



LATVIJAS UNIVERSITĀTE
BIOLOĢIJAS FAKULTĀTE
HIDROBIOLOĢIJAS KATEDRA

Iveta Jurgensone

RĪGAS LĪČA FITOPLANKTONA STRUKTŪRAS
IZMAIŅAS VIDES FAKTORU IETEKMĒ

Promocijas darbs izstrādāts doktora grāda iegūšanai bioloģijā,
hidrobioloģijas apakšnozarē

Darba zinātniskie vadītāji:

Dr. biol. Anda Ikauniece

Dr. biol. prof. Agnēta Anderšone (Agneta Andersson)

Dr. ing. prof. Jakobs Karstensens (Jacob Carstensen)

Rīga, 2011

Promocijas darbs izstrādāts Latvijas Hidroekoloģijas institūtā laikā no 2004. gada septembra līdz 2011. gada septembrim. Darbs izstrādāts ar ESF atbalstu (līgums Nr. 04/145/5 un Nr.1DP/1.1.2.1./09/IPIA/VIAA/004)

Darba vadītāji: *Dr. biol.* Anda Ikauniece

Dr. biol. prof. Agnēta Anderšone (*Agneta Andersson*)

Dr. ing. prof. Jakobs Karstensens (*Jacob Carstensen*)

Promocijas padomes priekšsēdētājs: *Dr. biol. doc.* Ivars Druvietis

Promocijas padomes sastāvs:

Dr. biol. doc. Ivars Druvietis, Latvijas Universitāte

Dr. biol. asoc. prof. Andris Andrušaitis, Latvijas Universitāte

Dr. biol. doc. Maija Balode, Latvijas Universitāte

Dr. biol. Santa Purviņa, Latvijas Universitāte

Dr. biol. asoc. prof. Voldemārs Spuņģis, Latvijas Universitāte

Promocijas darba recenzenti:

Dr. biol. doc. Ivars Druvietis, Latvijas Universitāte

Dr. biol. asoc. prof. Gunta Sprinģe, Latvijas Universitāte

Dr. biol. prof. Artūrs Škute, Daugavpils Universitāte

Promocijas darba aizstāvēšana notiek 2011. gada 28. decembrī plkst. 14.00 Latvijas Universitātes Bioloģijas nozares promocijas padomes sēdē LU Bioloģijas fakultātē, Kronvalda bulv. 4, 1. auditorijā.

Ar promocijas darbu var iepazīties Latvijas Universitātes bibliotēkā Rīgā, Kalpaka bulvārī 4.

Atsauksmes sūtīt zinātniskajai sekretārei Dainai Ezei, Bioloģijas fakultāte, Latvijas Universitāte, Kronvalda bulv. 4, LV-1586, Rīga, Latvija, fakss: + 371 67034862, e-pasts: Daina.Eze@lu.lv

SATURS

IEVADS.....	5
1. LITERATŪRAS APSKATS.....	14
1.1. Fitoplanktona attīstību galvenie noteicošie vides faktori.....	14
1.2. Jūras barības ķēdes struktūra un funkcionēšanas mehānismi.....	20
1.3. Rīgas līča raksturojums.....	23
2. MATERIĀLS UN METODES.....	25
2.1. Daudzgadīgo datu ievākšana un noteikšana.....	25
2.1.1. Fitoplanktona analīzes.....	25
2.1.2. Vides faktoru datu bāzes.....	28
2.2. Eksperimentu metodika.....	29
2.2.1. Upes ienesto, dažādas molekulmasas organisko vielu bioloģiskā pieejamība Rīgas līča piekrastes fitoplanktonam.....	29
2.2.2. Iesāļu ūdeņu fitoplanktona reakcija uz organisko vielu pieaugumu ūdenī un tā ietekme uz atsevišķiem pelaģiskās barības ķēdes līmeņiem.....	30
2.3. Datu statistiskā apstrāde.....	33
3. REZULTĀTI UN TO APSPRIEŠANA.....	35
3.1. Rīgas līča fitoplanktona attīstības sezonālais cikls un daudzgadīgās izmaiņas.....	35
3.1.1. Vides faktoru daudzgadīgās izmaiņas.....	35
3.1.2. Fitoplanktona sezonālā dinamika un daudzgadīgās izmaiņas.....	39
3.1.3. Pavasara sukcesija.....	40
3.1.4. Vasaras sukcesija.....	46

3.2. Upes ienesto, dažādas molekulmasas organisko vielu bioloģiskā pieejamība Rīgas līča piekrastes fitoplanktonam.....	51
3.3. Iesāļu ūdeņu fitoplanktona reakcija uz organisko vielu pieaugumu ūdenī un tā ietekme uz atsevišķiem pelagiskās barības ķēdes līmeņiem.....	59
3.4. Kopsavilkums.....	64
4. SECINĀJUMI.....	68
5. PATEICĪBAS.....	70
6. IZMANTOTĀ LITERATŪRA.....	71
PUBLIKĀCIJAS.....	93

