p.*, Vollenweider R.A., Marchetti R., Viviani R., (ed.), Elsevier Sci. Publish., Amsterdam, pp. 673-682.
- Niemi, J. (1979) Blue-green algal blooms and N:P ratio in the Baltic Sea. *Acta Bot. Fenn.*, **110**, 57-61.
- Nikolaev, I.I. (1953) Phytoplankton of the Gulf of Riga (in Russian). *Pub. Latvian Depart. USSR Fish. Res. Inst.*, **1**, 16-45.
- Nishijima, T., Hata, Y. and Yamauchi, S. (1989) Physiological ecology of *Prorocentrum triestinum*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **55** (11), 2209-2014.
- Nizan, S., Dimentman, C. and Shilo, M. (1986) Acute toxic effects of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* on *Daphnia magna*. *Limnol. Oceanogr.*, **31**, 497-502.
- Officer, C.B. and Ryther, J.H. (1980) The possible importance of silicon in marine eutrophication. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **3**, 83-91..
- Paerl, H.W. (1988) Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine, and inland waters. *Limnol. Oceanogr.*, **33**, 823-847.
- Paerl, H.W. (1996) A comparison of cyanobacterial bloom dynamics in freshwater, estuarine and marine environments. *Phycologia*, **35**, 25-35.
- Paerl, H.W., Prufert-Bebout, L.E. and Guo, C. (1994) Iron-stimulated N<sub>2</sub> fixation and growth in natural and cultured populations of the planktonic marine cyanobacteria *Trichodesmium* spp. *Appl. Environ. Microbiol.*, **60**, 1044-1047.
- Paerl, H.W., Tucker, J. and Bland, P.T. (1983) Carotenoid enhancement and its role in maintaining blue-green algal (*Microcystis aeruginosa*) surface blooms. *Limnol. Oceanogr.*, **28**, 847-857.
- Palenik, B., Kieber, D.J. and Morel, F.M.M. (1988/1989) Dissolved organic nitrogen use by phytoplankton: the role of cell-surface enzymes. *Biol. Oceanogr.*, **6**, 347-354.
- Perry, M.J. (1972) Alkaline phosphatase activity in subtropical Central North Pacific waters using a sensitive fluorometric method. *Mar. Biol.*, **15**, 113-119.

- Pitkänen, H. and Tamminen, T. (1995) Nitrogen and phosphorus as production limiting factors in the estuarine waters of the eastern Gulf of Finland. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **129**, 283-294.
- Pöder, T. and Jaanus, A. (1995) Nutrient concentrations and phytoplankton variables in the Gulf of Riga and Baltic proper water mixing area: an attempt to test the dichotomy of limiting nutrient. *14th Baltic Marine Biologists Symposium, 5-8 September 1995, Pärnu, Estonia, Pärnu, Estonia*, pp. 1-8.
- Ragueneau, O., De Blas Varela, E., Tréguer, P., Quéguiner, B. and Del Amo, Y. (1994) Phytoplankton dynamics in relation to the biogeochemical cycle of silicon in a coastal ecosystem of western Europe. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **106**, 157-172.
- Redfield, A.C. (1934) On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton. In Daniel, R.J. (ed.), *James Johnstone Memorial Volume*. Liverpool, The University Press, pp. 176-192.
- Rice, E.L. (1984) Allelopathy. London, Acad. Press, pp. 422.
- Richardson, K. (1990) Eutrophication in the Baltic: An overview of the problem. *Water Pollution Research Report 16 - Eutrophication-related phenomena in the Adriatic Sea and in other Mediterranean coastal zones*, Barth H., Fegan L., (ed.), Commission of the European Communities, Brussels, pp. 149-167.
- Robarts, R.D. and Zohary, T. (1987) Temperature effects on photosynthetic capacity, respiration, and growth rates of bloom-forming cyanobacteria. *N. Z. J. mar. Freshwat. Res.*, **21**, 391-399.
- Rueter, J.G., Hutchins, D.A., Smith, R.W. and Unsworth, N.L. (1992) Iron nutrition of *Trichodesmium*. In Carpenter, E.J., Capone, D.G. and Rueter, J.G. (ed.), *Marine Pelagic Cyanobacteria: Trichodesmium and other Diazotrophs*. Dordrecht, The Netherlands, Kluwer Academic Publishers, pp. 289-306.
- Rueter, J.G., Ohki, K. and Fujita, Y. (1990) The effect of iron nutrition on photosynthesis and nitrogen fixation in cultures of *Trichodesmium* (Cyanophyceae). *J. Phycol.*, **26**, 30-35.
- Sahlsten, E., Sörensson, F. and Pettersson, K. (1988) Planktonic nitrogen uptake in the south-eastern Kattegat. *J. Expl Mar. Biol. Ecol.*, **121**, 227-246.
- Schelske, C.L. and Stoermer, E.F. (1972) Phosphorus, silica, and eutrophication of Lake Michigan. *Nutrients and Eutrophication: The Limiting-Nutrient Controversy*, Likens G.E., (ed.), pp. 157-171.
- Schulz, S., Kaizer, Z. and Breuel, G. (1997) Long term investigations on some Baltic plankton variables during summer (1976-1992). *Proceedings of the 14th Baltic Marine Biologists Symposium, 5-8 August 1995, Pärnu, Estonia*, pp. 260-268.

- Sellner, K.G. (in press) Physiology, ecology and toxic properties of marine cyanobacteria blooms. *Limnol. Oceanogr.*,
- Sen Gupta, R. (1972) Photosynthetic production and its regulating factors in the Baltic Sea. *Mar. Biol.*, **17**, 82-92.
- Smayda, T.J. (1990) Novel and nuisance phytoplankton blooms in the sea: evidence for a global epidemic. *Toxic Marine Phytoplankton*, Granéli E., Sundström B., Edler L., Anderson D.M., (ed.), Elsevier Sci. Publish. , New York, pp. 29-40 (554 p).
- Sommer, U. (1986) Phytoplankton competition along a gradient of dilution rates. *Oecologia*, **68**, 503-506.
- Sommer, U. (1996) Nutrient competition experiments with periphyton from the Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **140**, 161-167.
- Sörensson, F., Pettersson, K., Selmer, J.S. and Sahlsten, E. (1989) Flows of nitrogen in a mesocosm experiment in the Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **58**, 77-88.
- Stolte, W. and Riegman, R. (1996) The relative preference index (RPI) for phytoplankton nitrogen use is only weakly related to physiological preference. *J. Plankt. Res.*, **18**, 1041-1045.
- Strickland, J.D.H. and Parsons, T.R. (1972) A practical hand-book of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, **167 2nd ed.**, 310 p.
- Subba Rao, D.V. (1995) Life cycle and reproduction of the dinoflagellate *Dinophysis norvegica*. *Aquat. Microb. Ecol.*, **9**, 199-201.
- Taft, J.L., Loftus, M.E. and Taylor, W.R. (1977) Phosphate uptake from phosphomonoesters by phytoplankton in the Chesapeake Bay, USA. *Limnol. Oceanogr.*, **22**, 1012-1021.
- Tamminen, T. (1995) Nitrate and ammonium depletion rates and preferences during a Baltic spring bloom. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **120**, 123-133.
- Tamminen, T. and Irmisch, A. (1996) Urea uptake kinetics of an midsummer planktonic community on the SW coast of Finland. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **130**, 201-211.
- Tett, P., Heaney, S.I. and Droop, M.R. (1985) The Redfield ratio and phytoplankton growth rate. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **65**, 487-504.
- Tilman, D. (1982) *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, New Jersey, 296 p.
- Tranter, D.J. and Newell, B.S. (1963) Enrichment experiments in the Indian Ocean. *Deep-Sea Res.*, **10**, 1-9.

- Tranvik,L.J., Sherr,E.B. and Sherr,B.F. (1993) Uptake and utilization of "colloidal DOM" by heterotrophic flagellates in seawater. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **92**, 301-309.
- Utermöhl,H. (1931) Neue Wege in der quantitativen Erfassung des Planktons. *Verh. int. ver. Limnol.*, **5**, 567 p.
- Wells,M.L., Mayer,L.M. and Guillard,R.R.L. (1991) Evaluation of iron as a triggering factor for red tide blooms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **69**, 93-102.
- Whittaker,R.H. and Feeny,P.P. (1971) Allelochemicals: chemical interactions between species. *Science*, **171**, 757-770.
- Wulff,F., Aertebjerg,G., Nicolaus,G., Niemi,A., Ciszewski,P., Schulz,S. and Kaiser,W. (1986) The changing pelagic ecosystem of the Baltic Sea. *Ophelia*, **4** , 299-319.
- Yurkovskis,A., Mazmachs,M. and Modris,R. (1994) Present state and historical changes of the nutrient system in the Gotland Basin and the Gulf of Riga (Baltic Sea). In Guelorget,O. and Lefebvre, O. (ed.), *A Comparative Ecological Approach of Coastal Environments and Paralic Ecosystems*. pp. 78-81 (?).
- Yurkovskis,A., Wulff,F., Rahm,L., Andruzaitis,A. and Rodriguez-Medina,M. (1993) A nutrient budget of the gulf of Riga; Baltic Sea. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **37**, 113-127.
- Zettler,E.R., Olson,R.J., Binder,B.J., Chisholm,S.W., Fitzwater,S.E. and Gordon,R.M. (1996) Iron-enrichment bottle experiments in the equatorial Pacific: responses of individual phytoplankton cells. *Deep-Sea Res.*, **43** (Topical Studies In Oceanography), 1017-1029.
- Zevenboom,W. and Mur,L.R. (1984) Growth and photosynthetic response of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* in relation to photoperiodicity and irradiance. *Arch. Mikrobiol.*, **39**, 232-239.

## Figure captions

Figure 1. Position of the sampling station (Dubulti) in the Gulf of Riga. Arrows indicate main current direction.

Figure 2. Typical variation with time during culture experiments, of DIN ( $\mu\text{M}$ ), DIP ( $\mu\text{M}$ ) and chlorophyll *a* ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) concentrations. Examples shown: top left - control (DIP:DIN = 1.8; low nutrients); top right - culture 1 (DIP:DIN = 6.7); lower left - culture 7 (DIP:DIN = 2.4, added Si); lower right - culture 8 (DIN:DIP = 2.4, added Si+Co,Mn,Mo).

Figure 3. Typical variation with time during culture experiments, of  $\text{NH}_4$  concentration ( $\mu\text{M}$ ) and  $\text{NO}_3+\text{NO}_2$  concentration ( $\mu\text{M}$ ).

Figure 4. Relative preference index (%) of nitrate uptake versus ammonium concentration ( $\mu\text{M}$ ); best plot obtained. The formula for calculation was given by Maestrini *et al.* (1986), as a modification of that in McCarthy *et al.* (1977); 100 % : maximum nitrate uptake rate, 0 % : no nitrate uptake.

### *Figure 5, black and white version*

Figure 5. Relative contribution (%) to the standing stock (two top sub-figures) and total biomass (two bottom sub-figures) of the Chlorophyceae (left-hatched section of bars), Cryptophyceae (stippled), Bacillariophyceae (right-hatched), Dinophyceae (white), Nostocophyceae (black) and some other few species (vertical-hatched), in 3-day (two left sub-figures) and final assemblages (two right sub-figures) grown in the different spike-enriched cultures.

### *Figure 5, color version*

Figure 5. Relative contribution (%) to the standing stock (two top sub-figures) and total biomass (two bottom sub-figures) of the Chlorophyceae (green section of bars), Cryptophyceae (orange), Bacillariophyceae (magenta), Dinophyceae (yellow-gold), Nostocophyceae (blue-green) and some other few species (black), in 3-day (two left sub-figures) and final assemblages (two right sub-figures) grown in the different spike-enriched cultures.

Table 1. Initial nutrient conditions in the control (unenriched) and the spiked cultures. DIN: Dissolved inorganic nitrogen; DIP: dissolved inorganic phosphorus ( $\mu\text{M}$ ); Met. = Co, Mn, Mo

Reference	* DIN ( $\mu\text{M}$ )	DIP ( $\mu\text{M}$ )	DIN:DIP	Limiting major nutrient	Other addition
Control	1.0	0.55	1.8	N	
1	51.0	7.58	6.7	N	
2	46.4	3.93	11.7	N	
3	51.3	3.83	13.4	N	
4	** 60.6	3.97	15.3	N, P	Urea
5	89.8	3.93	22.8	P	
6	51.1	1.14	44.8	P	
7	92.0	3.88	23.7	P	Si
8	91.4	3.88	23.5	P	Si, Fe
9	92.2	3.93	23.6	P	Si, Met.
10	94.1	3.96	23.7	P	Si, Fe, Met.

\* nitrate + nitrite + ammonium + natural urea

\*\* including added urea at  $27.5 \mu\text{g at l}^{-1}$

Table 2. Total ( $\mu\text{g atom l}^{-1}$ ) and fractional uptake (%) of DIN ( $U_{\text{DIN}}$ ) and DIP ( $U_{\text{DIP}}$ ), change in chlorophyll *a* concentration ( $\Delta\text{-Chl-}a$  ( $\mu\text{g.l}^{-1}$  - maximum value minus initial concentration), and yield indexes ( $I_{\text{YN}} = \Delta \text{Chl-}a/U_{\text{DIN}}$ ;  $I_{\text{YP}} = \Delta \text{Chl-}a/U_{\text{DIP}}$ ). Total uptake is initial concentration minus lowest concentration.

Reference	$U_{\text{DIN}}$ $\mu\text{g-at.l}^{-1}$ (%)	$U_{\text{DIP}}$ $\mu\text{g-at.l}^{-1}$ (%)	$\Delta \text{Chl-}a$ ( $\mu\text{g.l}^{-1}$ )	$I_{\text{YN}}$	$I_{\text{YP}}$
Control	0.3 (34)	0.30 (54)	8.3	? 24.40	27.6
1	49.7 (97)	4.73 (62)	40.1	0.81	8.5
2	43.6 (94)	3.10 (79)	44.8	1.03	14.5
3	49.6 (97)	3.09 (81)	44.0	0.89	14.2
4	57.0 (94)	3.18 (80)	41.1	0.72	12.9
5	83.8 (93)	3.23 (82)	37.7	0.45	11.7
6	41.0 (80)	0.80 (68)	21.8	0.53	27.3
7	90.1 (98)	2.97 (77)	66.6	0.74	23.3
8	89.7 (98)	2.86 (74)	133.6	1.49	46.7
9	89.6 (96)	3.11 (79)	65.2	0.73	21.1
10	93.4 (99)	2.87 (72)	131.2	1.40	45.7

Table 3. Initial, minimum and final silicon concentration ( $\mu\text{M}$ ), and overall net uptake or regeneration of silicon ( $\mu\text{g atom. l}^{-1}$ ). Total uptake is initial concentration minus lowest concentration; regeneration is final concentration minus initial concentration.

Culture	Initial ( $\mu\text{M}$ )	Minimum ( $\mu\text{M}$ )	Final ( $\mu\text{M}$ )	Overall uptake or regeneration	
				Uptake	Regeneration
Control	3.3	3.3	6.3	-	3.0
1	3.3	1.6	8.2	-	4.9
2	3.3	2.6	8.1	-	4.8
3	3.3	1.6	5.6	-	2.6
4	3.3	1.6	7.8	-	4.5
5	3.3	1.7	5.5	-	2.2
6	3.3	1.7	4.5	-	1.2
7 *	22.3	1.5	1.5	21.1	-
8 *	22.1	3.9	8.2	13.9	-
9 *	23.3	7.7	7.7	15.6	-
10 *	19.4	6.2	11.7	7.7	-

\* samples spiked with silicon.

Table 4. Original phytoplankton assemblage: list of species, absolute species-counting-unit (C.U.) concentration ( $10^3 \text{ l}^{-1}$ ) and species-counting-unit concentration as percentage of total number of counting units, species biomass ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) and relative biomass (%) versus total biomass. Shannon's index was 2.41 (in terms of standing stock) and 3.39 (biomass).

Species	Counting unit concentration		Biomass	
	$10^3 \text{ C.U. l}^{-1}$	%	$\mu\text{g l}^{-1}$	%
Chlorophyceae				
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	0.75	< 0.1	0.84	0.1
<i>Monoraphidium contortum</i>	339.53	26.6	84.88	10.4
<i>Oocystis borgei</i>	15.71	1.2	62.83	7.7
<i>Oocystis submarina</i>	1.12	< 0.1	2.24	0.3
<i>Scenedesmus ellipticus</i>	7.11	0.6	7.11	0.9
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	1.5	0.1	1.74	0.2
Total for the group	365.71	28.6	159.64	19.6
Cryptophyceae				
<i>Chroomonas baltica</i>	3.74	0.3	1.12	0.1
<i>Hemiselmis virescens</i>	231.65	18.1	17.37	2.1
<i>Plagioselmis prolonga</i>	521.21	40.8	62.54	7.7
<i>Teleaulax acuta</i>	38.61	3.0	27.03	3.3
<i>Teleaulax amphyoexia</i>	38.61	3.0	16.22	2.0
Total for the group	833.81	65.3	124.28	15.3
Bacillariophyceae				
<i>Chaetoceros wighamii</i>	5.98	0.5	2.99	0.4
<i>Cyclotella radiosa</i>	1.5	1.1	4.49	0.6
<i>Navicula menisculus</i>	1.12	< 0.1	1.46	0.2
<i>Navicula rynchocephala</i>	2.24	0.2	4.49	0.6
<i>Skeletonema costatum</i>	6.73	0.5	2.69	0.3

<i>Thalassiosira baltica</i>	5.24	0.4	256.56	31.5
Total for the group	22.81	1.8	272.68	33.5

## Dinophyceae

<i>Dinophysis acuminata</i>	2.24	0.2	40.39	5.0
<i>Peridiniopsis polonicum</i>	0.75	< 0.1	2.24	0.3
<i>Gymnodinium sp.</i>	1.12	< 0.1	4.49	0.6
<i>Heterocapsa triquetra</i>	5.24	0.4	7.33	0.9
<i>Katodinium rotundatum</i>	1.12	< 0.1	1.68	0.2
<i>Protoperidinium bipes</i>	1.12	< 0.1	17.95	2.2
Total for the group	11.59	0.9	74.09	9.1

## Nostocophyceae

<i>Anabaena flos-aquae</i>	4.86	0.4	8.17	1.0
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	16.08	1.3	67.47	8.3
<i>Microcystis aeruginosa</i>	2.99	0.2	5.98	0.7
<i>Microcystis reinboldii</i>	1.12	< 0.1	1.12	0.1
<i>Snowella lacustris</i>	17.95	1.4	101.29	12.4
Total for the group	43.01	3.4	184.03	22.6

---

Table 5. List of species present in the original assemblage which disappeared during culturing in the different spike-enriched aliquots; see table 1 for culture numbers; 0: unenriched control. -3 indicates a species not seen after three-day culturing, -10 indicates a species not present at the end of culturing; +: species was present.

Species in original assemblage	Reference of Experiment										
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Chlorophyceae											
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3
<i>Oocystis submarina</i>	-10	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-10	-3	-3	-3
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	-10	-3	-3	-10	-10	-3	-3	+	-3	-10	-10
Cryptophyceae											
<i>Chroomonas baltica</i>	-3	-3	-3	-10	-10	-10	-3	-3	-3	-3	-3
<i>Teleaulax acuta</i>	-3	-10	-10	-3	-3	-3	-10	-3	-3	-3	-3
<i>Teleaulax amphyoxeia</i>	-10	-10	-3	-10	-10	-10	-10	-10	-10	-10	-10
Bacillariophyceae											
<i>Chaetoceros wighamii</i>	-10	+	-3	-10	-10	-10	-3	-3	-3	-3	-10
<i>Cyclotella radiosa</i>	-10	-3	-3	-3	-3	-3	-10	-3	-3	-3	-3
<i>Navicula menisculus</i>	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3
<i>Navicula rynchocephala</i>	-3	-3	-3	-10	-3	-10	-10	-10	-3	-3	-3
<i>Skeletonema costatum</i>	-10	-10	-10	-10	-10	-10	-10	-10	-10	-10	-10
Dinophyceae											

<i>Glenodinium paululum</i>	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3
<i>Gymnodinium sp.</i>	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3
<i>Heterocapsa triquetra</i>	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3
<i>Katodinium rotundatum</i>	-10	-3	-3	-10	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3
<i>Protoperdinium bipes</i>	-10	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3

Nostocophyceae

<i>Anabaena flos-aquae</i>	-3	-3	-3	-3	-3	-10	-10	-3	+	-3	-3
----------------------------	----	----	----	----	----	-----	-----	----	---	----	----

---

Table 6. Growth rates (divisions per day) during first three days of species initially present but which had disappeared by the end of the culture period in the different spike-enriched cultures; see table 1 for meaning of culture numbers; 0: unenriched control. - : absent at day 3.

Species	Culture number										
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0	-	-	0	0.5	-	-	0	-	0	0.2
<i>Chroomonas baltica</i>	-	-	-	0.4	0	0	-	-	-	-	-
<i>Teleaulax acuta</i>	-	0.4	1.0	-	-	-	0.7	-	-	-	-
<i>Teleaulax amphyoexia</i>	0	0.4	-	0.4	1.2	0.3	0.7	0.9	0.8	1.2	0.9
<i>Chaetoceros wighamii</i>	0.2	0.8	-	0.4	0	0	-	-	-	-	0.3
<i>Skeletonema costatum</i>	0.3	1.3	1.5	1.4	1.6	1.6	1.7	1.5	1.7	1.5	1.6
<i>Katodinium rotundatum</i>	0.6	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-
<i>Anabaena flos-aquae</i>	-	-	-	-	-	0	0.6	-	0	-	-

Table 7. List of species present at the end of the culture period in the control and the different spike-enriched cultures, with their relative abundance (%) in terms of counting units (normal print) or biomass (*italics*). 0 in column T<sub>0</sub> indicates a species which was not seen in the original assemblage but which appeared in the course of culturing. See table 1 for explanation of the culture numbers; T<sub>0</sub>: situation at beginning of culture period. 0 : control.