IEVADS

Pelaģiskajā cenožē fitoplanktons ir viens no galvenajiem pirmprodukcijas ražotājiem un, mainoties barības vielu daudzumam ūdenī, mainās arī pirmprodukcija. Savukārt tās izmaiņas būtiski ietekmē gan pelaģiskās, gan bentiskās sabiedrības struktūru dažādos trofiskajos līmeņos, kas galvenokārt izpaužas kā dominējošo sugu nomaiņa un kopējās biomasas pieaugums (Meyer-Reil & Köster, 2000; Cloern, 2001). Dažāda veida eksperimentos ir plaši pētīta fitoplanktona atbildes reakcija, mainoties vides apstākļiem, kuros pārsvarā vērtēta kontrolēta, īslaicīga faktoru ietekme, tādējādi apgrūtinot šo rezultātu pielietošanu ilgtermiņa ekosistēmas pētījumos. Savukārt daudzgadīgās vides monitoringa datu rindas ir vērtīgs materiāls, lai novērtētu antropogēno (galvenokārt eitrofikācijas) ietekmi uz piekrastes ūdeņiem (Duarte u.c. 2009). Palielinoties barības vielu ieplūdei no apdzīvotām un lauksaimniecībā izmantojamajām zemēm, tiek sekmēta fitoplanktona primārās produkcijas veidošanās, līdz ar to biežāki kļūst aļģu masveida attīstības gadījumi – „ziedēšana”. Barības vielu attiecību izmaiņas ūdenī ietekmē fitoplanktona sugu sastāvu un sukcesiju, piemēram, var novērot kramaļģu nomaiņu ar dinoflagelātiem vai cianobaktērijām, kas var būt potenciāli toksiskas apkārtējai videi (Silvia-Santos u.c. 2006; McQuatters-Gollop u.c. 2009). Ar barības vielām pārbagātos ūdeņos tiek sekmēta liela izmēra pavedienveida fitoplanktona attīstība, ko savā uzturā neizmanto mezozooplanktons, tādējādi barības ķēdes efektivitāte ir zema, jo galvenā oglekļa plūsma virzās caur mikrobiālo barības ķēdi un viensūņiem un 70 – 90% oglekļa katrā trofiskajā līmeni tiek zaudēti (Thingstad & Sakshaug 1990). Tādēļ primārās produkcijas izmaiņām, kas radušās eitrofikācijas rezultātā, ir kaskādes efekts uz augstākajiem barības ķēdes līmeņiem (Meyer-Reil & Köster 2000; Cloern 2001).

Pēdējos gadu desmitos arvien vairāk novēro dažādas klimata izmaiņas, paaugstinās gaisa temperatūra, palielinās nokrišņu daudzums un ziemas kļūst siltākas (De Senerpont Domin u.c. 2007). Temperatūras paaugstināšanās un barības vielu pieaugums var sekmēt potenciāli toksisko cianobaktēriju attīstību (Paerl & Huisman 2008). Palielinoties nokrišņu daudzumam, palielinās arī saldūdens ieplūde piekrastes ūdeņos, ar ko kopā ieplūst lielāks daudzums neorganisko un organisko vielu. Sezonāli, vai atsevišķos rajonos, kad novēro neorganisko vielu limitāciju, fitoplanktons spēj izmantot izšķīdušās organiskās vielas (dissolved organic matter - DOM), kas var būt dažādas gan pēc ķīmiskā sastāva, gan molekulmasas (Berman &

Bronk 2003). Ir veikti pētījumi, kā konkrētas organiskās vielas ietekmē fitoplanktona attīstību, vai arī, kā ar upes ūdeņiem ienestās dažādas molekulmasas DOM ietekmē atsevišķas fitoplanktona taksonomiskās grupas (Granéli & Moreira 1990; Maestrini u.c. 1999; Purina u.c. 2004; Fagerberg u.c. 2009; 2010). Taču vēl joprojām trūkst informācijas, kā ar upēm ienestās dabiskas izcelsmes DOM ietekmē piekrastes ūdeņu fitoplanktona sukcesiju.

Fitoplanktons ļoti ātri reaģē uz ūdens ķīmiskā sastāva izmaiņām, tādēļ tā sugu sastāva un daudzuma rādītāji kā svarīgi ūdens kvalitātes indikatori tiek izmantoti arī ES Ūdens struktūrdirektīvā (2008/56/EK). Promocijas darba ietvaros veiktā Rīgas līča daudzgadīgo (1976. – 2008. g.) fitoplanktona monitoringa datu analīze, kā arī eksperimentālie darbi, kas vērsti uz barības vielu izmaiņu ietekmes novērtēšanu, ir nozīmīgs ieguldījums arī direktīvas mērķa sasniegšanā – ūdeņu atbilstībai labam ekoloģiskajam statusam.

Kā ieguldījums Rīgas līča ekosistēmas procesu izpratnē, šī promocijas darba mērķis ir saprast fitoplanktona daudzgadīgās izmaiņas, noteikt tā sukcesiju regulējošos vides faktoros (neorganiskās, organiskās vielas, ūdens temperatūra, stratifikācija un zooplanktona biomasa) un noskaidrot, kā izmaiņas fitoplanktona sugu sastāvā ietekmē barības ķēdi.

Darba aktualitāte

- Pētījumi par Rīgas līča daudzgadīgajiem fitoplanktona datiem ir būtiska sastāvdaļa ES Ūdens struktūrdirektīvas un Jūras stratēģijas pamatdirektīvas sekmīgai ieviešanai Latvijā, nosakot galvenos fitoplanktona cenozes regulējošos vides faktoros, kas ļaus labāk saprast mikroskopisko aļģu atbildes reakciju uz mainītiem vides, galvenokārt barības vielu pieauguma/samazinājuma un temperatūras apstākļiem, kā arī prognozēt iespējamo ietekmi uz citiem barības ķēdes posmiem. Darbā iegūtos rezultātus iespējams izmantot, lai noteiktu ūdens vides stāvokļa indikatorus.
- Upes ienesto izšķīdušo organisko vielu ietekmes pētījums ir nozīmīgs klimata maiņas apstākļos, kuros tiek prognozēta pieaugoša saldūdens plūsma Rīgas līča piekrastē, kas var izmainīt fitoplanktona sabiedrības struktūru, sekmējot kopējās

vai atsevišķu grupu biomasas pieaugumu un tādējādi pasliktinot ūdens kvalitātes rādītājus;

- Pelagiskās barības ķēdes posmu atbildes reakciju noskaidrošana izmainītos neorganisko un organisko vielu koncentrāciju apstākļos ir svarīgs ieguldījums, pētot sateces baseina un jūras mijiedarbību. Šiem abpusējiem procesiem liela uzmanība pievērsta šobrīd visās Baltijas jūras valstīs, īstenojot HELCOM Baltijas jūras rīcības plānu (Baltic Sea Action Plan – BSAP).

Darba mērķis

Noteikt Rīgas līča fitoplanktona struktūras izmaiņas, mainoties ūdens vides faktoriem gan daudzgadīgā aspektā, gan atsevišķos pelagiskās barības ķēdes posmos.

Darba uzdevumi:

1. Analizēt vides faktoru ietekmi uz Rīgas līča daudzgadīgo (1976. – 2008.g.) fitoplanktona struktūras dinamiku.
2. Eksperimentāli pārbaudīt upes ienesto, dažādas molekulmasas izšķīdušo organisko vielu ietekmi uz Rīgas līča piekrastes fitoplanktonu.
3. Eksperimentāli noskaidrot iesāļu ūdeņu fitoplanktona reakciju uz neorganisko, organisko vielu pieaugumu ūdenī un tā ietekmi uz atsevišķiem pelagiskās barības ķēdes līmeņiem.

Darba novitāte

- Pirmo reizi kopš datu ieguves sākuma 1976. gadā veikta daudzpusīga Rīgas līča daudzgadīgo fitoplanktona biomasas un sugu struktūras datu analīze saistībā ne tikai ar vides hidroķīmiskajiem, bet arī ar hidroloģiskajiem un hidrobioloģiskajiem faktoriem. Pirmo reizi atklāts, ka darbojas divi neatkarīgi fitoplanktona struktūru noteicošie mehānismi, kas ietekmē divu funkcionālo grupu veidošanos: 1) samazinoties ziemas - pavasara DIN/DIP attiecībai, tiek sekmēta kramaļģu nomaiņa ar slāpekli fiksējošām pavedienveida cianobaktērijām un 2) temperatūra nosaka zaļāļģu pārsvaru pār dinoflagelātiem - temperatūrai paaugstinoties virs 15,5 °C, dinoflagelātu biomasa nepieaug un paliek nemainīga.
- Eksperimentālo pētījumu rezultātā pirmo reizi konstatēts, ka cianobaktērijas *Merismopedia* spp. spēj uzņemt dažādas molekulmasas organiskās vielas. Kā

jaunums minams atklājums, ka rudens fitoplanktona cenozes attīstībā organiskās vielas varētu būt nozīmīgs papildinājums neorganiskajām vielām, jo arī kramaļģu sugas pozitīvi reaģēja uz mazas un lielas molekulmasas organiskajām vielām.

- Pārbaudīta pretrunīga hipotēze par pieaugošas upju noteces ietekmi piekrastes ūdeņos. Ar oglekli bagātās ieplūstošās upes varētu sekmēt oligotrofikāciju un produktivitātes samazināšanos visos trofiskajos līmeņos, nevis veicināt pirmprodukcijas pieaugumu, kā uzskatīts iepriekš.

Tēzes

Biogēnu koncentrācijas un to attiecības ūdenī nav vienīgie galvenie fitoplanktona attīstību noteicošie faktori.

Fitoplanktons spēj izmantot dažādas molekulmasas izšķīdušās organiskās vielas un pastāv sugas, kam ir selektīva pieeja šo vielu izmantošanā.

Palielinoties neorganisko barības vielu slodzēm, pieaug fitoplanktona un baktēriju produktivitāte, bet pieaugot organisko vielu daudzumam, produktivitāte var samazināties.

Barības ķēdes efektivitāte ir atkarīga no fitoplanktona šūnu izmēriem un ķēdes posmu daudzuma.

Pētījuma iestrāde un aprobācija

Promocijas darbā izmantoti monitoringa novērojumu rezultāti no 1976. gada līdz 2008. gadam, autores ieguldījums, sākot no 1996. gada. Eksperimentālie darbi veikti Zviedrijā, Umeå Universitātes jūras pētniecības centrā 2004. gadā un Latvijas Hidroekoloģijas institūtā 2006. un 2007. gadā. Daudzgadīgo monitoringa datu analīze veikta „Marie Cure Training Sites – Human Potential” programmas ietvaros Dānijā, Nacionālajā vides pētniecības institūtā Roskildē 2005. gadā. Autore piedalījies eksperimentu veikšanā un fitoplanktona, hlorofila *a* paraugu apstrādē un analīzē. Galvenie pētījumu rezultāti atspoguļoti 3 publikācijās un 2 manuskriptos. Par darba galvenajiem rezultātiem ziņots 11 starptautiskās un 5 Latvijas mēroga konferencēs.

Disertācijas nozīmīgākie rezultāti publicēti:

- I **Jurgensone I.**, Carstensen J., Ikauniece A., Kalveka B. 2011. Long-term changes and controlling factors of phytoplankton community in the Gulf of Riga (Baltic Sea). *Estuaries and Coasts* 34: 1205-1219
- II **Jurgensone I.**, Aigars J. 2011. Bioavailability of riverine dissolved organic matter to phytoplankton in the Gulf of Riga (Baltic Sea). Iesniegts *Estuarine, Coastal and Shelf Science*
- III Andersson A., **Jurgensone I.**, Simonelli P., Bignert A., Berglund J., Karlsson J., Dahlgren K., Larsson P., Lundberg E. 2011. „Humic water discharge counteracts eutrophication in recipient seawater” Iesniegts *OIKOS, A Journal of Ecology*
- IV Olenina I., Wasmund N., Hajdu S., **Jurgensone I.**, Gromisz S., Kownacka J., Toming K., Vaiciūtė D., Olenin S. 2010. Assessing impacts of invasive phytoplankton: The Baltic Sea case, *Marine Pollution Bulletin*. *Marine Pollution Bulletin* 60: 1691-1700
- V Jaanus A., Hajdu S., Andersson A., Kaitala S., Kaljurand K., **Ledaine I.**, Lips I., Olenina I. 2006. Distribution patterns of isomorphic cold-water dinoflagellates (*Scrippsiella/ Woloszynskia* complex) causing ‘red tides’ in the Baltic Sea. *Hydrobiologia* 554: 137-146