Species in	Culture number												
	T <sub>0</sub>	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Chlorophyceae													
<i>Monoraphidium contortum</i>	26.6	57.9	20.2	1.1	3.2	1.9	2.7	12.1	0	10.6	3.4	2.9	
	<i>10.4</i>	<i>5.4</i>	<i>1.4</i>	<i>0.1</i>	<i>0.2</i>	<i>0.2</i>	<i>0.2</i>	<i>0.7</i>	<i>0</i>	<i>1.2</i>	<i>0.4</i>	<i>0.3</i>	
<i>Oocystis borgei</i>	1.2	8.9	31.3	39.6	37.8	32.9	25.1	23.8	13.3	15.3	20.1	4.9	
	<i>7.7</i>	<i>13.2</i>	<i>35.2</i>	<i>51.0</i>	<i>44.8</i>	<i>47.2</i>	<i>36.0</i>	<i>21.5</i>	<i>18.9</i>	<i>27.7</i>	<i>33.7</i>	<i>7.3</i>	
<i>Scenedesmus acutus</i>	0	0	0.3	2.7	3.3	1.7	2.5	0.2	0	1.9	0	0	
	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>0.1</i>	<i>1.3</i>	<i>1.5</i>	<i>0.9</i>	<i>1.3</i>	<i>&lt; 0.1</i>	<i>0</i>	<i>1.3</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	
<i>Scenedesmus ellipticus</i>	0.6	0	0.5	< 0.1	0.8	1.2	0.7	0.2	6.0	3.6	0.4	2.3	
	<i>0.9</i>	<i>0</i>	<i>0.1</i>	<i>&lt; 0.1</i>	<i>0.3</i>	<i>0.4</i>	<i>0.3</i>	<i>&lt; 0.1</i>	<i>2.1</i>	<i>1.6</i>	<i>0.2</i>	<i>0.9</i>	
Cryptophyceae													
<i>Hemiselmis virescens</i>	18.1	9.2	0	1.2	0	0	0	1.7	0	0	0	1.3	
	<i>2.1</i>	<i>0.3</i>	<i>0</i>	<i>&lt; 0.1</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>&lt; 0.1</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>&lt; 0.1</i>	
<i>Plagioselmis prolunga</i>	40.8	9.2	2.6	0	0	0	0	0	0	27.9	2.9	0	
	<i>7.7</i>	<i>0.4</i>	<i>&lt; 0.1</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>1.5</i>	<i>0.2</i>	<i>0</i>	
Bacillariophyceae													
<i>Fragilaria crotonensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4.7	1.6	< 0.1	
	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>0.3</i>	<i>0.4</i>	<i>&lt; 0.1</i>	
<i>Thalassiosira baltica</i>	0.4	2.3	0	0	< 0.1	0	< 0.1	0.3	0	0.8	0	< 0.1	
	<i>31.5</i>	<i>56.2</i>	<i>0</i>	<i>0</i>	<i>0.3</i>	<i>0</i>	<i>0.7</i>	<i>4.6</i>	<i>0</i>	<i>26.0</i>	<i>0</i>	<i>1.0</i>	

<i>Thalassiosira pseudonana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7.1	23.1	8.8
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.4	0.1

## Dinophyceae

<i>Dinophysis acuminata</i>	0.2	1.2	0	0	0	0	< 0.1	0.1	0	0	0	< 0.1
	5.0	8.3	0	0	0	0	< 0.1	0.4	0	0	0	0.3

## Nostocophyceae

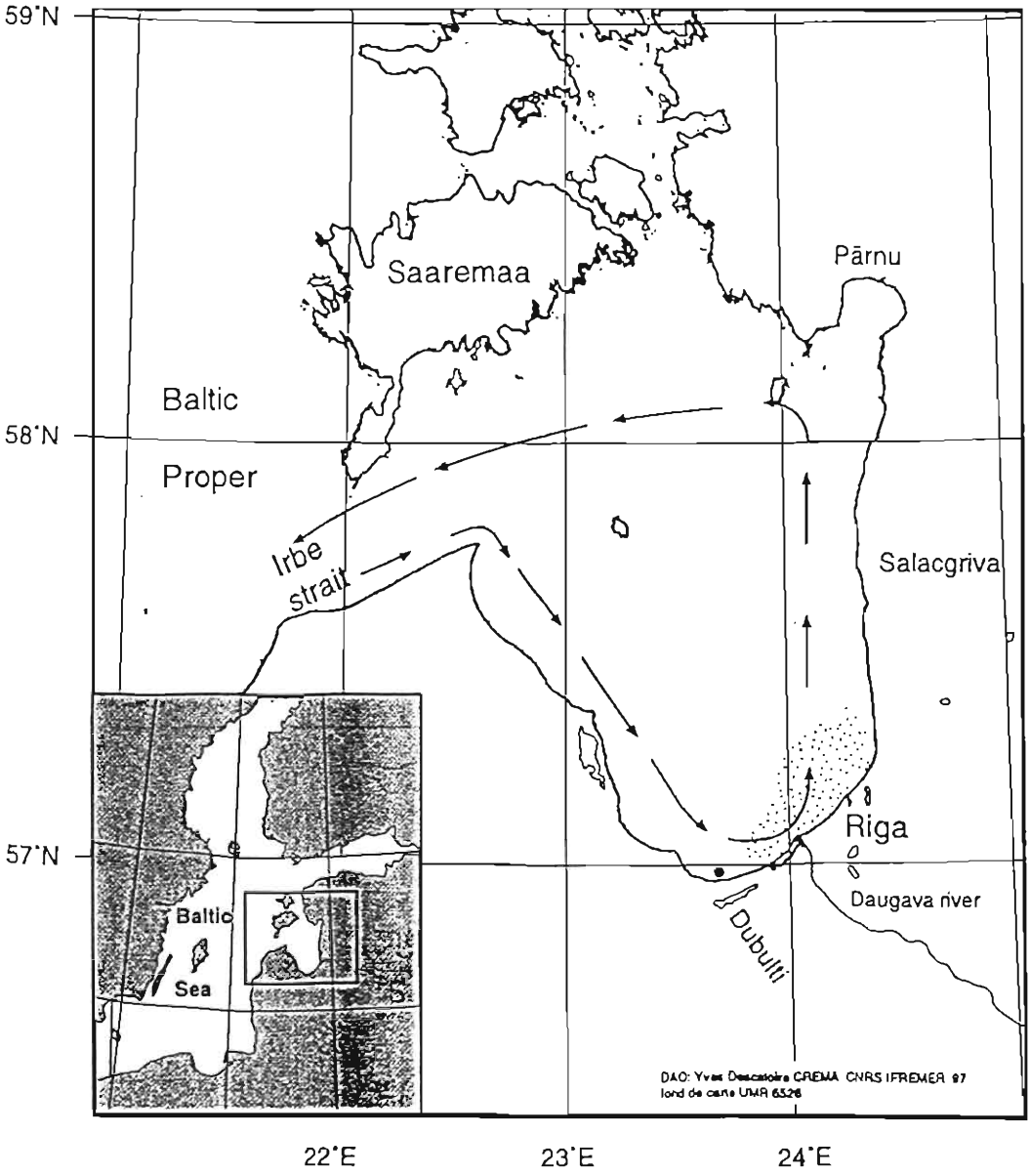
<i>Anabaena flos-aquae</i>	0.4	0	< 0.1	< 0.1	0	0	0	0	0	0.2	0	0
	1.0	-	< 0.1	< 0.1	0	0	0	0	0	1.8	0	0
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	1.3	0.5	1.2	< 0.1	0.3	0	< 0.1	1.6	0	0	0	0
	8.3	0.8	0.7	< 0.1	0.2	0	< 0.1	1.1	0	0	0	0
<i>Merismopedia punctata</i>	0	0	0.2	< 0.1	0	0	0	0.2	0	1.1	1.7	0.7
	0	0	< 0.1	< 0.1	0	0	0	< 0.1	0	0.5	0.7	0.2
<i>Microcystis aeruginosa</i>	0.2	0	1.2	1.2	1.4	0.8	1.6	0.8	3.0	0.8	0.9	3.3
	0.7	0	0.7	0.8	0.8	0.6	1.2	0.5	2.1	0.7	0.7	2.5
<i>Microcystis reinboldii</i>	< 0.1	0	0	29.1	9.7	26.3	28.3	0.2	24.3	8.4	11.6	28.7
	0.1	0	0	9.4	2.9	9.4	10.2	< 0.1	8.6	3.8	4.9	10.8
<i>Microcystis wesenbergii</i>	0	5.5	6.1	7.04	22.1	22.6	22.2	2.8	25.9	3.9	10.4	15.7
	0	4.1	3.5	5.0	13.1	16.2	16.0	1.8	18.4	3.5	8.7	11.8
<i>Snowella lacustris</i>	1.4	5.3	36.1	18.1	20.6	11.8	16.8	54.2	24.3	11.4	19.4	30.0
	12.4	11.2	57.2	32.9	34.5	23.8	34.0	67.0	48.5	29.1	45.9	63.5

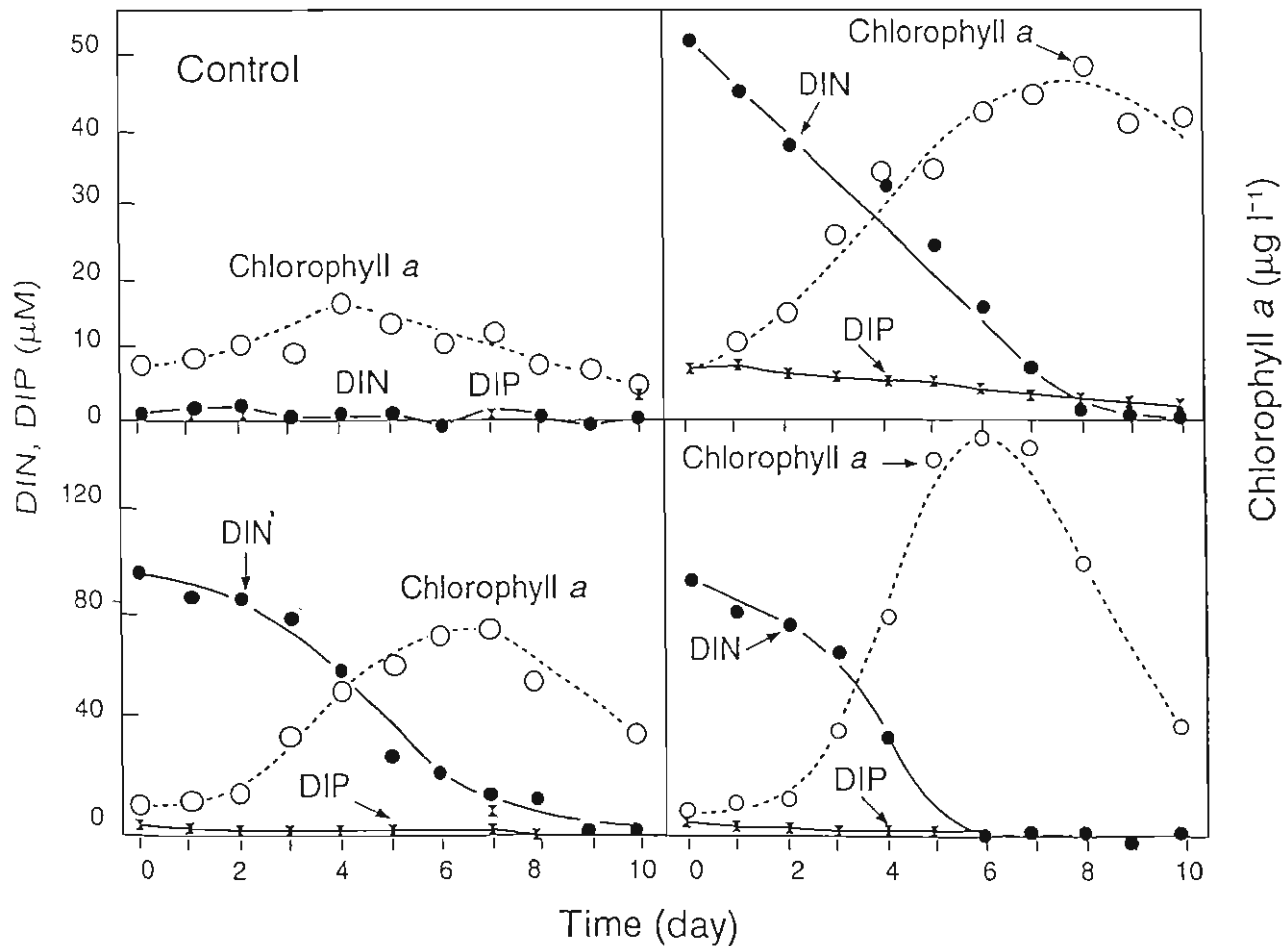
---

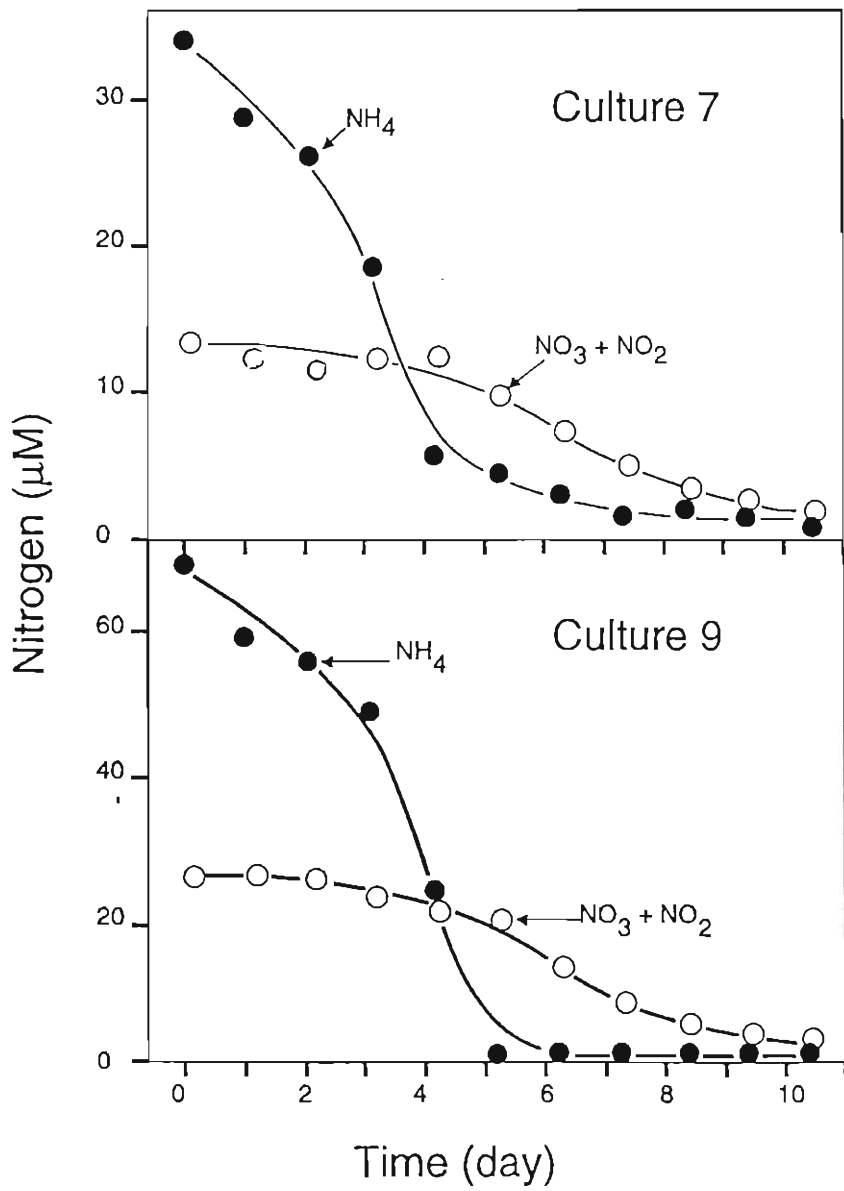
Table 8. Shannon's diversity index  $H$  of phytoplankton assemblages grown in different spike-enriched aliquots, after three days' culture and at the end of the experiment. Numbers in parentheses indicate relative (%) increase (+) or decrease (-) relative to the initial value. Initial value was 2.41 when calculated from species counting unit concentration, and 3.39 when calculated from biomass. See table 1 for explanation of culture numbers. Subscripts: c.u. - counting units; b - biomass.

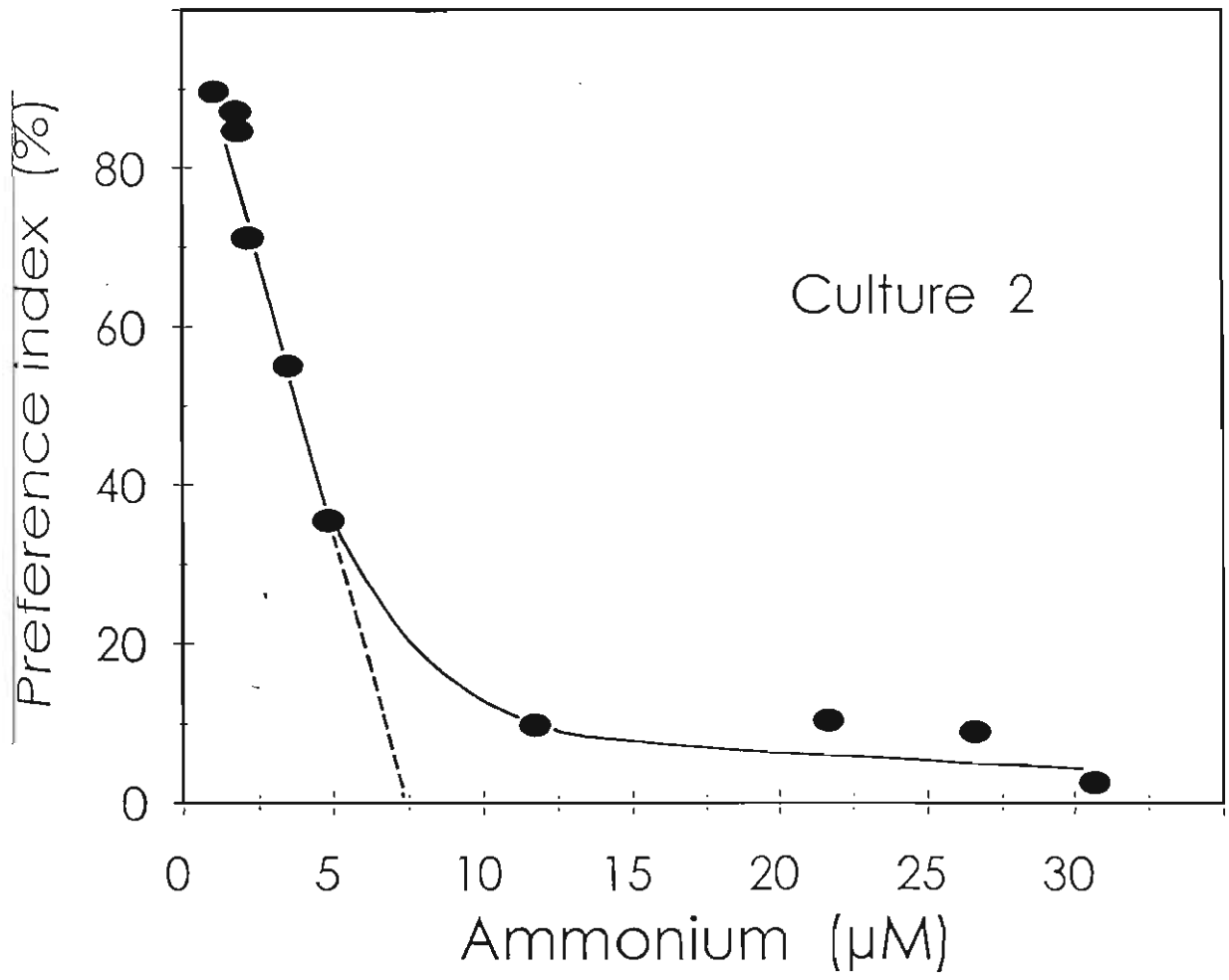
Assemblage	After three days' culture		End of experiment	
	$H_{c.u.}$	$H_b$	$H_{c.u.}$	$H_b$
Control	2.53 (+05)	3.10 (-09)	2.11 (-12)	2.04 (-40)
1	3.04 (+26)	3.55 (+05)	2.17 (-10)	1.46 (-57)
2	2.72 (+13)	3.38 (nil)	2.14 (-11)	1.70 (-50)
3	3.13 (+30)	3.62 (+07)	2.35 (-02)	1.90 (-44)
4	2.05 (-15)	3.34 (-01)	2.29 (-05)	2.00 (-41)
5	2.83 (+17)	3.29 (-03)	2.36 (-02)	2.09 (-38)
6	2.91 (+21)	3.48 (+03)	1.96 (-19)	1.41 (-58)
7	2.91 (+21)	2.59 (-24)	2.44 (+01)	2.03 (-40)
8	2.85 (+18)	2.57 (-24)	2.22 (-08)	2.53 (-25)
9	2.67 (+11)	2.84 (-16)	2.93 (+22)	1.99 (-41)
10	3.08 (+28)	3.30 (-03)	2.64 (+10)	1.83 (-46)

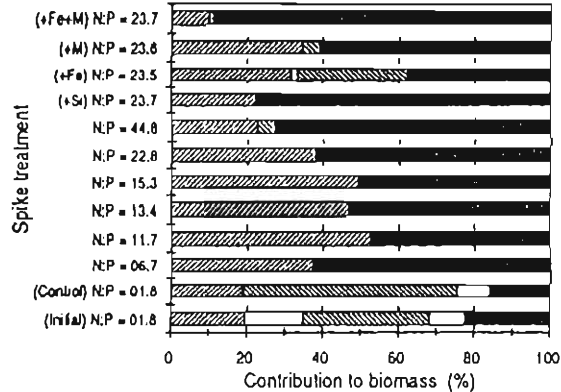
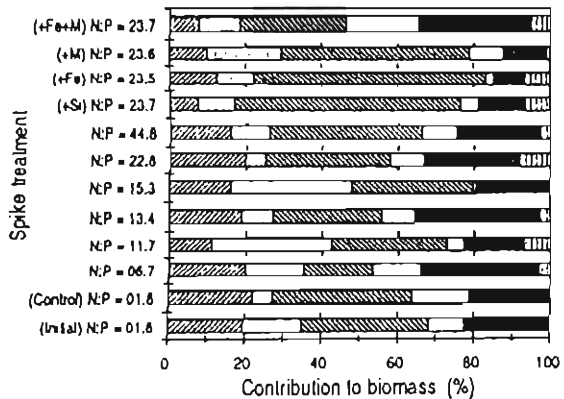
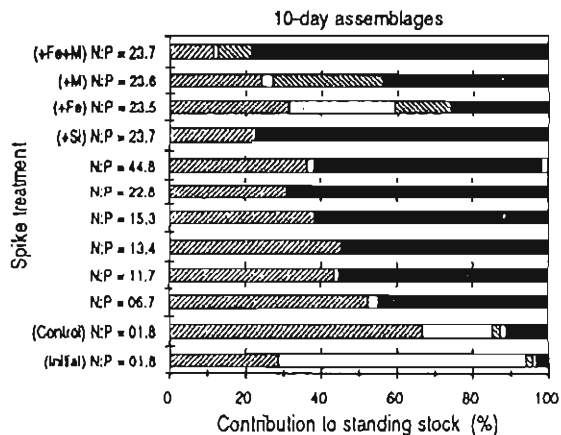
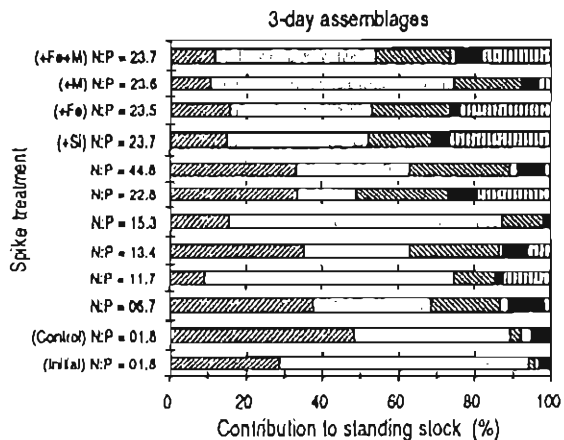












Summary of session 5: « Harmful blooms and toxins »

Session 5 started by an overview of recent advances in cyanobacterial research and application.

Usually, occurrence of toxic cyanobacteria is associated with fresh and brackish waters. Cyanobacteria produce a wide array of toxins: hepatoxins, neurotoxins and cytotoxins which adversely affect drinking water, recreational activities and freshwater fisheries. Recent death of more than 50 people in Brazil dramatically illustrate the importance of cyanobacterial toxins. This has recently prompted the World Health Organization to establish a limit (1 µg microcystin-LR per liter) for drinking water. Cyanobacteria in brackish and marine waters have been also reported to produce CTX, including microcystins, nodularins, PSP and some other toxins; nevertheless, little research has been dedicated to the production and the fate of these toxins, except for the Baltic Sea and some coastal areas of the Pacific. At present, the ecological significance of marine CTX is unclear; however, the neurotoxins of *Trichodesmium* spp. have been assumed to deter grazers. (G. Codd's keynote lecture).

Recent progress in analytical methods, such as protein phosphatase inhibition assay and immunoassay, now permit the detection of CTX down to the pg level. The protein binding assay is the most sensitive method for microcystin and nodularin; level of 50 fmole can now be detected. The hepatocyte culture assay is 100-1000 fold less sensitive, but it allows for the detection of non-phosphates binding toxins. (Serres M.H., Fladmark K.E., Knutsen G., Doskeland S.O.; poster).

The role of environment factors to the growth and toxic production of toxin species has then been discussed.

In eastern Baltic Sea, a significant negative correlation between abundance of potential toxic nitrogen-fixing cyanobacteria and concentration of inorganic nitrogen was found. Further enrichment experiments with *Microcystis aeruginosa* showed importance of dissolved organic compounds for the growth of this species. Urea was the best organic nitrogen source; DOM extracted from Daugava River sustained a significant yield (Balode M., Maestrini S.Y., Purina I., Béchemin C.; poster)

CTX production has been proved to be related to N or P deficiency. In *Nodularia spumigena* the highest toxin production was found in the nitrogen sufficiency and phosphorus deficiency. Nodularin was the toxin found in highest concentrations inside the cells. (Panosso R., Granéli E., Luckas B., Hummert C.; oral presentation).

Recently (April-May 1997), a bloom of *Lyngbya majuscola* started in a shallow Australian inlet and spreaded into an open bay. The bloom caused severe contact dermatitis. Fishermen reported that this toxicity has continuously increased during the past years. Estimation of mices injected with extracts of *L. majuscola* showed histological changes in kidneys. (Dennison W.C., O'Neil J.M., Oliver P., Shaw G.; oral presentation).

Spanish scientists reported for the first time the presence of *Phormidium persicinum* cells in the mantle of the local abalone *Haliotis tuberculata* which were banned from the market because they contained PSP. Research has started for growing *P. persicinum* in culture for further investigation of toxin production. (Lopez-Rodriguez C., Noguero Seoane A., Bravo Portela I.; oral presentation).

*Spirulina maxima* is mass-produced in Mexico. Medical evaluations made before declaration as safe for commercial distribution showed that up to a level of 30 % indiet for rodents did not produce toxic effects. Studies with other test animals are presently carried out. (Chamorro G., Salazar M., poster)

Maija BALODE and Serge Y. MAESTRINI

4 February 1998

# **Spatial distribution of phytoplankton in the Gulf of Riga during spring and summer stages**

J. Seppälä <sup>a</sup>, M. Balode <sup>b</sup>

<sup>a</sup> *Finnish Environment Institute, P.O. Box 140, FIN-00251 Helsinki, Finland*

<sup>b</sup> *Institute of Aquatic Ecology, University of Latvia, Miera 3, LV-2169 Salaspils, Latvia*

**Key words:** Gulf of Riga, phytoplankton species, phytoplankton biomass, eutrophication, multivariate analysis

## Abstract

Distribution patterns of chlorophyll *a*, phytoplankton species and biomass were studied in the Gulf of Riga, one of the most eutrophicated areas of the Baltic Sea. Common factor analysis was used to simplify the highly correlated patterns of nutrients, salinity, temperature and the depth of mixed layer. Obtained latent variables were used to explain spatial distribution of phytoplankton. During periods of blooms, the gulf was divided into compartments with different phytoplankton characteristics using cluster analysis. The intensity of spring diatom bloom in 1995 followed closely the spatial variations of nutrients and salinity. In summer three different stages were recorded. The early-summer stage in 1994 was characterized by a homogenous distribution of algae, followed by an intense bloom of cyanobacteria (*Aphanizomenon flos-aquae*) after warming up of the surface layer. The intensity of the bloom correlated well with the common structure of environmental variables and was most dense in the southern gulf. During late summer in 1993 the dominance of cryptomonads was recorded. The variability of chlorophyll *a* in the southern gulf or in the Irbe Strait had no permanent spatial patterns. Basin-wide differences in chlorophyll *a* were detected only during bloom periods.

## Introduction

The Gulf of Riga is one of the most eutrophicated systems in the Baltic Sea as a result of high nutrient load (Andrushaitis et al., 1995; Laznik and Stålnakke, 1998). Regional differences in nutrient concentrations are well established (Yurkovskis et al., 1993; Tamminen and Seppälä, 1998). The southern coast is the most eutrofied area as it receives most of nutrients entering the gulf - 80 % of the total load of N and P (Andrushaitis et al., 1995; Laznik and Stålnakke, 1998).

Evidence of increased phytoplankton production and accumulation of biomass during recent decades has been received from the Gulf of Riga. Chlorophyll *a* concentrations have increased during all seasons for the observation period from 1972 to 1991 (Jansone, 1995). Water transparency in autumn and oxygen concentrations in the deep water during summer have decreased significantly from 1963 to 1990, indicating increased biological activity (Berzinsh, 1995). There are also signs of long-term changes of the summer phytoplankton community composition. Although first cyanobacterial blooms in the Gulf of Riga were recorded in 1908 (Nikolayew, 1953), their frequency and intensity have increased during recent years. This has been revealed through remote sensing from period 1982 - 1993 (Kahru et al., 1994) and by studies of phytoplankton community structure from 1972 on (Balode, 1994).

The spatial distribution of phytoplankton has been studied intensively for about 20 years (eg. Kalveka, 1980; Rudzroga, 1987; Zvaigzne and Filmanovicha, 1990; Balode and Purina, 1996). The results are not, however, open for a larger scientific community, since they have been published mostly in local editions. In these earlier studies not a lot attention has been paid to the environmental factors affecting the phytoplankton distribution patterns. Statistical analysis have not been used - before this study - to explain spatial distribution patterns of phytoplankton variables in the Gulf of Riga.

To understand the biological, chemical and physical dynamics and interactions in the Gulf of Riga, quasi-synoptic measurements covering the entire gulf were carried out as a part of a project "Pelagic eutrophication and sedimentation in the Gulf of Riga". The basin-scale structures of

phytoplankton biomass and community composition presented here will together with continuous phytoplankton fluorescence measurements (Babichenko et al., 1998) form a background for the studies of vertical flux, elemental cycling and dynamics of benthic boundary layer carried out during the same project.

In this paper we describe snap-shot like spatial distribution patterns of phytoplankton in the Gulf of Riga during five occasions, at four different stages of annual phytoplankton succession. Multivariate methods were used to study relationships between biological, chemical and physical variables. To derive valuable ecological information from complex data sets with highly correlated interdependent variables can be difficult. Because of that, various numerical methods have been used or suggested for plankton studies (Flos et al., 1987). Cluster analysis have been used to group lakes, sites or co-occurring species on the basis of some measure of similarity (eg. Earle et al., 1987; Lyche, 1990). Despite distinct compartments with different phytoplankton characteristics are rare in pelagic ecosystems, these methods are convenient in summarizing the data. Factor analysis can be used to simplify the patterns of several correlating and interdependent variables and to construct latent variables for further analysis (Dillon and Goldstein, 1984).

## **Material and methods**

### *Sampling and analysis*

The water samples were collected on 24.8.-2.9. 1993, 19.-22.6. 1994, 10.-13.7. 1994, 19.-22.4. 1995 and 24.-26.4. 1995 during cruises by R/V Marina. The station network (n=18) was the same every year and covered the entire gulf (Fig. 1). During the cruise in 1993, some southern stations were visited two (Stns 13,14,16,18), three (Stn. 17) or four times (Stn. 15). Stations 6 and 18 were omitted during the first cruise in 1994.

Analysis of phytoplankton community structure, chlorophyll a,  $\text{NO}_3\text{-N}$ ,  $\text{NH}_4\text{-N}$ ,  $\text{PO}_4\text{-P}$ , total N and total P were performed from a composite surface (0-10 m) sample. In some cases the depth-weighted average for this layer was calculated from the samples taken from 0, 2.5, 5 and 10 m.

Analysis - except for phytoplankton microscopy and total nutrients - were performed on-board right after sampling.

Phytoplankton samples were preserved with acid Lugol's solution. Micro- and nanophytoplankton species were counted using an inverted microscope (Diavert) following the Utermöhl (1958) technique. Biomass transformations (wet weight) were made according to Edler (1978). For the first cruise in 1994, phytoplankton data were missing for the stations 1, 2, 3 and 7.

Samples for chlorophyll *a* were filtered onto glass-fiber filters (Whatman GF/F) with a nominal pore-size of 0.7  $\mu\text{m}$ . Filters were extracted with 96% ethanol for 24 hours at room temperature. Concentrations were measured with a spectrofluorometer (Shimadzu RF 5001) which was calibrated with pure chlorophyll *a* (Sigma). Aliquots of water samples were size-fractionated by reverse filtration using 2  $\mu\text{m}$  Nuclepore filter (1994) or 10  $\mu\text{m}$  nylon screen (1995), from the filtrate chlorophyll *a* was analyzed as above. Inorganic and total nutrients were analyzed as described by Tamminen and Seppälä (1998).

For each station the average temperature and salinity at 0-10 m surface layer was extracted from the profiles measured with SIS CTD 100Plus (1993) or with Aquapack CTD (1994 and 1995). Depth of the mixed layer (1995) was assumed to be the depth where gradient of density reached a clear maximum.

Mapping of spatial distribution patterns of variables was carried out with the SURFER software package using interpolation with kriging method. Distributions of nutrients and physical variables are shown by Tamminen and Seppälä (1998).

### *Statistical methods*

The relationships between phytoplankton, chemical and physical variables were analyzed with a series of multivariate and correlation methods. Multivariate analysis were performed with the SAS

statistical package. As a first step the data were divided into four sets presenting different phytoplankton succession stages and the sets were analyzed separately. Data from the two cruises during spring 1995 were pooled since phytoplankton biomass and species composition were not different in them (Anova,  $p > 0.05$ ). The different stages are named as follows:

- spring bloom; two cruises in April 1995
- early-summer stage; cruise in June 1994
- cyanobacterial bloom; cruise in July 1994
- late-summer stage; cruise in August-September 1993

For spring and cyanobacterial blooms average linkage clustering method was used to group the stations into main compartments with different phytoplankton characteristics. The variables used in cluster analysis were concentrations of chlorophyll *a* in total and size-fractionated water samples, total phytoplankton biomass and biomass of dominating species. During spring bloom the biomass of *Thalassiosira baltica* and *Peridiniella catenata* (former *Gonyaulax catenata*) were included in the analysis, while during cyanobacterial bloom the biomass of filamentous cyanobacteria (*Aphanizomenon flos-aquae* and *Nodularia spumigena*), non-filamentous cyanobacteria (mainly *Woronichinia compacta* and *Snowella lacustris*), centric diatoms (*Cyclotella radiosa*, *Thalassiosira baltica* and *Thalassiosira pseudonana*) and cryptomonads (*Teleaulax amphioxeia* and *Teleaulax acuta*) were included. To normalize the distributions, variables were log-transformed ( $X' = \ln(X+1)$ ) and subsequently standardized to give equal weights to the different variables. After clustering, backward stepwise discriminant analysis was used to identify the most important variables that revealed differences between the clusters.

Nutrient and physical data were highly correlated in each data set. The information of  $\text{NH}_4\text{-N}$ ,  $\text{NO}_3\text{-N}$ ,  $\text{PO}_4\text{-P}$ , total N, total P, salinity (not early-summer stage), temperature (not early-summer and late-summer stages) and the depth of mixed layer (only spring bloom) was reduced into common factors using principal factor method. The common factors extracted by this method will account for the maximum possible amount of the variance contained in original data (Dillon and Goldstein, 1984). The number of factors was selected with the help of eigenvalues. In all cases the sum of the two first eigenvalues was close (95-102%) to the total communality, and thus 2 factors were

retained. To help the interpretation of the factors, varimax rotation was made. Computed factor scores were used in further analysis.

For the each data set and cluster, correlation coefficients were calculated between the factor scores and main phytoplankton variables. To ensure that significant correlations found were not artifacts brought about by outliers, the jackknifing technique was utilized. One observation at a time was removed and the lowest obtained correlation coefficient was taken into account.

Chlorophyll *a* and salinity values measured at the southern gulf (Stns 15, 16, 17 and 18) or in the Irbe Strait (Stns 1, 2, 3 and 4) were standardized for each season and differences between stations were studied using ANOVA. Subsequently Tukey's test was used to find which stations differed each other. Differences in chlorophyll *a* concentrations between the southern (Stns 15, 16, 17 and 18), the middle (Stns 8, 10, 11 and 12) and the northern gulf (Stns 1, 2, 3 and 4) were studied similarly for each cruise.

## Results

### *Spring bloom 1995*

High values of phytoplankton standing stock were found during the first spring cruise as the spring bloom had already started (phytoplankton wet weight 4000-27000  $\mu\text{g l}^{-1}$ ; chl *a* 13-50  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) (Fig. 2). The area of Irbe Strait (Stn. 2) was characterized by the lowest phytoplankton abundance, while the maximal biomass was registered in the southern gulf (Stns 15, 17 and 18). The spring bloom biomass was dominated by diatoms (Fig 3). Main species *Thalassiosira baltica* contributed more than 75% of the total phytoplankton biomass and more than 97% of the biomass of diatoms. At a few stations specific weights of other diatoms - *Chaetoceros wighamii*, *Melosira nummuloides* and *Achnanthes taeniata* - were significant. Dinoflagellates with a dominance of *Peridiniella catenata* were the second most significant component of the spring bloom. In the eastern gulf *P. catenata* contributed up to 25% of the total phytoplankton biomass (Fig 3). Except for stations 1 and 3, the share of chlorophyll *a* in the algae <10  $\mu\text{m}$  was below 10% (Fig. 2).

The next cruise, five days later, indicated the decline of the spring bloom especially in the southern gulf (Fig. 2) although there were still inorganic nitrogen ( $> 60 \mu\text{g NO}_3\text{-N l}^{-1}$ ) and phosphorous ( $> 5 \mu\text{g PO}_4\text{-P l}^{-1}$ ) available (see Tamminen and Seppälä, 1998). Compared to the first cruise, diatom abundance generally decreased (Fig. 3) while the significance of dinoflagellates *P. catenata* increased. Clear dominance of diatoms remained in the whole gulf, especially in the southern parts (Stns 16, 17 and 18) where they contributed more than 90% of the total phytoplankton biomass. Except in these three southernmost stations, the Shannon index of biomass increased (not shown) referring to development of a more diverse phytoplankton community. An increase of the small-size algae ( $<10 \mu\text{m}$ ) was also observed (Fig. 2).

Cluster analysis was used to distinguish stations with different bloom characteristics. The first cluster corresponds to stations with lower biomass and share of diatoms than the second cluster. Furthermore, stations 1 and 2 during the second cruise formed their own compartment (Fig. 4). As a result of stepwise discriminant analysis, chlorophyll *a* concentration had the most limited ability to explain differences between the clusters, while all other variables used in the analysis were equally important.

Common factor analysis revealed high correlation between concentrations of nutrients and low saline water. After varimax rotation, factor 1 accounted for 46.9% of the total variance and had strong loadings of all variables except  $\text{PO}_4\text{-P}$  and temperature, which loaded factor 2 accounting 21.5% of the total variance (Table 1). Factor 1 showed significant correlations with phytoplankton variables when the whole gulf was considered (Table 2a). In the different clusters correlations were lower. Factor 2 was correlating negatively with chlorophyll *a* in the fraction  $<10 \mu\text{m}$  and positively with biomass of cyanobacteria. In the different clusters, however, it was negatively correlating with the phytoplankton abundance in general.

*Early summer stage 1994*

The cruise was performed during cold and windy weather conditions. Water column was well mixed and surface irradiance levels were low. Phytoplankton was very homogeneously distributed in the upper 0-30 m water column (data not shown). Concentrations of chlorophyll *a* increased from 1.5  $\mu\text{g l}^{-1}$  at the station 1 up to 4-7  $\mu\text{g l}^{-1}$  in the gulf (Fig. 5). Phytoplankton biomass was on the average 560  $\mu\text{g l}^{-1}$  and did not exceed 1200  $\mu\text{g l}^{-1}$ . Algae <2  $\mu\text{m}$  contributed about 70% of chlorophyll *a* at station 1, while at the southern gulf only around 10% (Fig. 5). Cyanobacteria (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Woronichinia compacta*, *Snowella lacustris*) and dinoflagellates (*Dinophysis baltica*, *Gonyaulax triacantha*, *Prorocentrum minimum*) dominated the phytoplankton biomass, except in few stations (stns 4, 15, 16) where diatoms (*Skeletonema costatum*, *Thalassiosira pseudonana*) were the most important components of phytoplankton community (Fig. 6).

Concentrations of inorganic N and P were generally low, but in the southern gulf reasonable amounts of  $\text{NH}_4\text{-N}$  (up to 25  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) were available (Tamminen and Seppälä, 1998). Total N and P had strong loadings on factor 1 while inorganic N and P on factor 2;  $\text{NO}_3\text{-N}$  had moderate loadings on both factors (Table 1). Factors 1 and 2 contributed 40.1% and 37.0% of the total variance, respectively. Factor 1 correlated positively with chlorophyll *a* concentration and negatively with the fraction of chlorophyll *a* in algae < 2  $\mu\text{m}$  (Table 2b). Factor 2 was correlating with the biomass of chlorophyta (mainly *Monoraphidium contortum*).

#### *Cyanobacterial bloom 1994*

During the cruise extremely calm and warm weather prevailed. Surface water temperature rose up to 26 °C and a strong thermocline at 3-7 m prevented deep mixing. An increase of phytoplankton biomass and chlorophyll *a* was observed at most stations as compared with the cruise two weeks earlier (Fig. 5). Cyanobacteria were dominating at the southern gulf and sometimes dense surface accumulations were found. In most cases phytoplankton biomass exceeded 1000  $\mu\text{g l}^{-1}$  the maximum being at station 15 (6600  $\mu\text{g l}^{-1}$ ). Species composition showed a dominance of *Aphanizomenon flos-aquae* which contributed 57-95% of the total phytoplankton biomass in the southern gulf and about 50% in the central part of the gulf (Fig. 6). Filamentous cyanobacteria

were less abundant in the northern part of the gulf and contributed about 1/3 of the total biomass, while non-filamentous cyanobacteria (*Woronichinia compacta*, *Gomphosphaeria lacustris*), diatoms (*Thalassiosira pseudonana*, *Thalassiosira baltica*) and cryptomonads (*Teleaulax amphioxeia*, *Teleaulax acuta*) were other important constituents of phytoplankton (Fig. 6). Picoplankton had become more important especially in the northern gulf as ascertained by chlorophyll a results of different size-fractions. At station 1, the increase of chlorophyll a was totally attributed to the algae smaller than 10 µm (Seppälä, unpubl.). *Nodularia spumigena*- an important bloom forming cyanobacteria in the Baltic Sea - was present only at stations 3 (34% of the total phytoplankton biomass) and 13 (1.5%). The high amount of cyanobacteria at the station 2 was recorded but it was not accompanied by high chlorophyll a values at any depth.

Cluster analysis clearly separated two different areas; the southern gulf with dense cyanobacterial bloom and the northern gulf (Fig. 7). Preliminary analysis placed station 9 into its own compartment, thus it was considered as an outlier and was omitted in the eventual cluster analysis. Backward stepwise discriminant analysis identified the share of chlorophyll a in the algae <2 µm as the most significant variable that distinguished clusters, the next important were biomass of cyanobacteria and total chlorophyll a concentrations.

Factor 1 had the highest loadings of all variables except temperature and accounted 37.1% of the total variance (Table 1). Temperature loaded factor 2 and explained 18.1% of variance. Factor 1 was correlating positively with chlorophyll a, total phytoplankton biomass, biomass of cyanobacteria and chlorophytes and the share of cyanobacteria from the total biomass and negatively with the share of chlorophyll a in algae <2 µm and the share of cryptomonads and diatoms biomass (Table 2c). In different clusters the correlations were lower and the only significant was in the first cluster with the biomass of non-filamentous cyanobacteria. Factor 2 correlated negatively with dinoflagellates biomass in the second cluster.

*Late summer stage 1993.*

Nanoflagellates dominated the phytoplankton community in the late summer period. On the average 50% of the total biomass was due to cryptomonads with main species *Teleaulax amphioxeia*, *Teleaulax acuta* and *Rhodomonas marina* (Fig. 6). Cyanobacteria (*Aphanizomenon flos-aquae*) and diatoms (*Thalassiosira pseudonana*) were also important. Diatoms were most abundant in the southern part of the gulf where they constituted on the average 44% of the total biomass. Phytoplankton biomass was rather evenly distributed in the gulf ranging from 450 to 1200  $\mu\text{g l}^{-1}$ , except for the minimum at the station 8 (165  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) (Fig. 5). The distribution of chlorophyll *a* had more pronounced patterns with the minimum in the western and southern parts of the gulf. Repeated sampling in the southern part of the gulf revealed rather dynamic patterns of phytoplankton during this season. The observed range for chlorophyll *a* was 0.99-6.85  $\mu\text{g l}^{-1}$  (mean 3.98, CV 35%, n=27) in the whole gulf, while 3.43-5.76  $\mu\text{g l}^{-1}$  (mean 4.17, CV 26%, n=4) at station 15 and 0.99-2.70  $\mu\text{g l}^{-1}$  (mean 2.00, CV 45%, n=3) at station 17. The first and last sampling were separated by 8 days in all cases.

Partly due to short-term variability, cluster analysis failed to separate different zones on the basis of phytoplankton community characteristics. Salinity, inorganic N and P loaded factor 1 (Table 1) while factor 2 was loaded by total N and P. The factors contributed 39.9% and 27.9% of total variance respectively. Factor 1 was negatively correlating with chlorophyll *a* and the biomass of cyanobacteria and positively correlating with the biomass of diatoms (Table 2d). Factor 2 and biomass of cryptomonads were correlating negatively.

#### *Spatial variability of chlorophyll a*

There were no permanent structure in the distribution of chlorophyll *a* in the southern gulf or in the Irbe Strait (Fig. 8, ANOVA,  $p > 0.10$ ). Salinity at station 15 was significantly higher than at station 17 (Tukey's test,  $p < 0.05$ ), but neither of them was different from stations 16 or 18. The permanent salinity structure in the Irbe Strait was detected as all the stations were different from each other (Tukey's test,  $p < 0.05$ ).

During the first spring cruise, the chlorophyll a concentrations in the southern gulf were significantly higher than in the middle or northern gulf, while during the second spring cruise the southern gulf was different only from the northern gulf. During the cyanobacterial bloom the chlorophyll a in the northern gulf was lower than in the middle or southern gulf (in all cases Tukey's test,  $p < 0.05$ ). During early or late summer cruises no statistically significant differences were found between these areas.

## Discussion

### *Multivariate analysis*

The results of cluster analysis should always be treated with care, since obtained cluster pattern is strongly influenced by the method used, and moreover, the number of clusters is a matter of subjective selection. Actually, in pelagic ecosystems well-defined clusters seldom appear, as distribution of phytoplankton variables is often fuzzy (Flos et al., 1987). This was the case also in the Gulf of Riga during early-summer and late-summer stages. The cluster analysis failed to create spatial compartments since there were no clear boundaries in the distribution of plankton variables. During the bloom stages such boundaries were likely to occur in the spatial scale of our sampling. We were able to distinguish areas with different bloom characteristics mainly brought up by the variations of available nutrients.

The observed patterns of phytoplankton variables are an outcome of previous environmental conditions. High correlation between biological and chemical or physical variables does not by no means indicate causality. The information of correlating environmental variables can be reduced by common factor analysis. Latent variables extracted will represent an euclidean measure of different water-types characterized by the original variables. The correlation analysis can be used to study whether the variability of phytoplankton is related to the patterns of these water-types.

For the Gulf of Riga, two common factors were extracted for the each stage from nutrient, salinity and temperature data. The factors with high negative loadings of salinity indicate fresh water load

usually correlated with concentrations of nutrients as depicted by the high loadings from them. The other factor can be considered as a measure of cold and PO<sub>4</sub>-P rich winter-water (spring bloom - stage) or warm water (cyanobacterial bloom -stage). The two factors were able to explain 55-77 % of the total variance of the original variables. Such a high amount indicate that there is a common structure of variables, and that the factor solution explains most of it.

#### *Variability of phytoplankton at different seasonal stages*

The interannual variability of the fresh water and nutrient load to the Gulf of Riga is notable (Andrushaitis et al., 1995; Berzinsh, 1995; Laznik and Stålnakke, 1998). The dynamics of hydrological and meteorological parameters will cause fluctuations in the patterns of phytoplankton succession. Thus the seasonal stages analyzed here must be considered only as examples and they should be studied further in the context of interannual variability.

Spring bloom in the Baltic Sea is initiated by the increase of light in the mixed layer that is in spring determined mainly by salinity stratification (Nõrmmann, 1990). While zooplankton grazing is low during spring, the bloom intensity is mainly controlled by the amount of available nutrients accumulated during winter and by water mixing. Winter nutrient pools are higher in the Gulf of Riga than in the other sub-areas of the Baltic Sea (Nehring et al., 1990) and freshwater flow provides strong stability of the surface layer in the southern gulf (Tamminen and Seppälä 1998). Factor analysis revealed the relationships between total N and P, inorganic N and P and less saline water. Also the mixed layer depth was closely connected with the salinity of the surface water. The intensity of the diatom bloom, in the scale of the whole gulf, was well explained by these variables as demonstrated by correlation analysis. In the different clusters such a relationship was not so evident. The south-western part of the gulf was more influenced by the fresh water flow from river Daugava than the south-eastern part (Tamminen and Seppälä 1998). Also the bloom was more pronounced at station 18 than at station 16. The central station (Stn. 15) for the studies of vertical flux and elemental cycling was clearly influenced by the fresh water load. Differences between southern and northern gulf are most clear during the spring season. Small scale heterogeneities in the chlorophyll a distribution were recorded, especially in the coastal

areas, using flow-through fluorometer (Babichenko et al., 1998).

Although water temperature and the depth of mixed layer were not loading the same factor, they should be causally related during spring. In the areas of deep mixing the warming up of the surface layer was slower and also the phytoplankton biomass was lower probably because of the lower light supply. Higher amounts of  $\text{PO}_4\text{-P}$  prevailed in cold areas, presumably weakly developed bloom was not able to take up all available phosphorus.

Between the two spring cruises the algal biomass and chlorophyll *a* decreased although there were considerable amounts of inorganic N and P left. Dinoflagellates *Peridiniella catenata* became more important constituent of the phytoplankton community. The increase of the role of dinoflagellates at the end of diatom bloom is typical phenomenon in the Gulf of Riga (Kostrichkina et al., 1994a; Olli, 1998). The amount of dinoflagellates or their share of the biomass was not correlating with environmental variables measured. Diminution of silicate pool over the last ten years in the Gulf of Riga (Yurkovskis 1996) could be one of the factors stimulating development of dinoflagellates in late spring as it is possible that silicate becomes a limiting nutrient for diatoms. The studies from 1977 to 1990 showed an increase of the role of both *Thalassiosira baltica* and *P. catenata* in the formation of spring phytoplankton community of the Gulf of Riga (Kostrichkina et al., 1994b). These species are also frequently found to be important constituents of the spring phytoplankton in the other regions of the Baltic Sea (eg. Kononen and Niemi 1984).

Phytoplankton structure at the end of June 1994 characterizes a summer community in the Gulf of Riga. The winter pool of inorganic nutrients in the upper layer was consumed by the mid-June when the early summer cruise was carried out, only at the southern stations considerable amounts of  $\text{NH}_4\text{-N}$  and  $\text{NO}_3\text{-N}$  were available (see Tamminen and Seppälä, 1998). Inorganic nutrients loaded factor 2, which was not correlating significantly with phytoplankton variables, except with the biomass of Chlorophyta. Dominating species of green algae *Monoraphidium contortum* was favored by eutrophic conditions as also noted by Kononen (1988); the opposite seemed to be true for dinoflagellates. Chlorophyll *a* and the share of picoplankton from it, were closely connected to

the amount of total nutrients. The main gradient in chlorophyll *a* was in the Irbe Strait, unfortunately phytoplankton counts from this area were lacking.