Citas publikācijas:

1. Ikauniece, A., Aigars, J., Kalveka, B., Jermakovs, V., **Jurgensone I.** 2009. Ecosystem changes and possible management solutions in the Eastern Baltic Sea – effort of Latvian KALME, ICES CM/G:13
2. Olenina I., Hajdu S., Wasmund N., **Jurgensone I.**, Gromisz S., Kownacka J., Toming K., Olenin S. 2009. Impacts of invasive phytoplankton species on the Baltic Sea ecosystem in 1980-2008. HELCOM Indicator Fact Sheets 2008. Online.
07.09.2009, http://www.helcom.fi/environment2/ifs/ifs2009/en_GB/InvasivePhytoplanktonSpecies/
3. Hajdu S., Hällfors S., Gromisz S., Skjevik A.T., Busch S., Kownacka J., **Jurgensone I.**, Olenina I., Huseby S., Andersson A., Wasmund N., Jaanus A.,

- Hällfors G., Rintala J.-M., Majaneva M., Blomster J. 2008. Unusual phytoplankton events during winter-spring 2007-2008. Indicator Fact Sheets 2008. Online., HELCOM 28.8.2008, http://www.helcom.fi/environment2/ifs/en_GB/cover/
4. Ikauniece A., Kalveka B., **Jurgensone I.**, Jermakovs, V. Aišpure G., Ceitlina M., Fedoroviča D. 2008. Returning to the Baltic Proper: More Questions than Answers? IEEE, ISBN 978-1-4244-2268-5
 5. Jaanus A., Andersson A., Hafdu S., Huseby S., **Jurgensone I.**, Olenina I., Wasmund N., Toming K. 2007. Shift in the Baltic Sea summer phytoplankton communities in 1992 – 2006. Indicator Fact Sheets 2007. Online, HELCOM. 3.9.2007, http://www.helcom.fi/environment2/ifs/en_GB/cover/
 6. Olenina I., Hajdu S., Andersson A., Wassmund N., Busch S., Göbel J., Gromisz S., Husebey S., Huttunen M., Jaanus A., Kokkonen P., **Ledaine I.**, Niemkiewicz E. 2006. Biovolumes and size-classes of phytoplankton in the Baltic Sea. HELCOM Balt. Sea Environ. Proc. No. 106, 144 lpp.
 7. Kalveka B., Jaanus A., **Ledaine I.** 2002. Structure and function of the pelagic ecosystem – phytoplankton in the Gulf of Riga. Baltic Sea Environment Proceedings No. 82B, Environment of the Baltic Sea area 1994-1998, Helsinki Commission: 91-92

Par pētījumu rezultātiem ziņots konferencēs:

1. **Jurgensone I.**, Carstensen J., Ikauniece A., Kalveka B. Long-term changes and controlling factors of phytoplankton community in the Gulf of Riga (Baltic Sea). 8th Baltic Sea Science Congress. 22-26 August 2011, St. Petersburg, Krievija
2. Aigars J., Poikāne R., Jansons M., **Jurgensone I.** Klimata un antropogēnās ietekmes loma smago metālu dinamikā. LU 69. Konference, 2011. gada 4. februāris, Rīga, Latvija
3. **Jurgensone I.**, Karstensen J., Ikauniece A., Kalveka B. Rīgas līča fitoplanktona cenozes daudzgadīgās (1976-2008) izmaiņas un tās noteicošie vides faktori. LU 69. Konference 2011. gada 25. februāris, Rīga, Latvija

4. Ikauniece A., Aigars J., Kalveka B., Jermakovs V., **Jurgensone I.** Ecosystem changes and possible management solutions in the Eastern Baltic Sea – effort of Latvian KALME. ICES Annual Science Conference. 21-25 September 2009, Berlin, Germany, <http://www.ices.dk/>
5. Andersson A., **Jurgensone I.**, Sinonelli P., Karlsson J., Lindell K., Larsson P., Båmsted U. Effect of increasing load of allochthonous organic carbon and inorganic nutrients on the efficiency of a marine pelagic food web. 7th Baltic Sea Science Congress. 17-21 August 2009, Tallinn, <http://www.bssc2009.org/>
6. Ikauniece A., Aigars J., Kalveka B., Jermakovs V., **Jurgensone I.** Marine environmental processes and biodiversity variation in the light of climate change – results of the Latvian National research programme KALME. 7th Baltic Sea Science Congress. 17-21 August 2009, Tallinn, Estonia, <http://www.bssc2009.org/>
7. Aigars, J., **Jurgensone, I.** Bioavailability of river dissolved organic material to phytoplankton in the Gulf of Riga, Baltic Sea. ASLO, Aquatic Sciences Meeting. 25–30 January 2009, Nice, France, <http://www.aslo.org/meetings/nice2009/>
8. Hällfors S., Hajdu S., Rintala J.-M., Majaneva M., Gromisz S., Skjevik A.-T., Busch S., Kownacka J., **Jurgensone I.**, Olenina I., Huseby S., Wasmund N., Jaanus A., Hällfors G., Blomster J. A prolonged and exceptional *Chrysochromulina polylepis* (*Prymnesiophyceae*) bloom in the Baltic Sea during winter and spring 2007 – 2008. The 13th international conference on harmful algae 2008 (XIII HAB 2008), 3-7 November 2008, Hong Kong, http://www.helcom.fi/environment2/ifs/en_GB/cover/
9. Aigars, J., Müller-Karulis B., Jermakovs V., **Ledaine I.** Response curves for ecological class boundary definition the Gulf of Riga case study. 6th Baltic Sea Science Congress. 19-23 March 2007, Rostock, Germany
10. **Ledaine I.**, Kalveka B. Fitoplanktona biomasas un hlorofila a sakarības ar biogēniem Rīgas līcī 1996-2005. g.. LU 64 konference, 2006. gada 10. februāris, Rīga, Latvija