In July the phytoplankton species composition showed the dominance of cyanobacteria, obviously favored by the warming of the surface layer. However, factor 2 loaded only by the surface temperature did not verify this. Biomass of other phytoplankton taxa were negatively correlated with temperature in the southern cluster. Cyanobacterial bloom in the Gulf of Riga are most frequently caused by *Aphanizomenon flos-aquae*. It has been postulated that the recent increase of the blooms is caused by the decreasing DIN/DIP ratio (Balode 1994; Balode and Purina 1996). In our study the DIN/DIP ratio was similar (by weight 0.7-4.1 in cluster 1, 0.7-6.4 in cluster 2) in both clusters with different bloom characteristics (Anova,  $p > 0.10$ ). Water inorganic nutrient concentrations were, however, very low and do not necessarily correspond the actual supply of nutrients through remineralization. The nutrient limitation experiment carried out at the station 15 revealed that phytoplankton community was N or N & P co-limited (Seppälä et al., 1998).

Cyanobacterial bloom was most intense at the southern stations. Chlorophyll *a* values revealed that the northern gulf was characterized by low phytoplankton abundance. Accumulation of biomass and the increase of share cyanobacterial of total phytoplankton was connected to factor 1, representing high amounts of nutrients and fresh water. In the different clusters such a pattern was not so significant. In the northern cluster, the amount of non-filamentous cyanobacteria were closely linked to factor 1.

The late summer cruise in 1993 was performed after a collapse of a cyanobacterial bloom (Balode and Purina 1996). The planktonic community was characterized by mainly heterotrophic activities, which is revealed by the high amounts of available inorganic nutrients and by a negative correlation between chlorophyll *a* concentrations and inorganic nutrients. The main constituents of the phytoplankton community were cryptomonads. The spatial and temporal dynamics of phytoplankton were high during this period. The variability at the station 15 during 8 days was the same magnitude as the variability in the scale of the whole gulf.

In all cases, except during late summer, the distribution of phytoplankton was positively correlating with the environmental factors extracted by factor analysis. The most significant basin-wide spatial variability of offshore phytoplankton characteristics was recorded during bloom occasions. The suggested anticlockwise spreading of fresh water from river Daugava (Yurkovskis et al., 1993; Köuts and Håkansson 1995) was not valid for all cases studied here. Also for the phytoplankton variables difference between the western and the eastern parts of the gulf was not found. It has been assumed that there might be a phytoplankton productivity front in the Irbe Strait due the mixing of N-rich gulf water and P-rich Baltic Sea water (Köuts and Håkansson 1995). Our results, however, did not verify this; at least no accumulation of phytoplankton biomass in this region was observed.

### **Acknowledgements**

We thank Dr. T. Tamminen, E. Salminen and M. Sjöblom for providing the nutrient results; T. Stipa and T. Saloranta for conducting the CTD measurements and S. Kaitala, S. Babichenko, L. Poryvkina, A. Leeben, S. Minko and R. Lignell for their contributions to the cruises. The crew of RV Marina is warmly acknowledged. This study is a contribution of the projects 'Pelagic Eutrophication and Sedimentation in the Gulf of Riga' financed by Nordic Council of Ministers and 'PELAG III' (Nitrogen Discharge, Pelagic Nutrient Cycles, and Eutrophication of the Coastal Environment of the Northern Baltic Sea).

### **References**

- Andrushaitis, A., Seisuma, Z., Legzdina, M. and Lensh, E., 1995. River load of the eutrophying substances and heavy metals into the Gulf of Riga. In: E. Ojaveer (Editor), *Ecosystem of the Gulf of Riga between 1920 and 1990*. Estonian Academy Publishers, Tallin, pp. 32-40.
- Babichenko, S., Kaitala, S., Leeben, A., Poryvkina, L. and Seppälä, J., 1998. Phytoplankton pigment and dissolved organic matter distribution in the Gulf of Riga. *J. Mar. Systems*.
- Balode, M., 1994. Long-term changes of summer-autumn phytoplankton communities in the Gulf of Riga. In: O. Guelorget and A. Lefebvre (Editors), *Baltic Sea and Mediterranean Sea*. A

- comparative ecological approach of coastal environments and paralic ecosystems. Montpellier, France, pp. 96-99.
- Balode, M. and Purina, I., 1996. Harmful phytoplankton in the Gulf of Riga (Baltic Sea). In: T. Yasumoto, Y. Oshima and Y. Fukuyo (Editors.), Harmful and toxic algal blooms. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, pp. 69-72.
- Berzinsh, V., 1995. Hydrology. In E. Ojaveer (Editor), Ecosystem of the Gulf of Riga between 1920 and 1990. Estonian Academy Publishers, Tallin, pp. 7-31.
- Dillon, W.R. and Goldstein, M., 1984. Multivariate analysis. Methods and applications. John Wiley & Sons, New York, 587 pp.
- Earle, J.C., Duthie, H.C. and Scruton, D.A., 1987. Factors influencing the distribution of phytoplankton in 97 headwater lakes in insular Newfoundland. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 44: 639-649.
- Edler, L. (Editor), 1979. Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. BMB Publ., 5: 38 pp.
- Flos, J., Ascioti, F.A., Carroll, J.D., Dallot, S., Frontier, S., Gower, J.C., Haedrich, R.L. and Laurec, A., 1987. Data analysis in pelagic community studies. In: P. Legendre and L. Legendre (Editors), Developments in numerical ecology. Nato ASI Series G., 14: pp. 495-520.
- Jansone, B., 1995. Concentration of chlorophyll *a* in the Gulf of Riga. In: E. Ojaveer (Editor), Ecosystem of the Gulf of Riga between 1920 and 1990. Estonian Academy Publishers, Tallin, pp. 127-130.
- Kahru, M., Horstmann, U. and Rud, O., 1994. Satellite detection of increased cyanobacterial blooms in the Baltic Sea: Natural fluctuation or ecosystem change? Ambio, 23: 469-472.
- Kalveka B., 1980. On the seasonal cycles of phytoplankton development in the open part of the Baltic Sea and the Gulf of Riga in 1976. In: Fisheries Research in the Baltic Sea, 15: pp. 36 - 45 (in Russian, abstract in English).
- Kononen, K., 1988. Phytoplankton summer assemblages in relation to environmental factors at the entrance to the Gulf of Finland during 1972-1985. Kieler Meeresforsch., Sonderh., 6: 281-294.
- Kononen, K. and Niemi, Å., 1984. Long-term variation of the phytoplankton composition at the entrance to the Gulf of Finland. Ophelia (Suppl.), 3: 101-110.

- Kostrichkina, E., Ikauniece-Grunde, A., Kalveka, B., and Mazmachs, M., 1994a. Nutrients-phyto-zooplankton in the Gulf of Riga through the process of annual succession of plankton communities. In: O. Guelorget and A. Lefebvre (Editors), *Baltic Sea and Mediterranean Sea. A comparative ecological approach of coastal environments and paralic ecosystems*. pp. 100-109.
- Kostrichkina, E., Kalveka, B., Jansone, B. and Ikauniece-Grunde, A., 1994b. Planktonic communities in the conditions of eutrophication of the Gulf of Riga. In: O. Guelorget and A. Lefebvre (Editors), *Baltic Sea and Mediterranean Sea. A comparative ecological approach of coastal environments and paralic ecosystems*. pp. 110-115.
- Köuts, T. and Håkansson, B. (Editors), 1995. Observations of water exchange, currents, sea levels and nutrients in the Gulf of Riga. *SMHI Reports, Oceanography*, 23: 141 pp.
- Laznik and Stålnakke, P., 1998. Seasonal and interannual variation in river run-off and nutrient discharge to the Gulf of Riga. *J. Mar. Systems*,
- Lyche, A., 1990. Cluster analysis of plankton community structure in 21 lakes along a gradient of trophy. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24: 586-591.
- Nehring, D., Hansen, H.P., Jørgensen, L.A., Kömer, D., Mazmachs, M., Perttilä, M., Trzosinska, A., Wulff, F. and Yurkovskis, A., 1990. Nutrients. In: *Second periodic assessment of the state of the marine environment of the Baltic Sea, 1984-1988; Background document. Baltic Sea environment proceedings No. 35B*, pp. 109-152.
- Nikolayew, I., 1953. Phytoplankton of the Gulf of Riga. In: *Proceedings of Institute of Fisheries Research, Riga, Latvia*, 1: pp. 16-45. (in Russian)
- Nömmann, S., 1990 *Physical control of phytoplankton growth in the Baltic Sea*. PH.D. thesis. Department of System Ecology, University of Stockholm. 53 pp.
- Rudzroga, A., 1987. Areal division of the coastal zone of the Baltic Sea, of the Gulf of Riga, of the Gulf of Finland according to phytoplankton. In: G. Andrushaitis, R. Laganovska and S. Apine (Editors), *Hydrochemical and hydrobiological characteristics and areal division of the coastal zone of the Baltic Sea, of the Gulf of Riga, of the Gulf of Finland*. Zinatne, Riga, pp. 81-95 (in Russian, abstract in English).
- Seppälä, J., Tamminen, T. and Kaitala, S., 1998. Experimental evaluation of nutrient limitation of phytoplankton communities in the Gulf of Riga. *J. Mar. Systems*,

- Tamminen, T. and Seppälä, J., 1998. Nutrient pools, ratios and transformations in the Gulf of Riga basin. *J. Mar. Systems*,
- Uthermöhl, H., 1958. Zur vervollkommung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitt.int. Verein. theor. angew. Limnol.*, 9: 1-38.
- Yurkovskis, A. and Kostrichkina, E., 1996. A long-term ecosystem response to man-made impact in the Gulf of Riga. Abstracts of the Baltic Marine Science Conference, Ronne Bornholm, Denmark, October 22-26, 22-23.
- Yurkovskis, A., Wulff, F., Rahm, L., Andrushaitis, A. and Rodriguez-Medina, M., 1993. A nutrient budget of the Gulf of Riga, Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Sci.*, 37: 113-127.
- Zvaigzne, S. and Filmanovicha, R., 1990. The effect of river flow on the formation of summer phytoplankton in the southern area of the Gulf of Riga. In: G. Andrushaitis, R. Laganovska and S. Apine (Editors), *Plankton of the Baltic Sea*, Zinatne, Riga, pp. 119 - 139 (in Russian, abstract in English).

#### Figures:

Fig. 1. Map of the study area, sampling stations and the cruise track of R/V Marina in 1995.

Fig. 2. Distribution of chlorophyll *a* ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ), the share of chlorophyll *a* in the algae  $< 10 \mu\text{m}$  and phytoplankton biomass ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) during two cruises in spring 1995.

Fig. 3. The share (% of total biomass) of main constituents of phytoplankton spring bloom in 1995 during two cruises.

Fig. 4. The separation of stations into three compartments as a result of average linkage cluster analysis of the phytoplankton variables during spring bloom.

Fig. 5. Distribution of chlorophyll *a* ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ), the share of chlorophyll *a* in the algae  $< 2 \mu\text{m}$  and the phytoplankton biomass ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) during three different summer stages.

Fig. 6. The share (% of total biomass) of different phytoplankton classes during three different summer stages.

Fig. 7. The separation of stations into two compartments as a result of average linkage cluster analysis of the phytoplankton variables during cyanobacterial bloom.

Fig. 8. Variation in chlorophyll *a* and in salinity at stations in the southern gulf (a and b) and in the Irbe Strait (c and d). To remove seasonal variability, values have been standardized to 1 for each cruise.

Table 1. Varimax rotated common factor solution of standardized chemical and physical variables for different phytoplankton succession stages in the Gulf of Riga. Significant loadings are in boldface. Z mixed = depth of mixed layer, n=number of stations included in analysis.

	spring bloom		early summer stage		cyanobacterial bloom		late summer stage	
	Factor 1	Factor 2	Factor 1	Factor 2	Factor 1	Factor 2	Factor 1	Factor 2
NH <sub>4</sub>	<b>0.63</b>	-0.22	0.34	<b>0.70</b>	<b>0.51</b>	-0.07	<b>0.80</b>	0.02
NO <sub>3</sub>	<b>0.83</b>	-0.13	<b>0.53</b>	<b>0.54</b>	<b>0.73</b>	-0.51	<b>0.74</b>	0.35
PO <sub>4</sub>	0.03	<b>0.87</b>	0.28	<b>0.85</b>	<b>0.37</b>	0.04	<b>0.84</b>	0.32
Total N	<b>0.94</b>	-0.17	<b>0.91</b>	0.28	<b>0.38</b>	0.04	0.16	<b>0.77</b>
Total P	<b>0.76</b>	0.22	<b>0.83</b>	0.52	<b>0.86</b>	0.34	0.27	<b>0.88</b>
Salinity	<b>-0.87</b>	0.24			<b>-0.87</b>	-0.39	<b>-0.64</b>	-0.29
Temperature	0.40	<b>-0.83</b>			0.14	<b>0.86</b>		
Z mixed	<b>-0.52</b>	0.26						
n	36		16		18		26	
total variance explained, (%)	46.9	21.5	40.1	37.0	37.1	18.1	39.9	27.9

Table 2a, b, c and d. Correlation coefficients between the factor scores and selected phytoplankton data during different stages. Jackknifing technique has been applied and the lowest coefficients found are shown. The significance levels of coefficients: \*\*\* - $p < 0.01$ , \*\* - $p < 0.05$ , \* - $p < 0.10$ . The coefficients below 0.20 has not been shown.

Table 2a. Spring bloom

	factor 1			factor 2		
	(nitrogen, total nutrients, fresh water)			(phosphate, cold water)		
	all	cluster 1	cluster 2	all	cluster 1	cluster 2
chl <i>a</i>						
total	0.69***	0.52**	0.29		-0.45**	-0.64**
in <10 $\mu\text{m}$ (%)	-0.40**			-0.56***	-0.54***	
biomass						
total	0.68***	0.27	0.46		-0.33	-0.57*
Cyanobacteria				0.34**	0.35	
Diatoms	0.67***		0.45			-0.56*

Table 2b. Early summer stage

	factor 1	factor 2
	(total nutrients)	(inorganic nutrients)
	all	all
chl <i>a</i>		
total	0.64**	
in <2 $\mu\text{m}$ (%)	-0.54**	
biomass		
Cyanobacteria	0.23	
Dinoflagellates		-0.52
Chlorophyta	0.23	0.55*

Table 2c. Cyanobacterial bloom

	factor 1			factor 2		
	(nutrients, fresh water)			(warm water)		
	all	cluster 1	cluster 2	all	cluster 1	cluster 2
chl a						
total	0.82***		0.48	0.22	0.36	
in <2 um (%)	-0.75***			-0.25		
biomass						
total	0.44*		0.30			
Cyanobacteria	0.44*		0.32			
non-	0.34	0.90***		-0.20		-0.54
filamentous						
Dinoflagellates	0.27					-0.72**
Diatoms						-0.40
Chlorophyta	0.45*				0.38	-0.25
fraction of biomass						
Cyanobacteria	0.66***	0.32	0.26			
Cryptomonads	-0.55**	-0.53	-0.45			
Dinoflagellates		0.21				-0.58
Diatoms	-0.64***				0.26	
Chlorophyta					0.36	

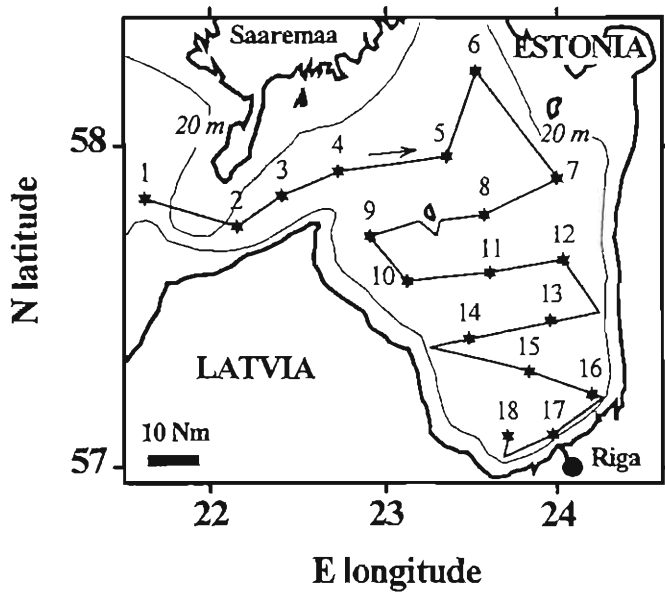
Table 2d. Late summer stage

	factor 1	factor 2
	(inorganic nutrients)	(total nutrients)
	all	all
chl a		
total	-0.55***	
biomass		
Cyanobacteria	-0.28	
fraction of biomass		
Cyanobacteria	-0.36*	
Cryptomonads		-0.34*
Diatoms	0.42**	

Figures for

"Spatial distribution of phytoplankton..."

2.



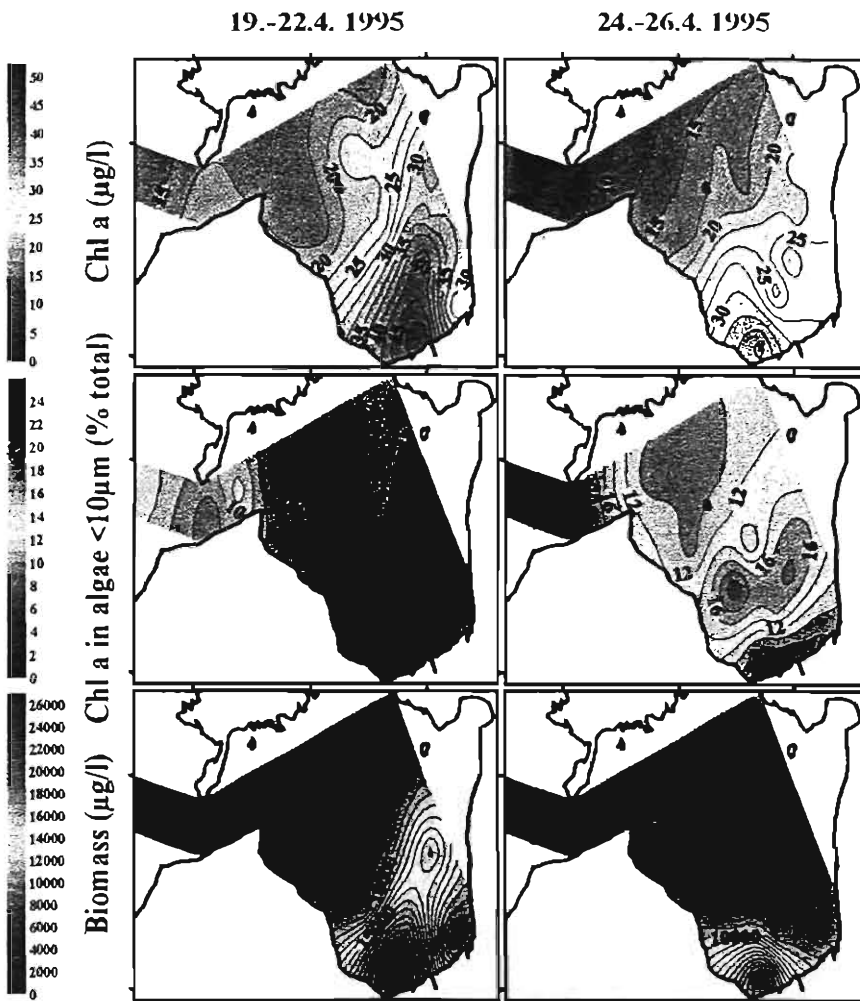


Fig. 2.

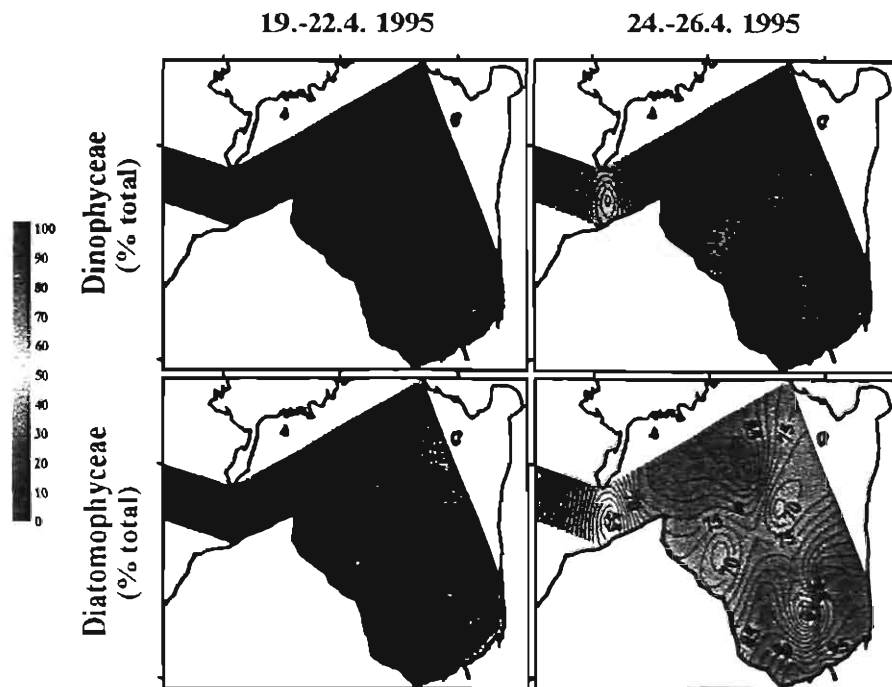


Fig. 3.

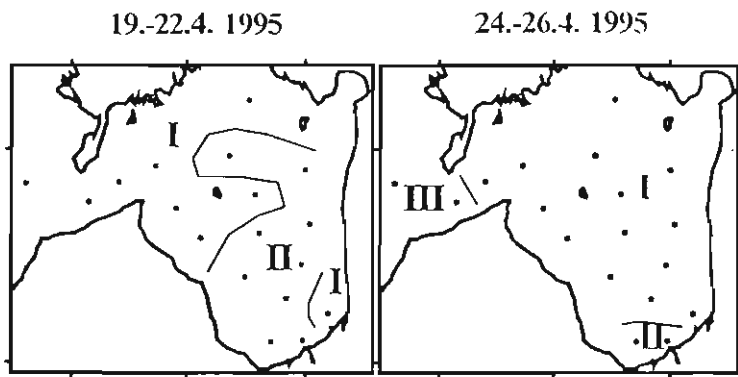
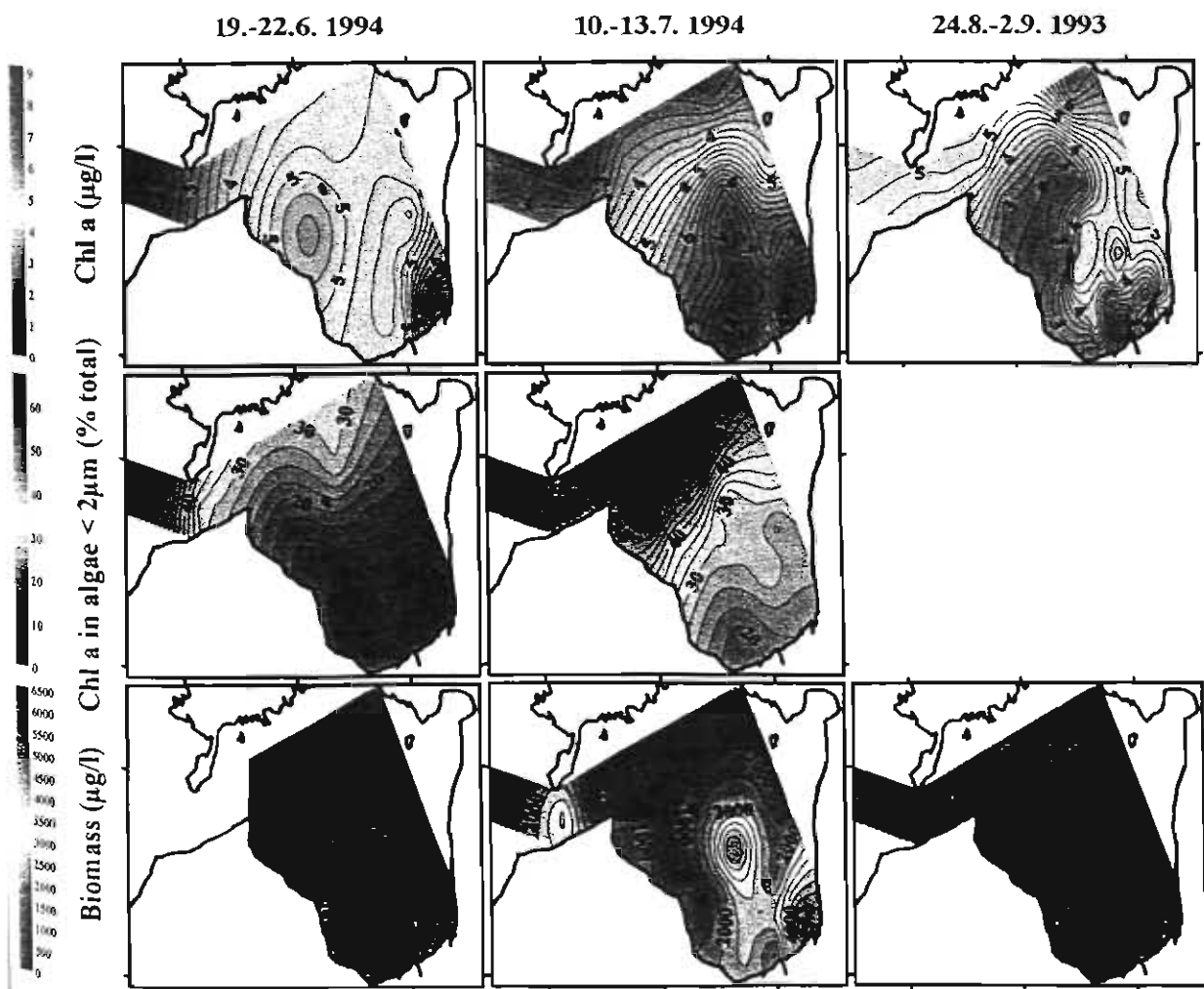
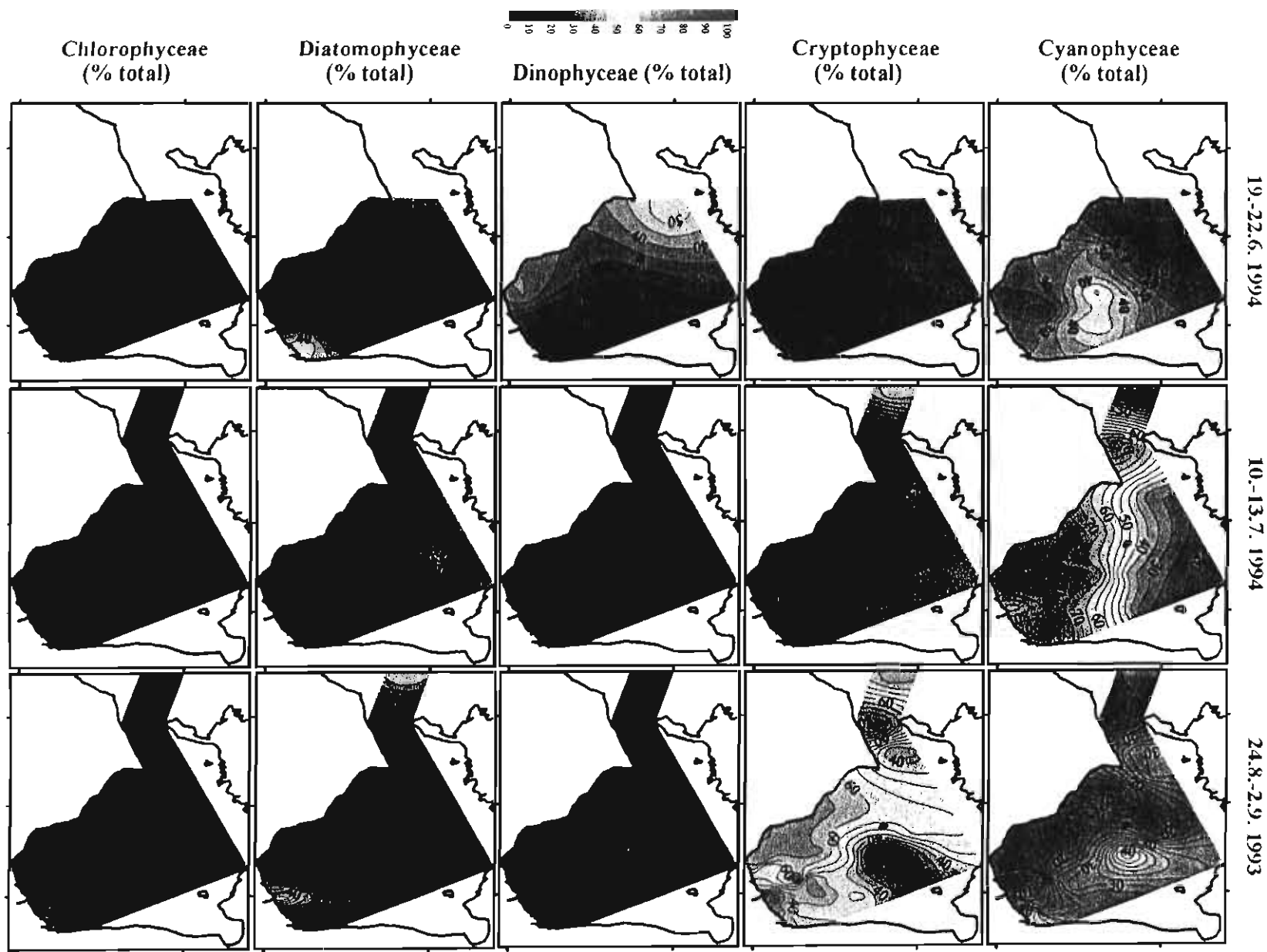


FIG. 5





10.-13.7. 1994

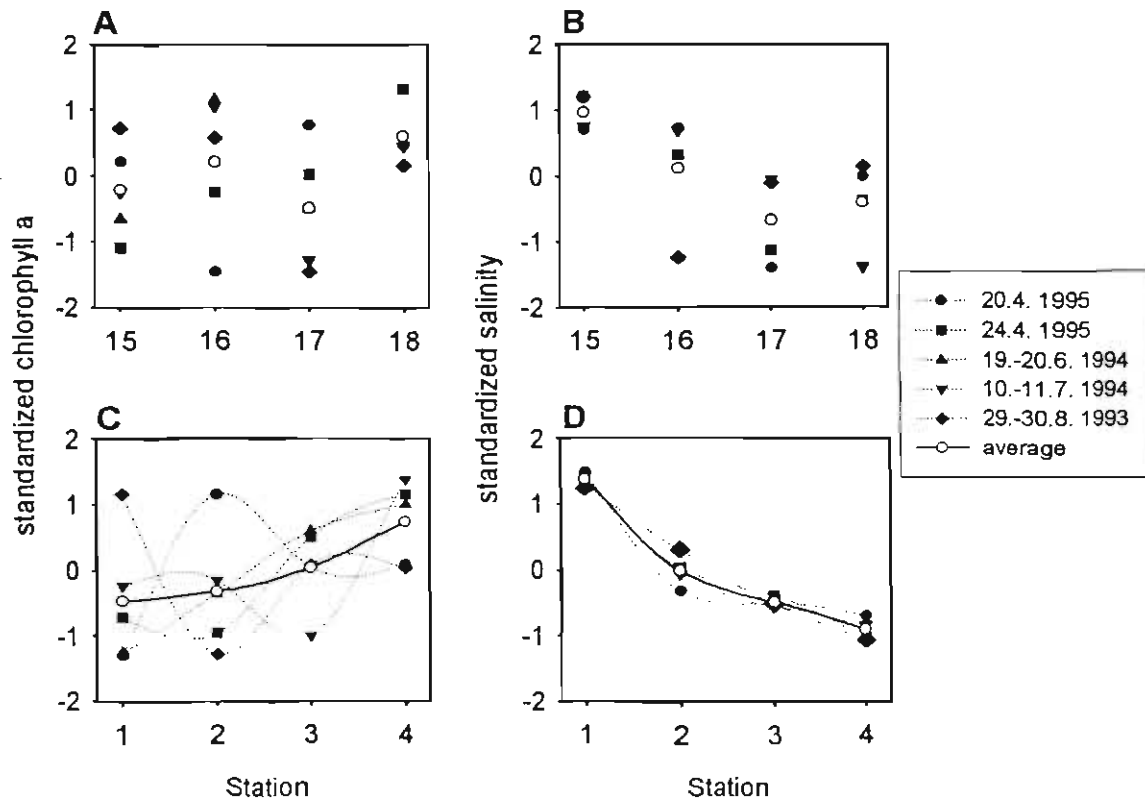
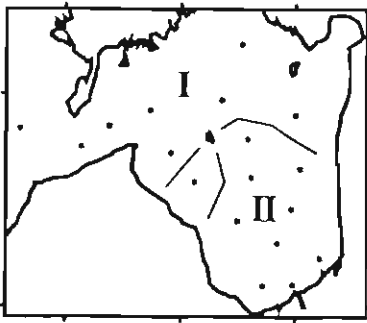


Fig. 8.

Manuscript submitted to *Marine Ecology Progress Series* (version of 8 January 1998)

Fichier C:\52\52-5.doc

## Nitrogenous organic substances, as potential nitrogen sources for summer phytoplankton in the Gulf of Riga, eastern Baltic Sea

Serge Y. MAESTRINI<sup>1,\*</sup>, Maija BALODE<sup>2</sup>, Christian BÉCHEMIN<sup>1</sup>  
Ingrida PURINA<sup>2</sup>, Uldis BOTVA<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Centre de Recherche en Ecologie Marine et Aquaculture de L' Houmeau (CNRS-IFREMER),  
B.P. 5, 17137 L' Houmeau, France

<sup>2</sup> Department of Aquatic Ecology, University of Latvia, Miera iela 3, LV-2169 Salaspils, Latvia

---

**ABSTRACT:** Samples were collected in late July 1997, along a transect from the mouth of the river Daugava to the central part of the Gulf of Riga, and filtered on 150 µm mesh. Four complementary experiments, i, ii, iii and iv, were done. (i) Comparison of (N-NO<sub>3</sub>+NO<sub>2</sub>+NH<sub>4</sub>) : P-PO<sub>4</sub>) ratios with the Redfield's value gave conflicting results to determine which nutrient(s) limited the potential biomass of phytoplankton (algal growth potential, AGP). Bioassays showed that nitrogen was the first limiting and phosphorus the second limiting nutrient in all samples tested, but that the limitation index (growth in x treatment versus that with "all-added" nutrients) indicated that in nearshore samples the phosphorus was as limiting, or almost so, as nitrogen. These results agree with results we obtained in summer 1996. Altogether, we conclude there is a weak gradient of nutrient limitation from the estuary to the central part of the gulf; in the nearshore waters influenced by river water, nitrogen and phosphorus are equally limiting, while in the central part of the gulf, AGP is clearly limited only by N. (ii) Nitrogenous organic substances were added (25 µM) to surface central water, under P-, Si- and Fe-replete conditions. Urea was the best nitrogenous organic source for the natural assemblage: it sustained a biomass increase (calculated as protein content) 20 % greater than that with ammonium. Glycine, hypoxanthin and putrescine gave only 50 % of the biomass obtained with ammonium. Glutamic acid and spermine supported phytoplankton growth in only one case each, and guanine in none. (iii) Dissolved organic matter (DOM) taken from the Daugava River was provided to surface phytoplankton from the central part of the gulf, at concentrations of 5, 15 and 49 µM DON; P, Si and Fe were not supplemented, except in the control. DOM sustained algal growth as much as ammonium and nitrate, but data were somewhat inconsistent: increasing DON concentrations did not correlated with increased algal yield. Also, addition of P, Si and Fe with DOM at 15 µM DON only slightly increased the final biomass; it did, however, give 45 % of the biomass obtained using all-inorganic-nutrient, whereas the corresponding value for DON added alone was only 32 %. (iv) The cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* was cultured in filtered (0.45 µm) surface

---

\* E-mail: smaestri@ifremer.fr

central water supplemented with nitrogenous organic substances (25  $\mu\text{M}$ ) and DOM (15  $\mu\text{M}$  DON) taken from the Daugava River, under P-, Si-, and Fe- replete conditions. Growth with urea, glycine, hypoxanthine, putrescine or spermine ranged between 145 and 175 % of that obtained with nitrate. That DOM sustained a growth representing only 70 % that with nitrate might be explained by the different relative concentrations of DON and nitrate. On the basis of experiments (ii), (iii) and (iv), it is inferred that urea is an important potential nitrogen source in the Gulf of Riga, for summer phytoplankton as a whole, while DFAA are not. We believe, nevertheless, that DFAA uptake may partly sustain growth in some individual species. Results were inconclusive about the role of DOM of terrestrial origin as a nitrogen source for natural assemblages as a whole. There was indication however, that individual species, such as *M. aeruginosa*, might sustain growth from purine derivatives and DON. Further experiments are needed, run at naturally occurring concentrations.

KEY WORDS: Limiting nutrient . Phytoplankton . Terrestrial DON . Urea . Amino acids . Purine derivatives . Gulf of Riga . Baltic Sea .

---

## INTRODUCTION

Cyanobacteria are the taxon the most frequently cited as producing harmful blooms in the Baltic Sea in summer (Edler *et al.*, 1985; Kononen, 1992; Balode, 1993; Heiskanen and Kononen, 1994; Leppänen *et al.*, 1995; Tenson, 1995). These blooms seem to have increased in the past decades both in extent and duration (Kahru *et al.* 1994). Toxin-producing dinoflagellates which develop in waters poor in inorganic nutrients have also been recently reported in the same area (Willén *et al.* 1990; Carpenter *et al.* 1995; Balode & Purina 1996). The present situation is thus fulfilling earlier predictions that continuous relative depletion of silica in river discharge would lead in coastal waters to diatoms being replaced by non-siliceous forms such as cyanobacteria, dinoflagellates and green algae (Schelske & Stoermer, 1972). The suggestion has also been made that organic compounds from land drainage, such as humic acids, have favoured dinoflagellate growth versus that of harmless species (Carlsson & Granéli 1993, Carlsson *et al.* 1995, Lara *et al.* 1993, Moran & Hodson 1994).

Some eucaryotic algae grow in culture with organic compounds as sole source of nitrogen (Ternetz 1912; Flynn & Butler 1986; Berman *et al.* 1991). Dissolved free amino-acids (DFAA) have been also reported to sustain a significant part of algal growth in the Chesapeake Bay (Glibert *et al.* 1991). Moreover, Palenik *et al.* (1988-89) showed that some phytoplankters can use various forms of DON without initial transport into the cell, by using cell-surface enzymes to degrade organic forms of nitrogen to  $\text{NH}_4$ , and Tranvik *et al.*, (1993) found the ingestion of proteins such as ferritin, casein and albumin by heterotrophic flagellates.

In contrast, less attention has been paid to the range of nitrogenous organic substances utilizable by cyanobacteria. Kratz and Myers (1955) noted that *Anabaena variabilis*, *Nostoc muscorum* and *Anacystis nidulans* can utilise urea, but not glycine or guanidine. Van Baalen (1962) observed the utilisation of urea by all the 15 cyanobacterial strains he investigated; while arginine sustained growth of only some of them, and glycine and lysine were not utilized. Wyatt *et al.* (1971) have reported the utilisation of casamino acids, arginine, glycine and urea as nitrogen sources for four nitrogen-fixing and three non-fixing strains; three of the four  $\text{N}_2$ -fixing strains did not take up urea, thus indicating that molecular nitrogen was a more suitable substrate. Kapp *et al.* (1975) showed that most amino acids, most purines and urea are good nitrogen sources for growth in *Agmenellum quadruplicatum*. Berman (1997)

showed that components of the DON pool were the major source of nitrogen for a natural freshwater assemblage dominated by the cyanobacterium *Aphanizomenon ovalisporum*, a monoculture of which grew well in mineral media supplemented with urea, hypoxanthine, lysine, guanine and glucoseamine.

On this basis, we have endeavoured to investigate whether uptake of dissolved organic compounds might favour the growth potential of toxic cyanobacteria and dinoflagellates in the Gulf of Riga. Here we report nutrients limiting the growth potential of natural assemblages along a transect from the Daugava River mouth to the central part of the gulf, and we report the first results concerning the role of dissolved organic substances and DOM of terrestrial origin as a potential source of nitrogen in summer.

## MATERIAL AND METHODS

Surface and thermocline water samples were collected on 25 and 29 July 1997, along a transect from the mouth of the river Daugava to the central part of the gulf (Fig. 1). Seawater was filtered through 150  $\mu\text{m}$  mesh and brought to the laboratory in only a few hours. Inorganic nutrient concentrations were immediately measured using manual protocols.

Dissolved organic matter (DOM) was extracted from water of the Daugava River, in the estuary area, by using a tangential flow ultrafilter. First, water was filtered through 1.2  $\mu\text{m}$  and 0.2  $\mu\text{m}$  Opticap filter units (Millipore); then, DOM was concentrated with a tangential device, the Prep/scale™ TFF 6 ft<sup>2</sup> cartridge (Millipore). Two fractions ( $M > 1000$  D, and  $M < 1000$  D) were extracted. Analysis of dissolved organic nitrogen (DON) contained in extracted DOM could not be carried out immediately; consequently, samples for experiments (see below) were spiked with tentatively calculated amounts of nutrients. Calculations turned out to be fairly accurate for the fraction  $> 1000$  daltons, but they were too low by one order of magnitude for the fraction  $< 1000$  daltons. Measured concentrations of the two fractions were: (i) fraction  $< 1000$  daltons:  $\Sigma\text{N} = 90$   $\mu\text{M}$ ,  $\text{DIN} = 30$   $\mu\text{M}$ ,  $\text{DON} = 60$   $\mu\text{M}$  including 7  $\mu\text{M}$  urea; (ii) fraction  $> 1000$  daltons:  $\Sigma\text{N} = 803$   $\mu\text{M}$ ,  $\text{DIN} = 67$   $\mu\text{M}$ ,  $\text{DON} = 736$   $\mu\text{M}$  including 56  $\mu\text{M}$  urea. Since the initial nitrogen concentration for the cultures treated with the fraction  $< 1000$  daltons was in fact 1.5  $\mu\text{M}$  instead of 15 - 25  $\mu\text{M}$  in other treatments, the data obtained have been discarded.

(i) Bioassays for nutrient(s) limiting the growth potential (AGP). Aliquots (25 ml) were added in triplicates to 31-ml polycarbonate tubes, and the respective 1 ml enrichment mixtures (Table 1) were added. Initial nutrient concentrations in spike-enriched media was assumed to be low enough not to change the ecophysiological adaptation of the test algae and to be high enough to sustain an algal biomass significantly higher than that sustained by the unenriched controls, thus making clear which nutrients, if any, were present *in situ* at concentrations sufficiently high to sustain growth and which were not (for detailed discussion, see Maestrini *et al.*, 1984). Incubation of the test cultures was carried out by placing the tubes in front of a north-facing window; the light period was roughly 16 hours light and 8 hours dark, at about 100  $\mu\text{mole.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ; temperature varied between 18°C and 22°C with a circadian period. *In vivo* fluorescence was monitored daily for 6-10 days, with a R10 Turner Fluorometer (Brand *et al.*, 1981), until maximum growth had been obtained in each case. In plotting the data, the value obtained after all-nutrient enrichment was defined as 100%. Data sets were first inspected by comparing the different enriched-culture bars with those of the unenriched and the all-nutrient enriched controls. For each set (one-water-sample-one test assemblage or species), it resulted in a number of limiting nutrients and a rank for each limiting nutrient. Then, in order to quantify the limiting role of each nutrient, the ratio of biomass in the "All

minus one nutrient" (abbreviated "All-X/control") enriched aliquots to the biomass in the unenriched control was also calculated. In other words, for one nutrient missing in the spike and therefore present in the culture medium at its *in situ* concentration, this ratio is the increase in the coefficient of the natural AGP sustained by that nutrient. Hence, the lower the coefficient, the greater limiting effect, and *vice versa*. All included, 10 bioassay sets were done. All test cultures grew well, thus indicating the absence of adverse chemical conditions. The biomass was estimated by analysis of the protein content (Petty *et al.*, 1982).

(ii) Enrichments with nitrogenous organic compounds under P-, Si- and Fe-replete conditions. Surface water was enriched with PO<sub>4</sub>, SiO<sub>3</sub> and Fe-EDTA at balanced concentrations with respect to that of nitrogen, and 150 ml was added to 300-ml polycarbonate Erlenmeyer flasks. Ammonium, glutamic acid, glycine, guanine, hypoxanthine, putrescine, spermine and urea were then added singly (25 µM). Treatments were done in duplicates. Culture conditions were as for the AGP bioassays. *In vivo* fluorescence was read daily.

(iii) Enrichments with dissolved organic matter taken from the Daugava River. Surface water from the central part of the gulf (station 121) was added (150 ml) to 300-ml polycarbonate Erlenmeyer flasks, and then differentially enriched (table 2). Treatments were done in duplicates. Culture conditions were as for the AGP bioassays. *In vivo* fluorescence was read daily. At the termination of growth, cell concentration was measured, and protein concentration was determined.

(iv) Growth of the potentially toxic cyanobacteria *Microcystis aeruginosa* in the presence of DOM extracted from Daugava River. Surface water collected in the central part of the gulf (station 119) was filtered through a 0.45 µm membrane filter, enriched with PO<sub>4</sub> (1.7 µM) and Fe-EDTA (100 nM, 0.6 µM), and added (25 ml) to 30-ml polycarbonate tubes. Then the following nitrogen sources (25 µM) were added individually to 1 ml volumes of: NO<sub>3</sub>, NH<sub>4</sub>, glycine, hypoxanthine, putrescine, spermine, urea; 3 ml DOM>1000 was added giving an initial concentration of 15 µM. All treatments were done in triplicates. The initial concentration of *Microcystis aeruginosa* was 60x10<sup>6</sup> cells.l<sup>-1</sup>. Culture conditions were as for the AGP bioassays. *In vivo* fluorescence was read daily. At the termination of growth, cell concentration was measured, and of the protein concentration was determined.

## RESULTS

### Environmental conditions

The Gulf of Riga was thermally stratified at time of sampling. At station 119, temperature (20.5 °C) was uniform from the surface to a depth of 8.3-m; then it sharply decreased to 5.0 °C at 21.5 meters, with a decrease rate of 1.0 °C m<sup>-1</sup> (Fig. 2). The temperature further decreased gradually to 3.5°C at 42-m depth. In contrast, the salinity varied little from the surface to the bottom, increasing only from 5.44 to 6.23 NTU. At the other central station (121), the situation was similar, except that the temperature decreased more slowly, 0.9 °C m<sup>-1</sup>, in the thermocline layer: from 9.8 m and 28.2 m depths. At stations D-30 and D-20, although much closer to the coast, the thermocline was still sharp, 1.1 °C m<sup>-1</sup> from 2.4 m to 18.8 m, and 1.8 °C m<sup>-1</sup> from 3.4 m to 10.3 m, respectively. Salinity increased only slightly, from ~4.0 to ~6 NTU. The vertical structure of the water changed markedly in the vicinity of the river mouth. At station D-10, there was a continuous decrease in temperature from circa 17 °C to circa 4 °C between the surface and the bottom (12-m depth), (Fig. 2). The river water column was also stratified at the entrance of the estuary, though the thermocline was not sharp. In the upper 0-3.8-m layer, temperature declined only

from 21.2 to 21.0 °C, and salinity increased from 0.89 to 0.95 NTU. Then temperature continuously decreased further to 8.6 °C near the bottom, while salinity increased to 5.44 NTU.

The inorganic nutrient concentration decreased strongly between the river mouth and the central part of the gulf (station 121; 37 nautical miles from the mouth). In surface water, the concentration of  $\text{NO}_3+\text{NO}_2+\text{NH}_4$  (DIN) decreased ~30 fold from 17.3 to 0.6  $\mu\text{M}$ . At 5 nautical miles out (station D 30), DIN concentration was already  $<1 \mu\text{M}$ . A similar decrease occurred in the thermocline layer, but the difference was not as much: DIN concentration decreased ~20 fold, from 10.3 to 0.5  $\mu\text{M}$ . The overall decrease in  $\text{PO}_4$  concentration was even more drastic; surface concentration at the mouth was very high (3.5  $\mu\text{M}$ ), while it was near detection level in the central part of the gulf (0.03  $\mu\text{M}$ ), an ~117 fold decrease. The decrease was slower than that of DIN, however; 8 nautical miles out, it was only 13 times less. Relative variations in inorganic nitrogen and phosphorus concentrations led to an increase the DIN: $\text{PO}_4$  ratio from 5 to 20 (table 3). Similar trends occurred for dissolved inorganic silicate, whose concentration in surface water decreased 45 times: from 72.0 to 1.6  $\mu\text{M}$  from the river mouth to the central part of the gulf. The ratio silicon concentration to DIN concentration did not vary much with distance out from the river; from the mouth to the central gulf, DIN:SiO<sub>3</sub> halved.

Taken overall, the central part of the gulf (stations 121 and 119) and those coastal waters not enriched in nutrients by the river discharge (station D-30) were clearly nitrogen- and phosphorus-poor, while waters closer to the river mouth (stations D-20 and D-10) were clearly nitrogen- and phosphorus-rich. In the central gulf, DIN concentrations ranged between 0.5 and 1.0  $\mu\text{M}$ , and  $\text{PO}_4$  concentration ranged between 0.03 and 0.07  $\mu\text{M}$ , while in the plume the corresponding values were 3.8 and 9.2  $\mu\text{M}$  DIN, and 0.20 and 0.79  $\mu\text{M}$   $\text{PO}_4$ . Conversely, the whole studied area was rather silicon-repleted relatively to nitrogen and phosphorus; in the central area, all concentrations were everywhere  $\geq 1.4 \mu\text{M}$ , and the Si:DIN ratio was  $\geq 1.7$ .