11. **Ledaine I.**, Development of potentially toxic *Cyanobacteria Aphanizomenon flos-aquae* and *Nodularia spumigena* in the Gulf of Riga during 1997 – 2004. International Conference organized under the auspices of Centre of Excellence for Baltic Development, Education and Research BALTDER. Hazardous algae – a problem for modern ecology, 18-19 May 2005, Gdansk, Poland
12. Poikane R., Aigars J. **Ledaine I.** Phytoplankton spring bloom impact to iron and manganese geochemistry in the surface sediments (nepheloid layer) of the Gulf of Riga (The Baltic Sea). 9th International Estuarine and Biogeochemistry Symposium. 7–11 May, 2006, Warnemünde, Germany
13. Aigars J., Poikāne R., **Ledaine I.** Seasonal pelagic-benthic interactions in shallow temperate ecosystem of Baltic Sea, with emphasis to biogenic silica ASLO. 19-24 June 2005, Santiago de Compostella, Spain, www.aslo.org/santiago2005
14. Ikauniece A., Kalveka B., **Ledaine I.** Fitoplanktona struktūras un zooplanktona sekmju sakarības Rīgas līcī. LU 61 konference. 2003. gada 14. februāris, Rīga, Latvija
15. Andrušaitis A., Aigars J., **Ledaine I.**, Poikāne R., Suse I. Suspendētās organiskās vielas producēšana un sedimentācija Rīgas līcī. LU 60. konference, 2002. gada 30. janvāris Rīga, Latvija
16. Kalveka B., **Ledaine I.** The effects and mechanisms of annual phytoplankton dynamics at the high-frequency sampling station of the Gulf of Riga. 16th Baltic Marine Biologists Symposium. 21-26 June 1999, Klaipeda, Lithuania

Darbs izstrādāts sekojošu projektu ietvaros:

2010. – 2011. (ESF) „Atbalsts doktora studijām Latvijas Universitātē”.

2004. – 2007. (ESF, 04/142/5) „Doktorantu un jauno zinātnieku pētniecības darba atbalsts Latvijas Universitātē”.

2005. (EU Marie Curie Training Sites – Human Potential) „Centre for Research and Monitoring (CREAM)”.

2004. – 2006. (Swedish Research Council for Environment, Agricultural Sciences and Spatial Planning, 21.0/2004-0376) „Effect of increased inflow of organic material on marine food webs”.

2005. – 2007. (LZP, 05.1516) „Upju ienestā materiāla N, P, Si un smago metālu bioloģiskās pieejamības izpēte”.

2010 - 2014. Ecosystem dynamics in the Baltic Sea in a climate change perspective. ECOCHANGE. Swedish strategic research program.

Latvijas jūras monitorings – dažādi finansējuma avoti.

1. LITERATŪRAS APSKATS

1.1. Fitoplanktona attīstību galvenie noteicošie vides faktori

Literatūrā visbiežāk minētie faktori, kā barības vielu daudzums ūdenī, gaisma, ūdens sāļums, ūdens masu stabilitāte, temperatūra, invazīvās sugas, zooplanktona izēšana - ietekmē fitoplanktona sukcesiju gan atsevišķi, gan kombinējoties, savukārt klimata izmaiņas var radīt pārmaiņas kādā no tiem. Tādēļ šajā nodaļā iepriekšminētie faktori nav raksturoti atsevišķi, bet minēti raksturīgākie piemēri, par to tiešu ietekmi uz fitoplanktona attīstību.

Piekrastes ūdeņu eitrofikācija ir kļuvusi par nozīmīgu problēmu visā pasaulē (Cloern 2001). Barības vielu pieaugumam ūdens ekosistēmā var izdalīt divu veidu savstarpēji saistītu ietekmi uz primāro produkciju: 1) ievērojami tiek veicināta fitoplanktona augšana, atsevišķos gadījumos, mainoties fitoplanktona struktūrai – veicinot oportunistisku vai toksisku sugu attīstību, 2) gaismas apstākļu pasliktināšanās un organiskās vielas nogulsnešanās bentiskajā zonā (Carstensen u.c. 2007; McQuatter-Gollop 2009). Izmaiņas sauszemes izmantošanā - lauksaimniecībā, mežsaimniecībā - var palielināt **neorganisko (slāpekļa – nitrogen - N, fosfora – phosphorus - P) vielu pieejamību**, bet vienlaicīgi nepieaugot silīcija (Si) daudzumam, tiek mainītas **biogēno vielu attiecības ūdenī**, kā rezultātā mainīsies fitoplanktona sukcesija. Barības vielu limitācijai piekrastes ūdeņos var būt sezonāls raksturs, atkarībā no barības vielu ieplūdēm no sauszemes var novērot slāpekļa vai fosfora limitāciju (Vuorio u.c. 2005; Howart un Marino 2006). Dažās ekosistēmās, piemēram Melnajā jūrā, pieaugot N:P attiecībai un samazinoties Si koncentrācijām, kramaļģes nomaina dinoflagelāti un pieaug potenciāli toksisko cianobaktēriju un haptofītaļģu īpatsvars (Bodeanu u.c. 2004), savukārt Ziemeļjūrā, pieaugot Si pieejamībai, ievērojami palielinājies kramaļģu pārsvars pār citām taksonomiskajām grupām (McQuatters-Gollop u.c. 2007). Floridas šelfā, pieaugot amonija koncentrācijām, tiek sekmēta zaļaļģu, eglēnaļģu, haptofītaļģu un dinoflagelātu attīstība (Heil u.c. 2007). Arī Baltijas jūrā gan eksperimentāli, gan vides monitoringa ietvaros ir plaši pētītas fitoplanktona atbildes reakcijas uz barības vielu izmaiņām ūdenī (Lignell u.c. 2003; Kangro u.c. 2007; Lagus u.c. 2007). Papildus neorganisko barības vielu pievienošana eksperimenta sērijās stimulēja visbiežāk sastopamo - kramaļģu, zaļaļģu un maza izmēra autotrofo vicaiņu - fitoplanktona taksonomisko