### AGP bioassays

In unenriched controls, algal growth was small with respect to that in all-nutrient-enriched treatments. However, there were significant differences between nutrient-poor waters from the central part of the gulf and waters collected in the river-discharge plume; the algal yield in unenriched surface and thermocline central waters (station 121) represented only 4.9 % and 8.0 % of that in all-nutrient-enriched cultures, while the corresponding values in water collected near the river mouth (station D-10) were 19.6 % and 32.0 %. For most samples, the nutrient-spiked cultures showed a significant increase over the initial biomass compared with the unspiked control cultures (Fig. 3); the overall averaged value of the ratio « yield in best spike versus yield in unenriched control » was 21.2 (standard deviation = 10.0; N = 10). Growth was only slightly enhanced, however, when either nitrogen or phosphorus was absent in the enrichment (Fig. 4). Omission of nitrogen alone (All -N) usually gave a smaller biomass than did omission of phosphorus alone (All -P), however. Omission of silicon and vitamins from the enriching mixtures decreased the algal yield slightly. On the other hand, in a few cases, the addition of Co, Mn and Mn slightly promoted growth.

Inspection of the bioassay sets showed that in all cases but one, the AGP was limited by at least two nutrients (table 4); for surface water at station D-20, nitrogen was the single limiting nutrient. Over the 10 sets, one was limited by nitrogen and phosphorus equally. For all other waters, nitrogen was found to be the primary limiting nutrient and phosphorus to be the second one. In central water (station 121), the third most limiting nutrient appeared to be chelated iron. With three samples, the absence of silicon and vitamins from spike enrichments led to a reduced yield; the

decrease, however, was greatly lower than that triggered by the absence of nitrogen or phosphorus. Altogether, the nature of the nutrients most limiting the growth potential of the natural assemblages did not change from water near the river mouth (station D-10) to waters in the central part of the gulf (stations 119 and 121).

The mean values of the yield coefficient, reflecting the limiting effect of each nutrient, was 1.4 for nitrogen, 5.0 for phosphorus, and 13.3 for silicon and/or vitamins, while all nutrients added together gave a coefficient of 17.4 (table 5). The addition of unchelated iron did not enhance the yield with respect to that sustained by the addition of both nitrogen and phosphorus; moreover, the mean coefficient was greater for the N+P treatment: 12.2, than that of N+P+Fe treatment, 11.6. This was not valid for all samples, however; as in the surface waters of stations 121 and D-10, addition of iron stimulated the algal yield. Altogether, the addition of trace metals slightly enhanced the growth potential, with once again discrepancies between waters. The absence of nitrogen and phosphorus limited AGP more markedly in water from the central part of the gulf than in water near the river mouth: the respective growth coefficients were 0.5 and 1.0 in the offshore samples, and 1.2 and 2.6 in the nearshore ones. The absence of silicon and/or vitamins had no effect in water from the central part of the gulf; their coefficient, 24.6, was 21 % higher than that for all nutrients added.

#### **Growth of natural surface assemblages in the presence of nitrogenous organic compounds, and under P-, Si- and Fe-replete conditions**

The growth curve of phytoplankton was dome-shaped. Biomass peaked within Day Three and Day Four in central nutrient-poor water (station 121; Fig. 5), while maximum biomass occurred as soon as Day Two in nutrient-rich nearshore water (station D-10). Growth in nutrient-poor central water was greatly increased when most nutrient enrichments were added. In contrast, growth in water near the river mouth was only slightly increased when nutrient mixtures were added; growth in the unenriched control was as great as in best treatments with central waters. Altogether, maximum biomass in most effective treatment was twice as much in water from the river plume (station D-10) as in that in nutrient-poor central water (station 121).

Urea appeared to be the best organic nitrogen source. For all the waters we used, growth was roughly 20 % greater than that in the presence of ammonium (Fig. 6). With the water sampled in the river plume (station D-10), the presence of an important reservoir of natural DIN (9.2  $\mu\text{M}$ ) somewhat biased the comparison, however. Glycine, hypoxanthine and putrescine were the other three nitrogen sources used by all three phytoplankton assemblages, with growth representing at least 50 % that with ammonium. Growth in the presence of other nitrogenous substances was diverse; glutamic acid and spermine sustained a good growth in water from near the river (station D-10) and low or no growth in nutrient-poor water from station D-30. Guanine was the single compound not to sustain growth in any of the water samples tested.

#### **Growth of natural surface assemblages in the presence both of dissolved organic matter taken from the Daugava River and of nitrogenous organic compounds**

The addition to water of all the inorganic nutrients tested sustained important and rapid increase in algal biomass; in four days, growth peaked and represented a 60-fold increase in the initial biomass (Fig. 7), thus reflecting a growth rate of 1.5  $\text{div. day}^{-1}$ . The absence of nitrate from this mixture prevented phytoplankton from growing more than in the unenriched control, thus reflecting strong nitrogen limitation

in the water sample; growth represented about 18 % of that in the all-inorganic-nutrient treatment (Fig. 8). When added alone, inorganic ( $\text{NO}_3$ ,  $\text{NH}_4$ ) or organic (urea, putrescine) nitrogenous compounds promoted a biomass representing between 35 and 51 % that of the all-inorganic-nutrient treatment, urea being the best nutrient substrate. The single addition of EDTA only slightly promoted algal growth.

Addition of DOM extracted from the Daugava River led to surprising results. Overall, DON provided by DOM sustained algal growth as much as ammonium and nitrate (Fig. 8). However, additions of DON at increasing concentrations of 5, 15 and 49  $\mu\text{M}$  sustained maximum biomasses representing 53, 32 and 41 % that with all-inorganic-nutrient, respectively. Addition of phosphorus, silicon and iron with 15  $\mu\text{M}$  DON increased the final biomass; it did represent 45 % that in the all-inorganic-nutrient, whereas the corresponding value for 15  $\mu\text{M}$  DON added alone was only 32 %.

### **Growth of the potentially toxic cyanobacteria *Microcystis aeruginosa* in the presence both of DOM taken from the Daugava River and of nitrogenous organic compounds**

Growth started after roughly one day's lag. Then, the addition to water of spermine and ammonium led to large increases in *in vivo* fluorescence; in best-growing replicates, after 5 days of culturing, the initial value had increased 48 fold (Fig. 9), thus reflecting a growth rate of  $1.1 \text{ div. day}^{-1}$ . Growth as reflected by fluorescence activity was slower in the presence of nitrate. In cultures where DOM extracted from Daugava River was added, the initial value of the *in vivo* fluorescence was much higher than in other treatments; no increase was recorded at the end of culturing. No increase of the of the *in vivo* fluorescence was also observed in the unenriched control, while a light increase occurred in water spiked only with P+FeEDTA.

Final biomasses, calculated as protein yield, showed different patterns; differences appear reduced. The best nitrogen source was ammonium; it sustained a yield twice as much as did nitrate. Respective growth with urea, glycine, hypoxanthine, putrescine and spermine as sole source of nitrogen ranged between 145 and 175 % that with nitrate (Fig. 10). Organic matter from the Daugava River sustained growth representing 90 % that with nitrate, even though the concentration of DON was only 15  $\mu\text{M}$ , while that of nitrate was 25  $\mu\text{M}$ . Addition of phosphorus and chelated iron with no addition of nitrogen led to a biomass representing 70 % that with nitrate, while in the unenriched control corresponding value was 45 %.

## **DISCUSSION**

### **Nitrogen as limiting nutrient in summer**

A few results conflicted in indicating which nutrients most limited the phytoplankton growth potential (AGP). Outside the river plume, from 9 km from the river mouth (station D-30) to the central part of the gulf (station 121), both surface and thermocline-layer waters were very poor in DIN (table 3). In three samples the DIN:DIP ratio was lower than 16, thus indicating a nitrogen limitation (Redfield 1934), while and in three other samples, the ratio was higher than 16. As the phosphorus concentrations were near the detection limit, however, these ratios may be somewhat imprecise. In waters influenced by Daugava River (station D-10 and D-20, 5.6 km from the mouth), concentrations of DIN equalled or exceeded 3.8  $\mu\text{M}$ , and three over four DIN:DIP ratios exceeded 16, thus indicating phosphorus limitation.

Conversely, in the water at the mouth of the river, the DIP concentration was high, and the DIN:DIP ratio was lower than 16.

Consideration of the bioassay results, however, suggests, firstly that nitrogen was the nutrient most limiting AGP, (in all samples except one, limited equally by phosphorus and nitrogen: table 4) and secondly that phosphorus was the second most limiting nutrient in most cases, and at a degree only slightly less than that of nitrogen (table 5). In the same area in mid spring (May to July 1996) (Maestrini et al. 1997) phosphorus was clearly the most limiting nutrient in nitrogen-rich waters greatly influenced by river discharge. In late spring, with the decrease in the DIN reserve, nitrogen and phosphorus then had an equal limiting role. In summer, when river discharge was the lowest, the whole area was nitrogen-limited. On this bases, we believe that, in summer, there is a weak gradient in nutrient limitation from the estuary to the central part of the gulf. Nearshore, in the plume influenced by freshwater discharge, nitrogen and phosphorus are equally limiting, while in the central part of the gulf, AGP is clearly nitrogen-limited.

For the Baltic Sea, similar features have been reported previously. Lignell *et al.* (1992) observed that phytoplankton biomass was P-limited at the inlet of a fjord, whereas in the open sea both nitrogen and phosphorus were limiting. Pitkänen and Tamminen (1995) found that, in summer, from the river Neva to the open part of the Gulf of Finland, both DIN:DIP ratios and bioassays indicated that phosphorus alone limited AGP in the river. There, phosphorus was the first limiting and nitrogen was the second limiting nutrient in the estuary, in the transition zone nitrogen was first limiting and phosphorus was the second limiting nutrient, and in the open gulf nitrogen was the single limiting nutrient.

In our experiments, other nutrients out of nitrogen and phosphorus had little influence on the limitation of AGP. All SiO<sub>3</sub>:DIN ratios ranged between 1.2 and 26.8, thus leading to the conclusion that silicon never limited. On occasion, silicon and vitamins appeared from bioassays to be potentially limiting in several waters; they clearly played a much weaker role, however (table 5). Notwithstanding, they *could* become limiting if concentrations of nitrogen and phosphorus supplies should ever greatly increase in the future. Iron appeared to be limiting only in central part of the Gulf. Hence, conclusions inferred from data obtained in 1996 (Maestrini et al. 1997) are also valid for 1997.

### Potential uptake of urea and DFAA in nitrogen-limited waters

Results from the addition of nitrogenous P-, Si- and Fe-replete conditions, support the idea that nitrogen plays the primary role in limiting AGP. This is true both for natural phytoplankton (Fig. 6) and for the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* (Fig. 10) growing in central water: the yield in the nitrogen-unenriched controls was negligible compared to yields nitrogenous compounds were added. Such conditions are expected to stimulate photoheterotrophy (Flynn and Butler 1986, Glibert et al. 1991) and other mixotrophic ways of obtaining nutrients in organic form (Doddema & Veer 1983, Nygaard & Tobiesen 1993, Gordon et al. 1994, Havskum & Riemann 1996, Stoecker et al. 1997).

From all the experiments urea appears to be the best organic source of N for natural communities (Fig. 6 and 8). Glycine, hypoxanthine and putrescine were the next best nitrogen sources for all natural assemblages tested, while glutamic acid and spermine supported growth only in one case each (Fig. 6 and 8). Guanine was not significantly used by any of the three assemblages tested.

It has long been known that algae can grow in the laboratory with organic nitrogen compounds as sole nitrogen (Droop 1961, Antia et al. 1975, Turner 1979, Dzurica et al. 1989, Hillebrand & Sommer 1996). Moreover, some species prefer urea to nitrate (Molloy & Syrett 1988, Sörensson *et al.* 1989, Cochlan & Harrison

1991). Then a critical question arises: does this capability act under natural conditions? The aim of most laboratory studies has been to characterise biochemically some strains, in order to differentiate them by their growth patterns, for taxonomic purposes. Most investigators choose experimental conditions where the concentration of nitrogen source is 100 or even 1000 times higher than the values characteristic of the sea. They may thus be activating one or more different uptake mechanisms not active at natural concentrations (Berland et al. 1979). Therefore such results might not reflect the behaviour of phytoplankters in nature. Nevertheless, some important features from these works are (Bonin and Maestrini 1981): (i) The responses differ greatly with the species, and all organic compounds tested do not give each species the same growth capability; (ii) urea is a good potential nitrogen source for almost all species; (iii) amino acids are used differently by different species, and usually, glycine, glutamic acid, asparagine and tryptophane are more frequently used than lysine, proline, phenylalanine and tyrosine; (iv) previous restriction of N availability greatly accelerates the rate of amino acid uptake.

Urea, a terminal product of nitrogen catabolism, is excreted by herbivorous planktonic zooplankton (Corner and Newel 1967, Mitamura and Saijo 1980, 1986) and other metazoans (Bamstedt 1985, Walsh et al. 1990, Aldridge et al. 1995, Wright et al. 1995). Thus *in situ* urea-N concentration can reach values as high as 8.9  $\mu\text{M}$  in estuaries along the Georgian, USA, coast (Remsem et al. 1972), and 4.5 - 7.4  $\mu\text{M}$  in a shallow eutrophic lake, with peak values coinciding with highest zooplankton biomass (Goma et al. 1996). In the open part of the Gulf of Riga, urea-N concentrations ranging from 0.5 to 1.5  $\mu\text{M}$  have been recorded in August 1988 (A. Yurkowskis, personal communication), while all values but one recorded from May to July 1996 at varied stations ranged within 1.3 and 5.6  $\mu\text{M}$  (Maestrini et al. 1997). Such values are consistent with  $K$  values for the two enzymes acting in the initial step of urea metabolism. McCarthy (1972) demonstrated that several marine diatoms have urea uptake  $K$  values from 0.42 to 1.70  $\mu\text{M}$  N, not very different from those with ammonia. Healey (1977) observed similar values for  $K$  constants in freshwater algae. Also, Lomas et al. (1996) demonstrated that natural populations of *Aureococcus anophagefferens* have an even higher affinity for urea than for nitrate and that the  $K_S$  value calculated for urea was extremely low: 0.03  $\mu\text{M}$  N, and was coupled with an high  $V_{\text{max}}$ . It is therefore not surprising that field research has furthermore shown that urea is an important potential nitrogen source for natural assemblages in several coastal waters (Kristiansen 1983, Turley 1986, Price & Harrison 1988, Glibert et al. 1991, Fernandez et al. 1996, Gu et al. 1997). In the western Baltic Sea, the uptake rate for urea can be five times faster than that for nitrate (Sörensson *et al.*, 1989), and urea has appeared to be an important nitrogen source during the regenerated phase of plankton succession in the Gulf of Finland (Tamminen & Irmisch, 1996). The concentration we used in our enrichment experiments (25  $\mu\text{M}$ ) was 5 times higher than *in situ* concentrations. Notwithstanding, it was 20 times lower than that in most laboratory experiments, and 1000 times lower than concentrations required by some species for adaptation to growth with urea as nitrogen source (Antia et al. 1977). Thus we can infer that urea is an important potential nitrogen source for summer phytoplankton in the Gulf of Riga.

Amino acids are also metabolites naturally released by both phytoplankton (Hellebust 1965, Hammer et al. 1981, Poulet & Martin-Jézéquel 1983) and zooplankton (Webb and Johannes 1967, Poulet et al. 1986, 1991). In coastal waters, the huge biomass of fixed organisms can also contribute to increase dissolved free amino acid (DFAA) concentrations (Tupas & Koike 1990). Altogether, total DFAA concentration has been reported to vary between 0.7 and 0.9  $\mu\text{M}$  in a shallow estuary on the east coast of Denmark (Joergensen 1982), from 0.9 and 1.2  $\mu\text{M}$  in the Gulf of Marseilles (Daumas 1976), and to fall in the ranges of 0.2-5.9  $\mu\text{M}$  (Le

Jehan & Tréguer 1984) and 1.1–4.5  $\mu\text{M}$  (Poulet et al. 1985) in land-locked coastal waters of Brittany, thus representing a significant fraction both of DON and of the total nitrogen nutrient pool, particularly in summer when the DIN pool is exhausted or near exhaustion. In the Baltic Sea, Dawson & Gocke (1978) recorded values in which all but one ranged between 13 and 38.6  $\mu\text{g l}^{-1}$  (i.e. 0.1–0.4  $\mu\text{M N}$ ), within the range of summer DIN concentrations. In contrast, Lee & Bada (1977) reported far lower concentrations (20–50 nM) along a transect from Biscayne Bay, Florida, towards the Gulf Stream; DFAA concentration was fairly constant regardless of distance from shore and very similar to the open ocean concentrations of the Sargasso Sea. In the New York Bight, Fuhrman & Ferguson (1986) also recorded total DFAA concentrations in the nanomolar range.

Several species have been reported to take up DFAA at concentrations close to those *in situ*. Wheeler et al. (1974) who studied 25 strains cultivated on nine amino acids, observed that 75 % of the strain-substrate combinations allowed fairly good growth at a concentration of  $\sim 1 \mu\text{M N}$ . Clark et al. (1972) moreover observed that many littoral phytoplankters have transport systems which allow them to accumulate and assimilate amino acids at concentrations characteristic of natural waters. Furthermore, Admiraal et al. (1984, 1986) showed that benthic diatoms can deplete to circa 10–40 nM N additions of mixtures of amino acids totalling 4–10  $\mu\text{M N}$ , in the presence of either ammonium or nitrate at a concentration of 25 or 50  $\mu\text{M}$ .

As a whole, however, phytoplankton uptake of DFAA is dependent on the presence of other nitrogenous forms. Indeed transport of all amino acids has been proved to be repressed by ammonia (Wheeler 1977). Accordingly, it is thought that DFAA cannot sustain algal growth during spring blooms, but they may well become a significant potential nitrogen source in DIN-poor summer waters.

Only a few reports have shown growth in natural phytoplankton assemblages to be partly sustained growth by DFAA. Schell (1974) described the situation in coastal marine waters of Southeast Alaska, where the uptake of  $^{14}\text{C}$ - and  $^{15}\text{N}$ -labelled glycine and glutamic acid showed utilisation by natural assemblages at low but detectable rates compared with those of nitrate and ammonia. Rivkin & Putt (1987) reported that diatoms isolated from benthic, planktonic and sea-ice microbial Antarctic communities assimilated ambient concentrations (4–25 nM) of amino acids in both the light and the dark. In the Chesapeake Bay, Glibert et al. (1991) concluded that DFAA contributed to only a very small fraction of the total N utilised, while urea contributed up to 70–80 % during winter and summer.

Algal species are not normally light-limited in surface waters; they can therefore easily meet their nitrogen demand with the uptake of inorganic forms. In contrast, bacteria must provide both nitrogen atoms and the metabolic energy required to involve them in protein synthesis. They are the best equipped in this competition, since bacterial uptake of organic substrates can proceed more rapidly and at a lower substrate concentration than algal uptake. Moreover, they rapidly adjust their uptake rates to high concentrations of DFAA by metabolic adaptations or activation involving the synthesis of inducible enzymes (Hollibaugh 1976). Hence, bacteria can be the primary consumers of DFAA in coastal and estuarine waters (Azam and Hodson 1977, Sepers 1977).

We can thus conclude that, although DFAA are not a key potential nitrogen source for the bulk phytoplankton in the Gulf of Riga, on occasion they might be a significant nitrogen source for some species. Experiments to separate bacterial and algal DFAA uptake should be the next step of research.

#### **Potential uptake of dissolved organic nitrogenous substances of terrestrial origin in central water assemblages**

The single addition of DOM, taken from the Daugava River, to the central water assemblage led to a biomass increase similar to that sustained by the addition of nitrate (Fig. 8). However, data obtained do not give a clear picture of the role played by DOM as nitrogen source for the growth of phytoplankton. In the first place, DOM provided a concentration of DON, 49  $\mu\text{M}$ , twice that of nitrate, 25  $\mu\text{M}$ . Secondly, DOM provided also P and Si whose concentrations in the experimental treatments were 0.24  $\mu\text{M}$  and 13.6  $\mu\text{M}$ , respectively. Then, the treatment containing 15  $\mu\text{M}$  DON in the presence of  $\text{PO}_4$ ,  $\text{SiO}_3$  and Fe-EDTA should have led to a biomass representing circa 60 % that of the control « All »; the biomass which was recorded represented only 48 % that of the control when EDTA was present with iron, and only 38 % when EDTA was omitted. A similar discrepancy was observed by Gedziorowska & Plinski (1986) who supplied natural phytoplankton assemblages isolated from the Bay of Gdansk, Baltic Sea, with DOM extracted from the same water: the single addition of DOM promoted algal growth as much as the single addition of  $\text{NO}_3$ , but combined addition of DOM,  $\text{NO}_3$  and  $\text{P}_04$  did not give significantly greater biomass.

Since algae are thought not to be able to compete with bacteria for uptake of labile dissolved organic substrates (Hass & Webb 1979), most research on DOM as nutrient source has been focused on bacteria (Cherrier et al. 1996, Gardner et al. 1996).

The DOM in seawater was first assumed not to provide any nutrient to the microbiota. Provasoli (1963) pointed out, however, that only slowly metabolisable organic substances should tend to accumulate in seawater; accordingly, he argued that organic substances discharged by rivers in coastal water have little or no nutritional value. In contrast, Prakash & Rashid (1968) and Prakash *et al.* (1973) demonstrated a stimulatory action of small amounts of humic substances isolated from river water, soil and marine sediments on the growth of marine diatoms and dinoflagellates, which led them to conclude that the significant input of terrigenous humic material results in a « biological conditioning » in favour of phytoplankton production. On this basis, the beneficial role of DOM has been assumed to act indirectly, mostly by changing the availability of the metals present in seawater (Barber and Ryther 1969, Anderson & Corbett 1979, Morel *et al.* 1991).

In contrast, Granéli *et al.* (1985) demonstrated that addition of humic and fulvic acids isolated from rivers promoted both the biomass yield and the growth rate of *Prorocentrum minimum* cultured in filtered nutrient-poor seawater. Differential-enrichment bioassays showed that these substances supplied nitrogen, and cells took up as much nitrogen per cell when grown in water with humic and fulvic acids as when grown with inorganic nitrogen. Then, Granéli *et al.* (1989) reported that dinoflagellate biomass increased several fold when humic acids were added to mesocosms with nitrate; on this basis, they concluded that the N in the humic fraction was to some extent available for the dinoflagellates. In addition, commercially available humic acid salt or extracted humic acid compounds from rivers were supplied to natural assemblages by Carlsson and Granéli (1993) and by Carlsson *et al.* (1993). Algal biomass and alkaline phosphatase activities were significantly higher in the presence of humic substances than in nitrate-enriched controls. There was evidence of both bacterial degradation of humic compounds and algal growth sustained by humic-bound nitrogen. In contrast, further research by Carlsson *et al.* (1995) showed that humic acids extracted from river water only slightly enhanced total phytoplankton biomass and primary production when added to natural assemblages grown in mesocosms. Nevertheless, the growth of small flagellates was significantly stimulated.

On the other hand, Palenik *et al.* (1988-89) showed that some phytoplankters can use various forms of DON without initial transport into the cell, by using cell-surface enzymes to degrade these forms of nitrogen to  $\text{NH}_4$ , and Berman *et al.*

(submitted) have shown that a significant fraction of DON can be degraded to  $\text{NH}_4$  or urea by indigenous bacteria and/or free dissolved enzymes, in both coastal and fresh waters.

Coastal waters close to estuaries receive large quantities of DOM from land sources. A large increase in the amount of humic substances occurs in areas such as the west coast of Sweden, where the increase amounts to 50 % (Andersson *et al.*, 1991; *vide* Carlsson *et al.*, 1993). In the Greenland Sea, total DON concentration was reported to be as high as 5  $\mu\text{M}$  (Lara *et al.* 1993). Hence, DOM from terrestrial origin could directly or indirectly provide amounts of nitrogen significant for phytoplankton.

Overall, we infer that the role of DON from terrestrial origin as a nitrogen source for the natural summer assemblages in the Gulf of Riga is likely, but at present whether it really is important is still an open question.

### **Potential uptake of dissolved organic nitrogenous substances by the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa***

The five nitrogenous compounds tested as the sole source of nitrogen sustained a yield representing between 145 and 175 % that with nitrate (wrong!!!!) (Fig. 10), while the corresponding value with DOM extracted from Daugava River was only 90 %. With the DOM treatment, the concentration of DON was only 15  $\mu\text{M}$ , while nitrate was present at 25  $\mu\text{M}$ . Hence, one can speculate that the yield in the presence of DOM would have been 150 % if we could have added DOM in order to provide an initial DON concentration of 25  $\mu\text{M}$ . If this is true, DOM from terrigenous origin would be a potential nitrogen source for *M. aeruginosa* as good as urea, glycine and the purine derivatives we tested. Therefore, although at present no clear conclusion can be derived from data we obtained, it can tentatively be hypothesised that DOM is a possible nitrogen source for *M. aeruginosa*. Further research with improved extraction method of DOM and DON concentrations equal to natural conditions is clearly required.

*Acknowledgements.* This study was partly supported by the Latvian Council of Science, Program "Seasonal processes and mechanisms in the matter turnover in the ecosystem of the Gulf of Riga"; the stay in Latvia by the French co-authors was supported by the French Ministry for Foreign Affairs using funds reserved for CNRS. We thank Dr Elmira BOIKOVA for kindly providing the samples, and Dr Ian JENKINSON (ACRO, La Roche Canillac) for improving the English version.

### LITERATURE CITED

- Admiraal W, Laane RWPM, Peletier H (1984) Participation of diatoms in the amino acid cycle of coastal waters; uptake and excretion in cultures. *Mar Ecol Prog Ser* 15:303-306
- Admiraal W, Riaux-Gobin C, Laane RWPM (1987) Interactions of ammonium, nitrate, and D- and L- amino acids in the nitrogen assimilation of two species of estuarine benthic diatoms. *Mar Ecol Prog Ser* 40:267-273
- Aldridge DW, Russell-Hunter WD, McMahon RF (1995) Effects of ambient temperature and of temperature acclimatation on nitrogen excretion and differential catabolism of protein and nonprotein resources in intertidal snails, *Littorina saxatilis* (Ilivi) and *L. obtusata* (L.). In: Mill PJ, McQuaid CD (eds) Proceedings of the Fourth international Symposium on Littorinid Biology, 19-25 September 1993, Roscoff, France, p 101-109
- Antia NJ, Berland BR, Bonin DJ, Maestrini SY (1977) Effects of urea concentration in supporting growth of certain marine microplanktonic algae. *Phycologia* 16:105-111
- Antia NJ, Harrison PJ, Oliveira L (1991) The role of dissolved organic nitrogen in phytoplankton nutrition, cell biology and ecology. *Phycologia* 30:1-89

- Azam F, Hodson RE (1977) Size distribution and activity of marine microheterotrophs. *Limnol Oceanogr* 22:492-501
- Balode M (1993) Bloom dynamics of toxic blue-green algae in the Baltic Sea, Gulf of Riga. Sixth International Conference on Toxic Marine Phytoplankton, 18-22 October 1993, Nantes, France, p 27
- Balode M, Purina I (1996) Harmful phytoplankton in the Gulf of Riga (the Baltic Sea). In: Yasumoto T, Oshima Y, Fukuyo Y (eds) Harmful and Toxic Algal Blooms. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, Paris, p 69-72
- Bamstedt U (1985) Seasonal excretion rates of macrozooplankton from the Swedish west coast. *Limnol Oceanogr* 30:607-617
- Berland BR, Bonin DJ, Guérin-Ancey O, Antia NJ (1979) Concentration requirement of glycine as nitrogen source for supporting effective growth of certain marine microplanktonic algae. *Mar Biol* 55:83-92
- Berman T (1997) Dissolved organic nitrogen utilization by an *Aphanizomenon* bloom in lake kinneret. *J Plankt Res* 19:577-586
- Berman T, Béchemin C, Maestrini SY (Submitted) Release of ammonia and urea from DON in aquatic ecosystems. *Aquat Microb Ecol*
- 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
- Brand LE, Guillard RRL, Murphy LS (1981) A method for the rapid and precise determination of acclimated phytoplankton reproduction rates. *J Plankt Res* 3:193-201
- Carlsson P, Granéli E (1993) Availability of humic bound nitrogen for coastal phytoplankton. *Estuar Coast Shelf Sci* 36:433-447
- Carlsson P, Granéli E, Tester P, 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
- Carlsson P, Zuleika Segatto A, Granéli E (1993) Nitrogen bound to humic matter of terrestrial origin - a nitrogen pool for coastal phytoplankton?. *Mar Ecol Prog Ser* 97:105-116
- Carpenter EJ, Janson S, Boje R, Pollehne F, Chang J (1995) The dinoflagellate *Dinophysis norvegica*: biological and ecological observations in the Baltic Sea. *Eur J Phycol* 30:1-9
- Carpenter EJ, Remsen CC, Watson SW (1972) Utilization of urea by some marine phytoplankters. *Limnol Oceanogr* 17:265-269
- Cherrier J, Bauer JE, Druffel ERM (1996) Utilization and turnover of labile dissolved organic matter by bacterial heterotrophs in eastern North Pacific surface waters. *Mar Ecol Prog Ser* 139:267-279
- Cochlan WP, Harrison PJ (1991) Inhibition of nitrate uptake by ammonium and urea in the eucaryotic picoflagellate *Micromonas pusilla* (Butcher) Manton et Parke. *J Expl Mar Biol Ecol* 153:143-152
- Corner EDS, Newell BS (1967) On the nutrition and metabolism of zooplankton. IV. The forms of nitrogen excreted by *Calanus*. *J Mar Biol Ass UK* 47:113-120
- Daumas RA (1976) Variations of particulate proteins and dissolved amino acids in coastal seawater. *Mar Chem* 4:225-242
- Dawson R, Gocke K (1978) Heterotrophic activity in comparison to the free amino acid concentrations in Baltic sea water samples. *Oceanol Acta* 1:45-54
- Edler L, Fernö S, Lind MG, Lundberg R, Nilsson PO (1985) Mortality of dogs associated with a bloom of the cyanobacterium *Nodularia spumigena* in the Baltic Sea. *Ophelia* 24:103-109
- Fernandez E, Maranon E, Harbour DS, Kristiansen S, Heimdal BR (1996) Patterns of carbon and nitrogen uptake during blooms of *Emiliania huxleyi* in two Norwegian fjords. *J Plankt Res* 18:2349-2366
- Flynn KJ, Butler I (1986) Nitrogen sources for the growth of marine microalgae: role of dissolved free amino acids. *Mar Ecol Prog Ser* 34:281-304
- Fuhrman JA, Ferguson RL (1986) Nanomolar concentrations and rapid turnover of dissolved free amino acids in seawater: agreement between chemical and microbiological measurements. *Mar Ecol Prog Ser* 33:237-242
- Gardner WS, Benner R, Amon RMW, Cotner JB Jr, Cavaletto JF, Johnson JR (1996) Effects of high-molecular-weight dissolved organic matter on nitrogen dynamics in the Mississippi River plume. *Mar Ecol Prog Ser* 133:287-297
- Gedziorowska D, Plinski M (1986) Influence of dissolved substances of humic type on the growth of phytoplankton communities. *Ophelia* 4 (supplement):335-338

- Glibert PM, Garside C, Fuhrman JA, Roman MR (1991) Time-dependent coupling of inorganic and organic nitrogen uptake and regeneration in the plume of the Chesapeake Bay estuary and its regulation by large heterotrophs. *Limnol Oceanogr* 36:895-909
- Goma RH, Aizaki M, Fukushima T, Otsu A (1996) Significance of zooplankton grazing activity as a source of dissolved organic nitrogen, urea and dissolved free amino acids in a eutrophic shallow lake: Experiments using outdoor continuous flow pond systems. *Japan J Limnol* 57:1-13
- Gordon N, Angel DL, Neori A, Kress N, Kimor B (1994) Heterotrophic dinoflagellates with symbiotic cyanobacteria and nitrogen limitation in the Gulf of Aqaba. *Mar Ecol Prog Ser* 107:83-88
- Granéli E, Edler L, Gedziorowska D, Nyman U (1985) Influence of humic and fulvic acids on *Prorocentrum minimum* (Pav.) J. Schiller. In: Anderson DM, White AW, Baden DG (eds) Proceed third internat. Conf. on toxic dinoflagellates, St Andrews, N.B., Canada, June 8-12, 1985. Elsevier Sci. Publish., New York, p 201
- Granéli E, Olsson P, Sundström B, Edler L (1989) *In situ* studies of the effects of humic acids on dinoflagellates and diatoms. In: Okaichi, Anderson and Nemoto (eds) Biology, environmental science, and toxicology. Elsevier Publish., New York, p 209-212,
- Gu BH, Havens KE, Schelske CL, Rosen BH (1997) Uptake of dissolved nitrogen by phytoplankton in a eutrophic subtropical lake. *J Plankt Res* 19:759-770
- Guillard RRL (1963) Organic sources of nitrogen for marine centric diatoms. In: Oppenheimer CH (ed.) Symposium on Marine Microbiology. Thomas C.C., Springfield, Illinois, U.S.A., p 93-104
- Haas LW, Webb KL (1979). *J Expl Mar Biol Ecol* 39:125-134
- Hammer KD, Brockmann UH, Kattner G (1981) Release of dissolved free amino acids during a bloom of *Thalassiosira rotula*. *Kieler Meeresforsch* 5:101-109
- Havskum H, Riemann B (1996) Ecological importance of bacterivorous, pigmented flagellates (mixotrophs) in the Bay of Aarhus, Denmark. *Mar Ecol Prog Ser* 137:251-263
- Healey FP (1977) Ammonium and urea uptake by some freshwater algae. *Can J Bot* 55:61-69
- Heiskanen A-S, Kononen K (1994) Sedimentation of vernal and late summer phytoplankton communities in the coastal Baltic Sea. *Arch Hydrobiol* 131:175-198
- Hellebust JA (1965) Excretion of some organic compounds by marine phytoplankton. *Limnol Oceanogr* 10:192-206
- Hillebrand H, Sommer U (1996) Nitrogenous nutrition of the potentially toxic diatom *Pseudonitzschia pungens* f. *multiseries* Hasle. *J Plankt Res* 18:295-301
- Hollibaugh JT (1976) The biological degradation of arginine and glutamic acid in seawater in relation to the growth of phytoplankton. *Mar Biol* 36:303-312
- Joergensen NOG (1982) Heterotrophic assimilation and occurrence of dissolved free amino acids in a shallow estuary. *Mar Ecol Prog Ser* 8:145-159
- 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
- Kapp R, Stevens SEjr, Fox JL (1975) A survey of available nitrogen sources for the growth of the blue-green alga, *Agmenellum quadruplicatum*. *Arch Microbiol* 104:135-138
- Kononen K (1992) Dynamics of the toxic cyanobacterial blooms in the Baltic Sea. *Finn Mar Res* 261:3-36
- Kratz W, Myers J (1955) Nutrition and growth of several blue-green algae. *Amer J Bot* 42:282-287
- Kristiansen S (1983) Urea as a nitrogen source for the phytoplankton in the Oslofjord. *Mar Biol* 74:17-24
- Lara RJ, Hubberten U, Kattner G (1993) Contribution of humic substances to the dissolved nitrogen pool. *Br phycol J* 25:103-115
- Lassus P, Proniewski F, Maggi P, Truquet P, Bardouil M (1993) Wind-induced toxic blooms of *Dinophysis* cf. *acuminata* in the Antifer area (France). In: Smayda TJ, Shimizu Y (ed.) Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea. Elsevier Sci. Publish., New York, p 519-523
- Le Jehan S, Tréguer P (1984) Evolution saisonnière de composés organiques dissous dans un écosystème eutrophe d'Europe occidentale (rade de Brest). *Oceanol Acta* 7:181-190
- Lee C, Bada JL (1977) Dissolved amino acids in the equatorial Pacific, the Sargasso Sea, and Biscayne Bay. *Limnol Oceanogr* 22:502-510
- Leppänen J-M, Rantajarvi E, Hällfors S, Kruskopf M, Laine V (1995) Unattended monitoring of potentially toxic phytoplankton species in the Baltic Sea in 1993. *J Plankt Res* 17:891-902
- Lomas MW, Glibert PM, Berg GM, Burford M (1996) Characterization of nitrogen uptake by natural populations of *Aureococcus anophagefferens* (Chrysophyceae) as a function of incubation duration, substrate concentration, light, and temperature. *J Phycol* 32:907-916

- Maestrini SY, Bonin DJ, Droop MR (1984) Phytoplankton as indicators of seawater quality: Bioassay approaches and protocols. In: Shubert LE (ed.) *Algae as Ecological Indicators*. Academic Press Inc., London, p 71-132 (434 p)
- McCarthy JJ (1972) The uptake of urea by natural populations of marine phytoplankton. *Limnol Oceanogr* 17:738-748
- Mitamura O, Saijo Y (1980) Urea supply from decomposition and excretion of zooplankton. *J Oceanogr Soc Jap* 36:121-125
- Mitamura O, Saijo Y (1986) Urea metabolism and its significance in the nitrogen cycle in the euphotic layer of Lake Biwa. IV. Regeneration of urea and ammonia. *Arch Hydrobiol* 107:425-440
- Molloy CJ, Syrett PJ (1988) Effect of light and N deprivation on inhibition of nitrate uptake by urea in microalgae. *J Expl Mar Biol Ecol* 118:97-101
- Moran MA, Hodson RE (1994) Dissolved humic substances of vascular plant origin in a coastal marine environment. *Limnol Oceanogr* 39:762-771
- Palenik B, Kieber DJ, Morel FMM (1988/1989) Dissolved organic nitrogen use by phytoplankton: the role of cell-surface enzymes. *Biol Oceanogr* 6:347-354
- Petty RL, Michel WC, Snow JP, Johnson KS (1982) Determination of total primary amines in seawater and plant nectar with flow injection sample processing and fluorescence detection. *Analytica chim Acta* 142:299-304
- Poulet SA, Harris RP, Martin-Jezequel V, Moal J, Samain JF (1986) Free amino acids in copepod faecal pellets. *Oceanol Acta* 9:191-197
- Poulet SA, Martin-Jezequel V (1983) Relationships between dissolved free amino acids, chemical composition and growth of the marine diatom *Chaetoceros debile*. *Mar Biol* 77:93-100
- Poulet SA, Martin-Jezequel V, Delmas D (1985) Gradient of dissolved free amino acids and phytoplankton in a shallow bay. *Hydrobiologia* : 143 121:11-17
- Poulet SA, Williams R, Conway DVP, Videau C (1991) Co-occurrence of copepods and dissolved free amino acids in shelf sea waters. *Mar Biol* 108:373-385
- Price NM, Harrison PJ (1988) Uptake of urea C and urea N by the coastal marine diatom *Thalassiosira pseudonana*. *Limnol Oceanogr* 33:528-537
- Remsen CC, Carpenter EJ, Schroeder BW (1972) Comparison of laboratory and *in situ* measurements of urea decomposition by a marine diatom. *J Expl Mar Biol Ecol* 8:259-264
- Rivkin RB, Putt M (1987) Heterotrophy and photoheterotrophy by antarctic microalgae: light-dependent incorporation of amino acids and glucose. *J Phycol* 23:442-452
- Schell DM (1974) Uptake and regeneration of free amino acids in marine waters of southeast Alaska. *Limnol Oceanogr* 19:260-270
- Schelske CL, Stoermer EF (1972) Phosphorus, silica, and eutrophication of Lake Michigan. In: Likens GE (ed.) *Nutrients and Eutrophication: The Limiting-Nutrient Controversy*, p 157-171
- Sepers ABJ (1977) The utilization of dissolved organic compounds in aquatic environments. *Hydrobiologia* : 143 52:39-54
- Sörensson F, Pettersson K, Selmer JS, Sahlsten E (1989) Flows of nitrogen in a mesocosm experiment in the Baltic Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 58:77-88
- Stoecker DK, Li AS, Coats DW, Gustafson DE, Nannen MK (1997) Mixotrophy in the dinoflagellate *Prorocentrum minimum*. *Mar Ecol Prog Ser* 152:1-12
- Tamminen T, Irmisch A (1996) Urea uptake kinetics of an midsummer planktonic community on the SW coast of Finland. *Mar Ecol Prog Ser* 130:201-211
- Tenson J (1995) Phytoplankton and primary production. In: Ojaveer E (ed.) *Ecosystem of the Gulf of Riga between 1920 and 1990*. Estonian Academy Publishers, Tallinn, p 104-126
- Ternetz C (1912) Beiträge zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* Klebs. *Jahr Wiss Bot* 51:435-514
- Tranvik LJ, Sherr EB, Sherr BF (1993) Uptake and utilization of "colloidal DOM" by heterotrophic flagellates in seawater. *Mar Ecol Prog Ser* 92:301-309
- Tupas L, Koike I (1990) Amino acids and ammonium utilization by heterotrophic marine bacteria growth in enriched seawater. *Limnol Oceanogr* 35:1145-1155
- Turner MF (1979) Nutrition of some marine microalgae with special reference to vitamin requirements and utilization of nitrogen and carbon sources. *J Mar Biol Ass UK* 59:535-552
- Van Baalen C (1962) Studies on marine blue-green algae. *Bot Mar* 4:129-139
- Walsh PJ, Danulat E, Mommsen TP (1990) Variation in urea excretion in the gulf toadfish *Opsanus beta*. *Mar Biol* 106:323-328
- Webb KL, Johannes RE (1967) Studies of the release of dissolved free aminoacids by marine zooplankton. *Limnol Oceanogr* 12:376-382

- Wheeler PA, North BB, Stephens GC (1974) Amino-acid uptake by marine phytoplankters. *Limnol Oceanogr* 19:249-259
- Willén T, Kononen K, Horstmann U (1990) Phytoplankton biomass and species composition. Nuisance plankton algae. Baltic Sea Environment Proceedings. Second periodic assessment of the state of the marine environment of the Baltic Sea, 1984-1988; background document. Baltic Marine Environment Protection Commission, Helsinki Commission, N° 35 B (432 p.), Helsinki
- Wright PA, Part P, Wood CM (1995) Ammonia and urea excretion in the tidepool sculpin (*Oligocottus maculosus*): Sites of excretion, effects of reduced salinity and mechanisms of urea transport. *Fish Physiol Biochem* 14:111-123
- Wyatt JT, Lawley GG, Barnes RD (1971) Blue-green, algal response to some organic-nitrogen substrates. *Naturwissenschaften* 58:570-571

Table 1. List and composition of spike enrichments used to bioassay the nutrient(s) limiting the growth potential of natural assemblages collected on 25 July 1997.

Reference number	Contents	Reference number	Contents
1	Nothing	7	All -P -Si
2	All	8	All -FeEDTA -Si
3	All -N	9	+N
4	All -P	10	+P
5	All -Si -Vit	11	N +P + Fe
6	All -N -Si	12	All + Metals

All = N-NO<sub>3</sub> (25 μM) + P (1.7 μM) + Si (30 μM) + Fe (100 nM) + EDTA (0.6 μM) + Vitamins

Metals = Co (5 nM) + Mn (50 nM) + Mo (50 nM)

Vitamins = biotin (205 pM) + cyanocobalamin (67 pM) + thiamine (75 nM)

Table 2. List and composition of spike enrichments used to test the effect of dissolved organic matter taken from the Daugava River on the growth of natural assemblages collected on 25 July 1997.

Reference number	Nitrogen source and concentration	Other nutrients added
01	None	
02		EDTA (N: 25 $\mu$ M)
03		P (1.7 $\mu$ M) + Si (30 $\mu$ M) + FeEDTA
04	NO <sub>3</sub> (25 $\mu$ M)	P + Si + FeEDTA (100 nM, 0.6 $\mu$ M)
05	NO <sub>3</sub> (25 $\mu$ M)	
06	NH <sub>4</sub> (25 $\mu$ M)	
07	Urea (N: 25 $\mu$ M)	
08	Putrescine (N: 25 $\mu$ M)	
09	DOM (DON: 5 $\mu$ M; DIN: 0.5 $\mu$ M)	
10	DOM (DON: 15 $\mu$ M; DIN: 1.3 $\mu$ M)	
11	DOM (DON: 49 $\mu$ M; DIN: 4.5 $\mu$ M)	
12	DOM (DON: 15 $\mu$ M; DIN: 1.3 $\mu$ M)	P + Si + Fe
13	DOM (DON: 15 $\mu$ M; DIN: 1.3 $\mu$ M)	P + Si + FeEDTA
14	DOM (DON: 15 $\mu$ M; DIN: 1.3 $\mu$ M)	Fe (100 nM)

Table 3. Nutrient concentrations in samples collected on 25 July 1997, at the surface and in the thermocline, along a transect from the Daugava River mouth to the central part of the Gulf of Riga.

Sample		Inorganic nutrient ( $\mu\text{M}$ )							
Station	Depth	$\text{NO}_3$	$\text{NO}_2$	$\text{NH}_4$	DIN	$\text{PO}_4$	DIN:DIP	$\text{SiO}_3$	$\text{SiO}_3$ :DIN
	(m)								
121	0	0	0	0.6	0.6	0.03	20	1.6	2.7
	15	0	0	0.5	0.5	0.07	7	1.6	3.2
119	0	0	0	0.6	0.6	0.05	14	1.4	2.3
	15	0	0	1.0	1.0	0.04	25	1.7	1.7
D 30	0	0.4	0	0.1	0.5	0.26	2	13.4	26.8
	8	0.1	0	0.7	0.8	0.01	80	2.1	2.6
D 20	0	4.3	0	0.4	4.7	0.26	18	25.2	5.4
	7	0.9	0.1	2.8	3.8	0.20	19	4.4	1.2
D 10	0	7.4	0.1	1.7	9.2	0.79	12	38.3	4.2
	7	1.3	0.2	2.3	3.8	0.21	18	4.9	1.3
Mouth	0	14.8	0.3	2.2	17.3	3.50	5	72.0	4.6
	7	7.0	0.3	3.0	10.3	1.00	10	30.3	2.9

Table 4. Nutrients limiting the potential biomass of phytoplankton in water sampled in the Gulf of Riga, on 25 July 1997, at five stations located along a transect from the Daugava River mouth to the central part of the gulf.

Station	Depth (m)	Limiting nutrient(s)				Additional comments
		1	2	3	4	
121	0	N	P	EDTA		or Fe-EDTA limiting
121	15	N	P	Fe-E		Trace metals could be also limiting
119	0	N	P			Silicon and vitamins could become limiting
119	15	N	P			
D 30	0	N, P				Silicon and vitamins could become limiting
D 30	8	N	P			Trace metals were stimulating
D 20	0	N				
D 20	7	N	P			Silicon and vitamins could become limiting ; trace metals were stimulating
D 10	0	N	P			
D 10	7	N	P			

Table 5. Relative growth index: growth of natural assemblages in the presence of different mixtures or in the absence of one nutrient relative to that in unenriched control water. For the « all samples » column, first number is the mean of 10 values (SD in parentheses). For stations 121 and D-10, the values shown are for surface water.

	All samples (N = 10)	Nutrient-poor waters (station 121)	Nutrient-rich waters (station D-10)
Presence of:			
All + metals	19.5 (13.9)	17.9	3.9
All nutrients	17.4 (12.2)	20.2	5.1
N + P + Fe	11.6 (7.5)	15.6	3.3
N + P	12.2 (8.0)	14.4	2.9
Absence of:			
N	1.4 (0.9)	0.5	1.2
P	5.0 (5.9)	1.0	2.6
Si and vitamins	13.3 (7.8)	24.6	4.7

## Figures captions

Figure 1. Study area and positions of sampling stations. M: river mouth.

Figure 2. Vertical distributions of temperature and salinity on 25 July 1997 in the Gulf of Riga; typical stations sampled are represented, along the transect from the Daugava River mouth to the central part of the gulf. Z: depth.

Figure 3. *In vivo* fluorescence (arbitrary units) versus time, in a differentially-enriched aliquot culture of natural the phytoplanktonic assemblage collected on 25 July in the Gulf of Riga (to allow the software to draw the figure, a few missing data have been replaced by means of preceding and following values). The example given is the sample collected in the thermocline (15-m depth), at station 121.

Figure 4. Relative maximum algal biomass (% , measured as protein content) for different spike enrichments; the shown are typical sets of data, from the empirical analysis of nutrient limitation of AGP. Station 119 (surface): N was first limiting nutrient, P was the second limiting nutrient, silicon and vitamins could become limiting; Station D-30 (surface): N and P were equally limiting, silicon and vitamins could become limiting; Station D-20 (7 m): N was first limiting, P was the second limiting nutrient, silicon and vitamins could become limiting, trace metals were stimulating; Station D-10 (7 m): N was first limiting, P was the second limiting nutrient. Calculations have been made using mean values of triplicates.

Figure 5. Growth of natural phytoplanktonic assemblages collected in offshore nutrient-poor (station 121) and nearshore nutrient-rich (station D-10) surface waters, and cultured in the

presence of added organic nitrogenous substances, under P-, Si-, Fe- and vitamin-replete conditions. (Measured as *in vivo* fluorescence (arbitrary units) versus time).

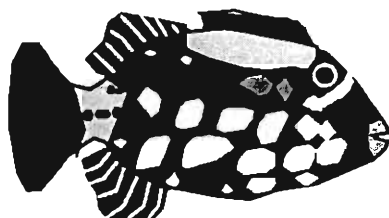
Figure 6. Relative maximum algal biomass (% of *in vivo* fluorescence in the presence of ammonium) in phytoplanktonic assemblages from offshore nutrient-poor (stations 121 and D-30) and nearshore nutrient-rich (station D-10) waters grown in the presence of different organic nitrogenous substances. Growth took place under P- Si-, Fe- and vitamin- replete conditions. Calculations have been made using mean values of duplicates.