grupu augšanu (Vuorio u.c. 2005; Andersson u.c. 2006). Augstas P vērtības, N:P attiecība, kas parasti zemāka par Redfilda attiecību, sekmēja slāpekli fiksējošo cianobaktēriju attīstību (Kangro u.c. 2007; Vahtera u.c. 2007), tādā veidā norādot, ka barības vielu pieaugums un to attiecību maiņa var stimulēt primārās produkcijas palielināšanos un specifisku fitoplanktona sugu/grupu attīstību. Arī vides monitoringa pētījumi Baltijas jūrā liecina, ka samazinoties N:P attiecībai un remineralizācijas procesos pieaugot P pieejamībai, arvien biežāk tiek novērota cianobaktēriju „ziedēšana” (Kahru u.c. 2000; Vahtera u.c. 2007). Rīgas līča dienvidu daļā, kur ar saldūdeņiem ieplūst vairāk neorganiskās barības vielas, novērotas augstākas fitoplanktona biomasas, bet zemā N:P attiecība vasaras periodā sekmējusi cianobaktēriju, galvenokārt *Aphanizomenon flos-aquae* pastiprinātu attīstību (Seppälä un Balode 1999).

Ar saldūdeņiem piekrastes ekosistēmās ieplūst ne tikai neorganiskās, bet arī dažāda veida organiskās barības vielas. Pēdējās divās desmitgadēs Eiropas un Ziemeļamerikas upēs pieaug sauszemes izcelsmes **izšķīdušo organisko vielu (dissolved organic matter - DOM) daudzums**, ko var saistīt ar augsnes sastāva izmaiņām, tai kļūstot skābākai, vai arī klimata izmaiņām (Evans & Monteith 2001; Hejzlar u.c. 2003; Findlay 2005; Evans u.c. 2006). Palielinoties nokrišņu daudzumam, ar saldūdeņiem piekrastes ūdeņos vairāk var ieplūst dažādas molekulmasas, ķīmiskā satura un iedarbības DOM (Amon & Benner 1996; Granéli u.c. 1999; Berman & Bronk 2003). No kopējā slāpekļa (total nitrogen - TN) daudzuma, kas ieplūst ar upēm, aptuveni 70% veido izšķīdušais organiskais slāpeklis (dissolved organic nitrogen - DON), savukārt kopējais fosfors (total phosphorous - TP) satur aptuveni 74% neorganisko izšķīdušo fosforu (dissolved inorganic phosphorous - DIP) (Meybeck 1982; Laznik u.c. 1999; Stålnacke u.c. 1999). DON daudzums TN sastāvā Rīgas līcī variē atkarībā no sezonas, ziemas periodā tas var būt 50%, vasarās līdz 70%, bet DOP īpatsvars TP sastāvā variē no 20% janvārī līdz 53% jūlijā (Andrusaitis u.c. 1995). Jūras un piekrastes ūdeņos, īpaši vasaras sezonā, kad DIN koncentrācijas ir zemas, aļģu grupai, kas spēj izmantot DON, tas kļūst par svarīgu slāpekļa avotu (Granéli & Moreira 1990; Maestrini u.c. 1999; Berg u.c. 2003; Boyer u.c. 2006). Daži pētījumi norāda, ka Rīgas līcī, īpaši dienvidaustrumu piekrastē, pavasara fitoplanktona „ziedēšanu” ierobežo fosfors (Maestrini u.c. 1997, Yurkovskis u.c. 1999, Pöder u.c. 2003), bet vairākums secina, ka fitoplanktona pavasara un vasaras „ziedēšanu”

pārsvārā limitē slāpeklis ar pavasarī iespējamu silīcija limitēšanu kramaļģēm (Balode u.c. 1998; Maestrini u.c. 1999; Olli & Heiskanen 1999; Tamminen & Seppälä 1999). Tādējādi ir acīmredzami, ka Rīgas līča fitoplanktonam organiskais slāpeklis ir nozīmīgs barības vielu avots (Purina u.c. 2004.).

DOM bioloģiskā pieejamība varētu būt atkarīga no šo vielu molekulmasas un pastāv uzskats, ka planktona organismiem mazas molekulmasas DOM ir vieglāk patērējamas nekā lielas (Amon & Benner 1996). DON ir nosacīti sadalīts lielas (> 1 kDa) un mazas molekulmasas organiskajās vielās (< 1 kDa) (Berman un Bronk 2003). Lielas molekulmasas DON galvenokārt satur proteīnus, nukleīnskābes un humusa vielas, bet mazas – urīnvielas, peptīdus, izšķīdušās aminoskābes, amino cukurus, purīnus, piramidīnus, dažāda veida amīdus un citas mazmolekulāras vielas (Antia u.c. 1991; Berman & Bronk, 2003). Bioloģiski pieejamā DON daudzums dažādos reģionos var būtiski atšķirties, piemēram, Zviedrijas dienvidu daļā tas ir 2 – 16%, kur upju sateces baseinu galvenokārt veido mitrāji (Stepanauskas u.c. 1999), bet Hudsonas un Delavares upēs Amerikā – 40 – 80% (Seitzinger & Sanders 1997). Baltijas jūrā bioloģiski pieejamā DON daudzums variē no 8 – 72% (Stepanauskas u.c. 2002).

Vairākos eksperimentos ir pētīta fitoplanktona spēja izmantot lielas un mazas molekulmasas DON, kā izcelsmes avotu izmantojot urīnvielu, dažāda veida aminoskābes un humusa vielas (Carlsson u.c. 1995; Panosso & Granéli 2000; Boyer u.c. 2006). Ir pierādīts, ka dažādas aļģu grupas, piemēram, cianobaktērijas (Gilbert u.c. 2004), kriptofītaļģes (Berg u.c. 2003), hrizofītaļģes (Gobler u.c. 2004), kramaļģes (Peers u.c. 2000) un dinoflagelāti (Granéli & Moreira 1990) spēj izmantot dažādas izcelsmes slāpekli. Eksistē arī pētījumi, kas parāda, ka lielas molekulmasas DON var ietekmēt kramaļģu un dinoflagelātu augšanu (Purina u.c. 2004; Fagerberg u.c. 2009; 2010). Eksperimentāli atklāts, ka Baltijas jūrā, vienīgā sastopamā invazīvā, potenciāli toksiskā dinoflagelāta *Prorocentrum minimum* (DAISIE 2009) biomasa ievērojami pieauga gan eksperimenta sērijā, kam pievienotas humusa vielas un fosfāti, gan arī bagātinājumos ar humusa vielām un neorganisko N (Granéli u.c. 1985).

Jaunas sugas ieceļošana var ietekmēt gan fitoplanktona sabiedrību, gan ekosistēmas funkcionēšanu un pat cilvēka veselību. *P. minimum* kā potenciāli toksiska suga var producēt hepatotoksīnus un vēžveidīgo organismu caureju izraisošo toksīnu,

kas nokļūstot barības ķēdē, var negatīvi iespaidot dzīvnieku un cilvēku veselību (Grzebyk u.c. 1997). Dinoflagelātam savairojoties Japānā un Meksikas ūdeņos, masveidā gāja bojā vēžveidīgie organismi (Nakazima 1965; Smith 1975; Okaichi & Imatomi 1979). Savukārt Česapīkas līcī tas „ziedēšanas” laikā bieži iekrāso ūdeni sarkanīgi brūnā krāsā un rada situācijas, kad ūdenī ir zems skābekļa saturs vai skābekļa deficīts, kā rezultātā iet bojā zivis, vēžveidīgie un augi (EPA 2003). Baltijas jūrā *P. minimum* „ziedēšanas” laikā izteikta toksiska iedarbība uz apkārtējo vidi nav novērota (Hajdu u.c. 2005). Aļģei masveidā savairojoties, var tikt kavēta citu vietējo fitoplanktona sugu attīstība. Piemēram, eksperimentāli pierādīts, ka *P. minimum* nomāc kramaļģes *Skeletonema costatum* augšanu, kas novērotas arī Baltijas jūrā (Heil u.c. 2005; Pertola 2006; Hu u.c. 2011).

Dinoflagelāts, kas Baltijas jūrā, sākot no 1981. g. pakāpeniski ieceļojis no Ziemeļjūras, vai arī ievests ar kuģu balasta ūdeņiem (Hajdu u.c. 2005, Olenina u.c. 2010) ir sastopams regulāri vasaras otrajā pusē un rudens sākumā. Nav zināmi vides apstākļi, kas ļauj *P. minimum* sekmīgi attīstīties dažādos Baltijas jūras reģionos, jo tam raksturīga plaša sāļuma (0,7 – 17 PSU) un temperatūras (2,7 – 26,5 °C) tolerance, vislielāko šūnu skaitu sasniedzot pie 10 °C (Tyler & Seliger 1981; Grzebyk & Berland 1996; Hajdu u.c. 2005). Tas liecina, ka sāļums un temperatūra nav galvenie sugas attīstību limitējošie faktori. Viens no iespējamiem skaidrojumiem, kādēļ šī suga ir veiksmīgi pielāgojusies augšanai dažādos Baltijas jūras reģionos ir tas, ka *P. minimum* ir mikсотроfs organisms (Stoecker u.c. 1997), kas spēj izmantot organisko un neorganisko slāpekli un pieaug vidē ar augstām kopējo biogēnu koncentrācijām, līdz ar to eitrofikācijas palielināšanās var pozitīvi ietekmēt šīs sugas attīstību (Granéli u.c. 1985; Hajdu u.c. 2005; Pertola u.c. 2005).

Barības vielām pārbagātās – duļķainās ekosistēmās, piemēram, Sanfrancisko līcī (Cloern 2001), Delavēras (Harding u.c. 2002) un Tagus (Gameiro & Brotas 2010) upju grīvās, viens no galvenajiem fitoplanktona augšanu ierobežojošiem faktoriem ir **gaisma**. Fitoplanktona attīstībai nepietiekamus gaismas apstākļus Baltijas jūrā un Rīgas līcī var novērot pavasarī un rudenī, kad vēja iedarbības rezultātā ūdens masas tiek sajauktas un ūdens kļūst duļķains (Andersson u.c. 1996; Wasmund u.c. 1998).

Piekrastes ūdeņos, kur ieplūst upes, svarīgs mikroskopisko aļģu regulējošs faktors ir arī **ūdens sāļums**. Dažādos Baltijas jūras rajonos veiktā klāsteranalīze norāda, ka

sāļums ir svarīgs faktors kramaļģu un cianobaktēriju attīstībā (Gasiūnaitē u.c. 2005). Baltijas jūras dienvidaustrumu piekrastē četru upju (Odera, Vistula, Nemūnas un Daugava) grīvās analizētās fitoplanktona biomasas un sugu sastāva izmaiņas atkarībā no sāļuma gradienta (Wasmund u.c. 1999) parāda, ka sāļumam pieaugot virs 7 PSU, sugu sastāvā ievērojami samazinās vai vispār nav novērotas zaļāļģes, lielākā daļa cianobaktēriju un atsevišķas kramaļģu sugas, jo iespējams, ka osmotiskā stresa rezultātā tās nogrimst (Sellner u.c. 1988). Līdzīgi novērojumi Kuršu lagūnā liecina, ka pakāpeniski pieaugot sāļumam, samazinās fitoplanktona, īpaši kramaļģu, biomasa (Jaanus u.c. 2011). Rīgas līcī sāļuma ietekme ir pārāk zema, lai konstatētu būtiskas izmaiņas sugu sastāvā, tomēr, sāļumam pieaugot virs 5 PSU, vasarā varētu novērot dinoflagelātu, galvenokārt *Dinophysis acuminata*, pārsvaru pār citām aļģu sugām (Gasiūnaitē u.c. 2005).