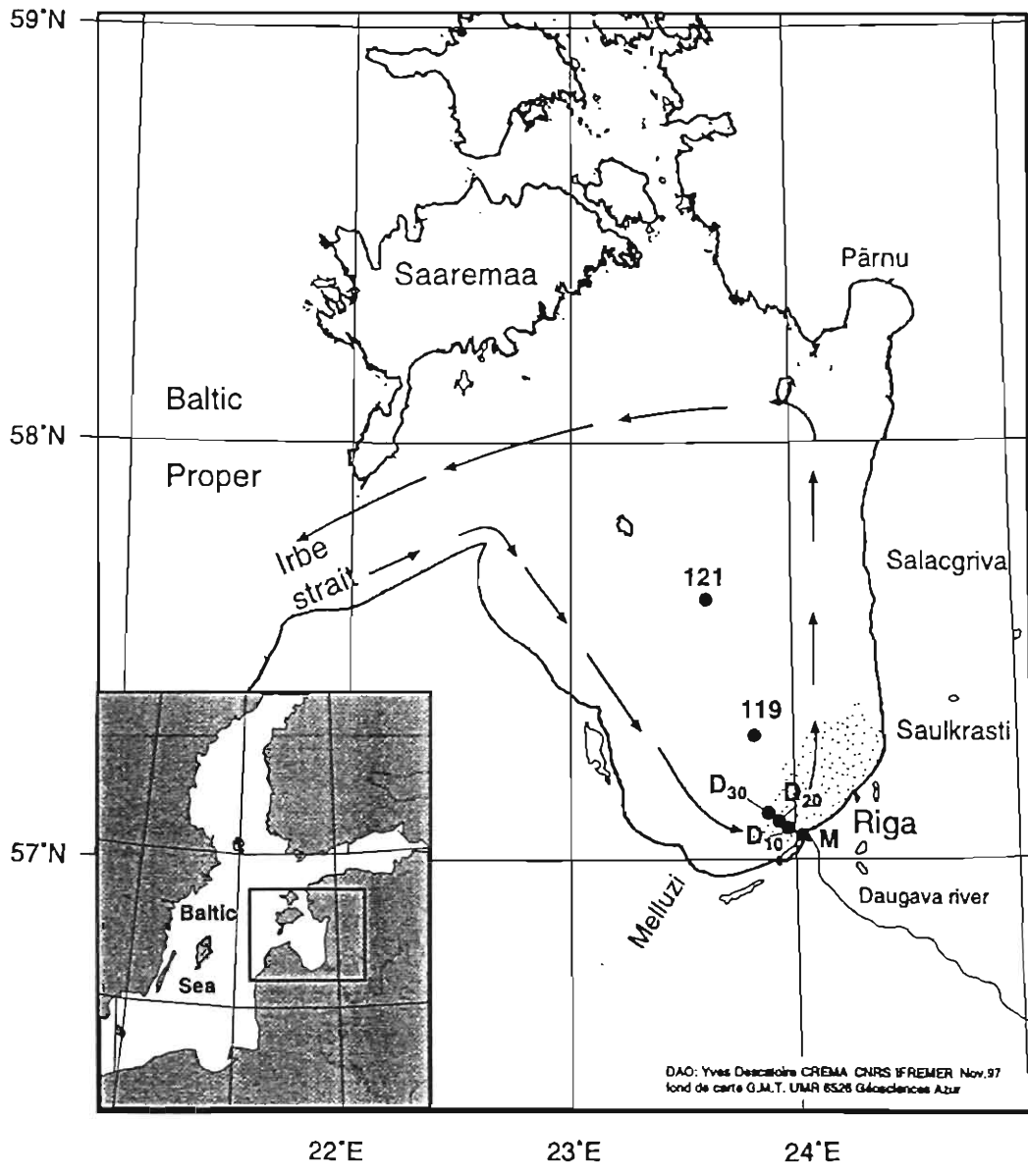
Figure 7. Growth (*in vivo* fluorescence in arbitrary units versus time) of surface phytoplankton from offshore waters (station 121), cultured in the presence of nitrogenous compounds, and DOM (15  $\mu\text{M}$  N) taken from Daugava River. Examples given are for the best-growing aliquots.

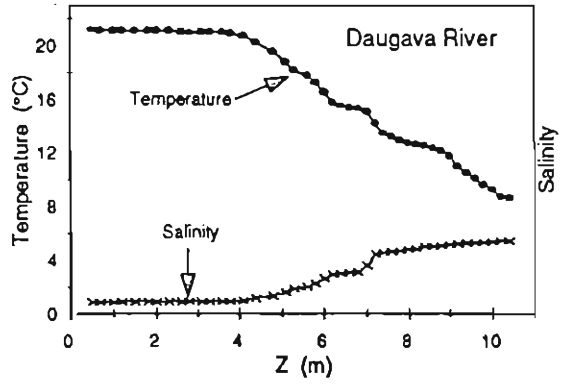
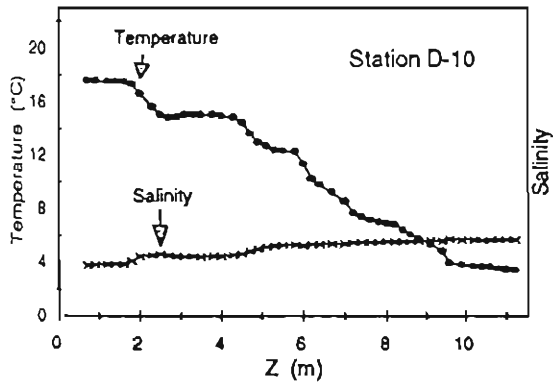
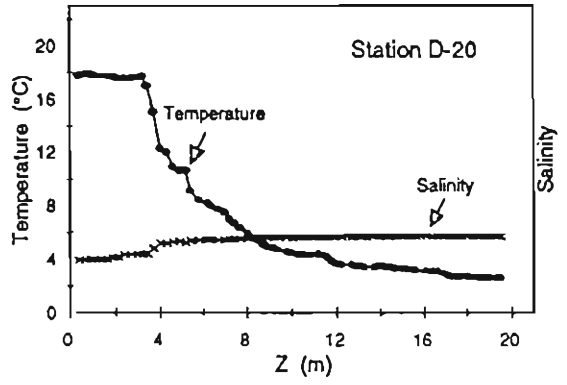
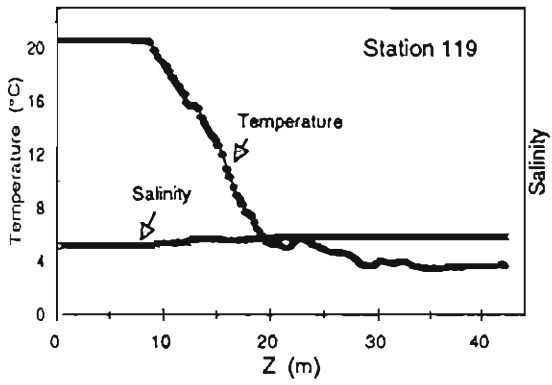
Figure 8. Relative maximum biomass (%; measured as protein content), versus growth in the presence of  $\text{NO}_3+\text{PO}_4+\text{SiO}_3+\text{FeEDTA}$ , of surface phytoplankton of offshore water (station 121), cultured in the presence of various combinations of the following: DIN, urea, putrescine and DOM (fraction >1000 daltons) taken from the Daugava River. Calculations have been made using mean values of duplicates.

Figure 9. Growth (*in vivo* fluorescence (arbitrary units) versus time) of *Microcystis aeruginosa* cultured from surface nutrient-poor offshore water (station 119) in the presence of various inorganic and organic nitrogenous compounds, and DOM (fraction >1000 daltons) taken from the Daugava River, under P- and Fe-replete conditions. Examples given are the best-growing aliquots.

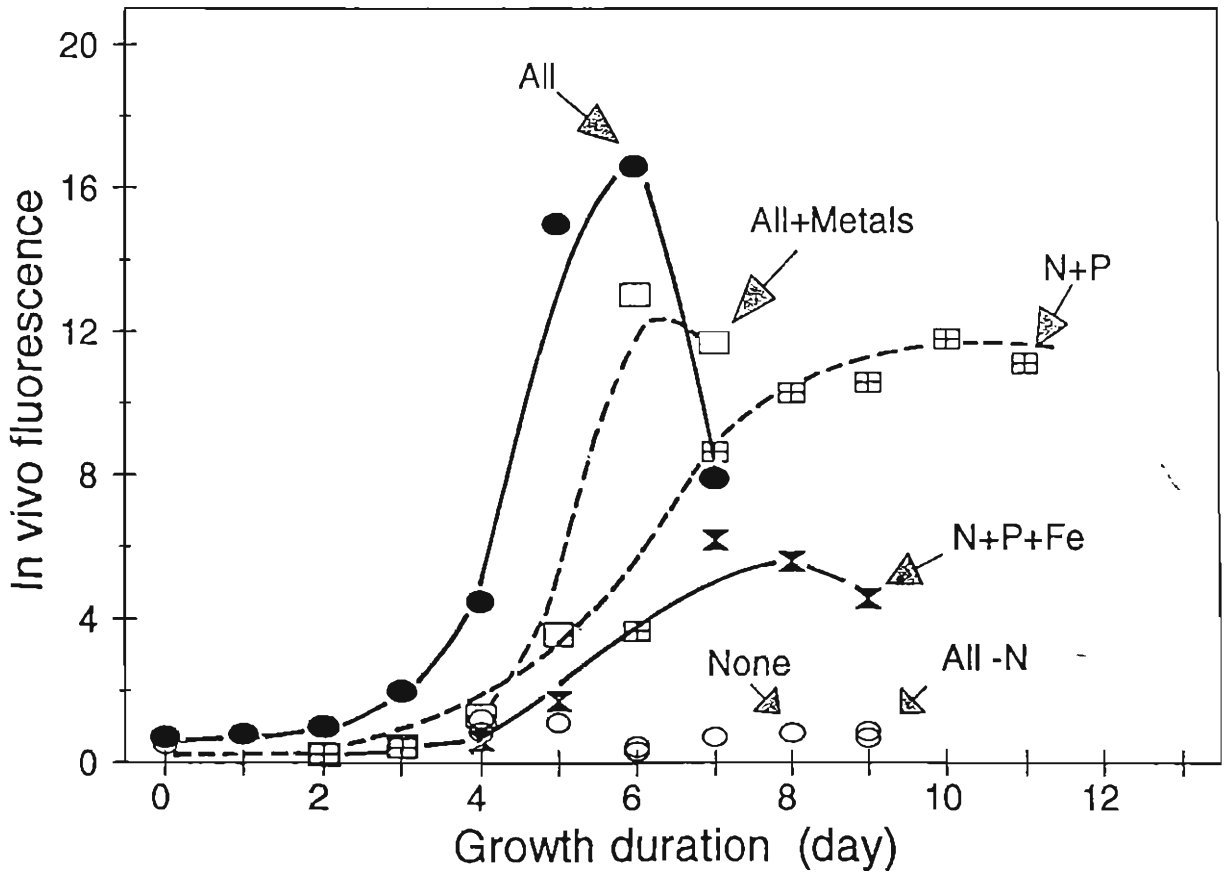
Figure 10. Growth (relative maximum biomass in terms of %age of protein content, compared with growth in the presence of nitrate) of *Microcystis aeruginosa* cultured from surface offshore water (station 119) in the presence of various inorganic and organic nitrogenous compounds, and DOM (fraction >1000 daltons) taken from the Daugava River, under P-, and Fe-replete conditions (except « None » which did not received any addition). Calculations have been made using mean values of triplicates.







Station 121 - 15 m, aliquot B



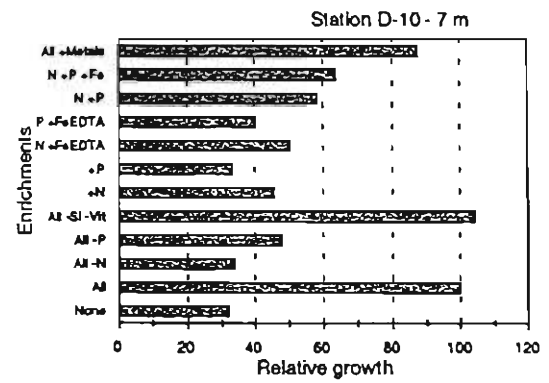
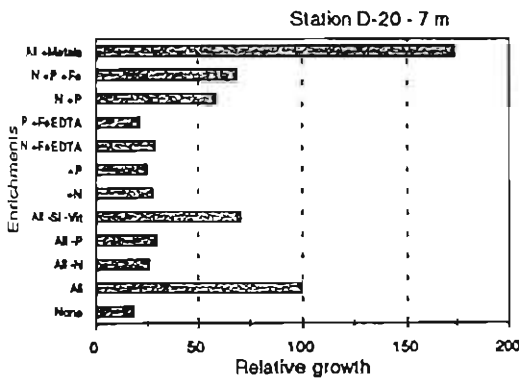
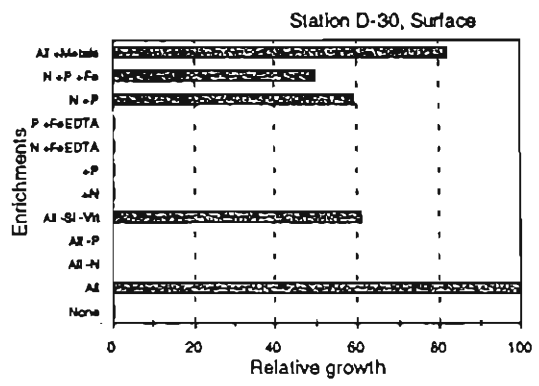
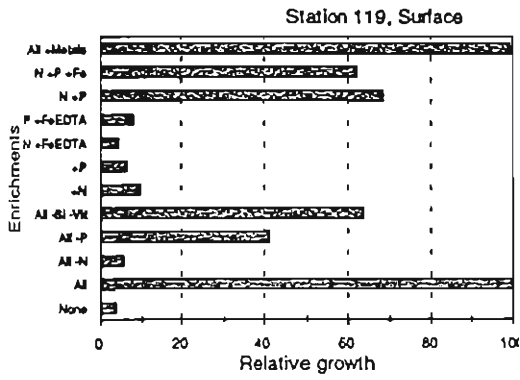
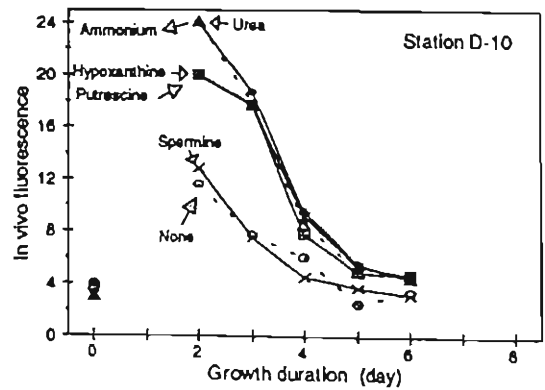
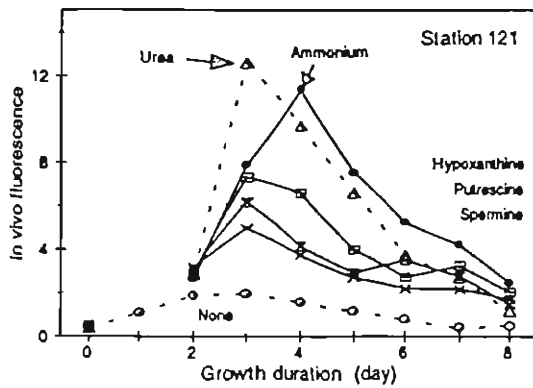
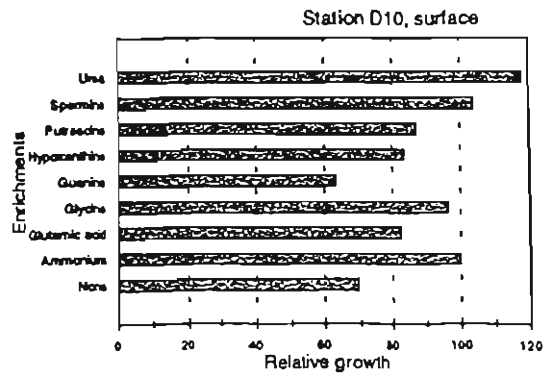
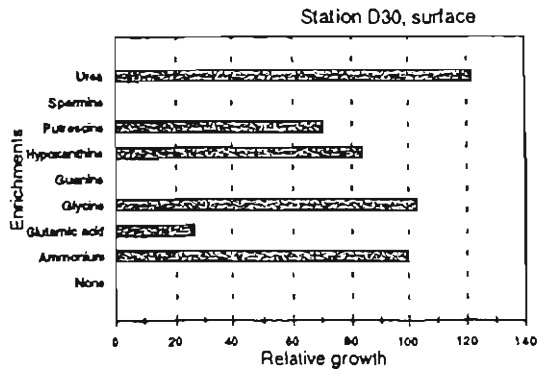
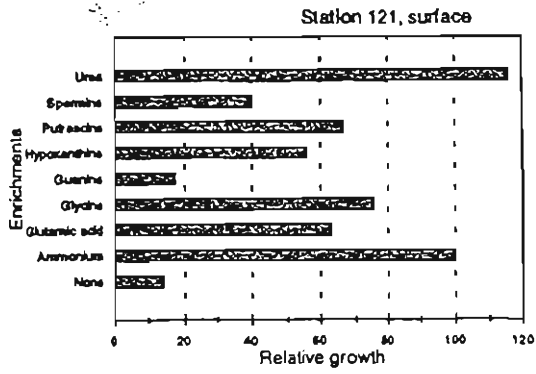
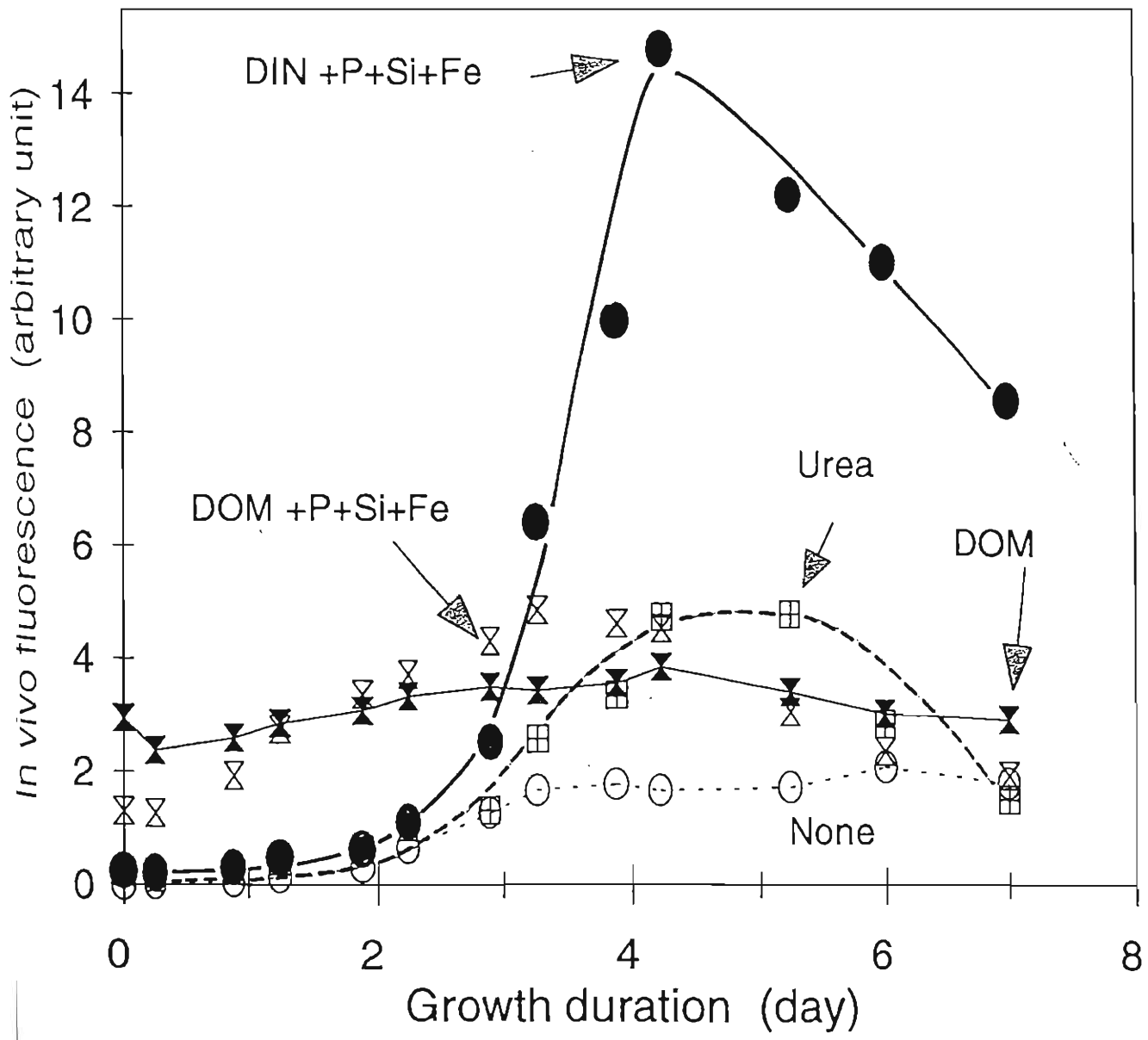


Figure 4







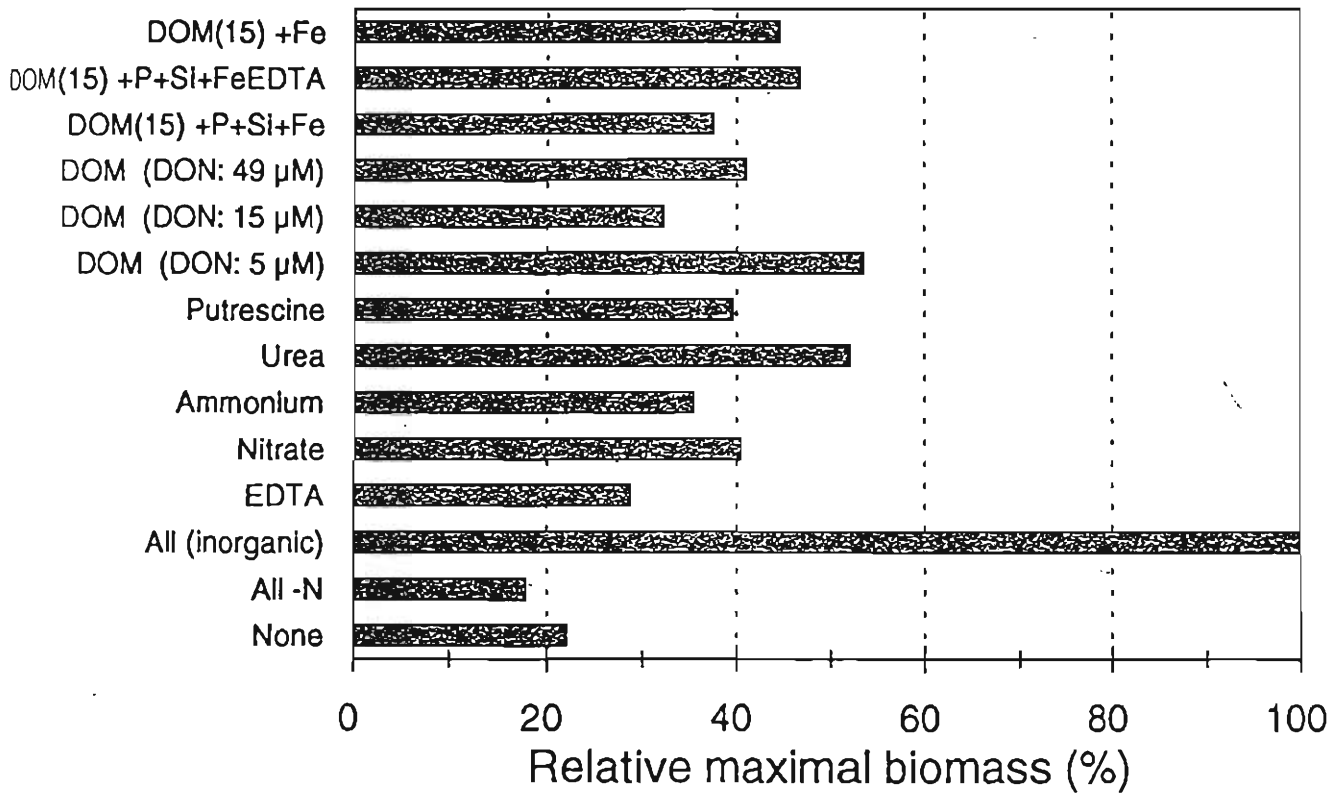


Fig. 8