Arī **ūdens masu stabilitāte** ir svarīgs fitoplanktona sukcesijas regulējošs faktors. Nekustīgajām (galvenokārt kramaļģēm) un kustīgajām (vicaiņiem) aļģēm ir dažādas vides prasības. Kramaļģes labāk attīstās vēja iedarbībai pakļautā, sajauktā ūdenī, jo tad tās ilgāk var noturēties eifotiskajā zonā un nenogrimt, turpretī vicaiņiem piemērotāks ir noslāņots ūdens, tad tie spēj pārvietoties uz to attīstībai optimālākiem dziļumiem (Wasmund u.c. 1998.) Arī dažām cianobaktērijām ir raksturīga peldspēja, tās var koncentrēties konkrētos dziļumos un arī to attīstībai labvēlīgāks ir mierīgs un noslāņots ūdens slānis (Thamm u.c. 2004). Kā svarīgāki, salīdzinot ar barības vielu pieejamību ūdenī, pavasara „ziedēšanas” sākuma regulējoši faktori tiek uzskatīti pietiekama gaismas intensitāte un ūdens masu stratifikācija (Smetacek & Passow 1990). Baltijas jūrā, pavasarī, kad ieplūst saldūdeņi, novēro ūdens noslāņošanos. Virsējam slānim uzsilstot, tas vēja ietekmē tiek iejaukts dziļākajos slāņos un temperatūras gradients darbojas kā signāls fitoplanktona pavasara attīstības sākumam (Eilola & Stigebrandt 1998; Stipa & Vepsäläinen 2002). Gados pēc siltām ziemām, mierīgos laikapstākļos, pirms termoklīna izveidošanās novēro dinoflagelātu pārsvaru pār kramaļģēm (Heiskanen 1998; Hajdu 2002).

Piekrastes ūdeņu pelaģisko sabiedrību ietekmē ne tikai eitrofikācija, bet arī **klimate izmaiņas**, tādas kā temperatūras paaugstināšanās, izmaiņas nokrišņu daudzumā un režīmā, kā rezultātā atsevišķos rajonos var novērot siltākas ziemas, agrākus pavasarus un arvien biežāk neraksturīgus, ekstrēmus laika apstākļus (De Senerpont Domis u.c. 2007). Visā pasaulē tiek plaši pētīta klimata izmaiņu ietekme uz

jūras ekosistēmām gan okeānos, gan jūrās, piemēram, Atlantijas, Klusā okeāna ziemeļu daļā (Hare & Mantua 2000; Chiba u.c. 2008), Baltijas jūrā (Hakanson & Lindgren 2008), Ziemeļjūrā (Weijerman u.c. 2005), lai raksturotu sakarības, kas radušās ilglaicīgu klimatisko apstākļu izmaiņu rezultātā, kuras izteiktas Klusā okeāna desmitgadēs vai Ziemeļatlantijas svārstībās (NAO). Ziemeļjūrā, pretēji kramaļģēm, kuru „ziedēšanas” laiks kopumā nav mainījies, ievērojami ātrāk sākusies dinoflagelātu un zooplanktona attīstība pavasarī (Edwards & Richardson 2004), savukārt Helgolandē izmainījies kramaļģu pavasara „ziedēšanas” laiks un siltajos gados tā sākas vēlāk (Wiltshire u.c. 2008). Baltijas jūrā gados ar augstām NAO indeksa vērtībām (NAOI) ievērojami pieaug nokrišņu daudzums un attiecīgi palielinās saldūdens ieplūde (Hänninen u.c. 2000). Analizējot Pērnavas līča daudzgadīgos datus, konstatēta sakarība starp ziemas (auksta vai silta) apstākļiem un NAOI (Kotta u.c. 2004). Gados ar augstākām NAOI vērtībām novēroti labāki gaismas apstākļi (neliels mākoņu daudzums), kas liecina par sausākas sezonas dominēšanu (mazāk nokrišņu) pēc siltām ziemām. Tādējādi agrāk paaugstinās ūdens temperatūra, kā rezultātā ātrāk un intensīvāk var noritēt pavasara „ziedēšana” un pagarināties fitoplanktona attīstības produktīvā fāze. Arī Somu līcī (Janssen u.c. 2004) cianobaktēriju attīstības intensitāte vasarā tiek saistīta ar NAOI. Ziemās ar augstu NAOI novēro stipru vēju un bezledus apstākļus, kā rezultātā ūdens tiek dziļi samaisīts un vairāk ūdens tiek iejaukts no dziļākajiem slāņiem, nodrošinot papildus DIP koncentrācijas, kas varētu sekmēt cianobaktēriju attīstību. Tāpat **temperatūras paaugstināšanās** sekmē cianobaktēriju un zaļāļģu attīstību, jo tās labāk aug, kad ūdens ir siltāks un tam raksturīga virsējā ūdens slāņa stratifikācija (Paerl & Husiman 2008, Jaanus u.c. 2011). Savukārt intensīvā pavedienveida aļģu attīstība var mainīt enerģijas plūsmu barības ķēdē, jo cianobaktērijas ir zemākas kvalitātes barība bezmugurkaulniekiem, tāpēc **izmainās trofiskās attiecības pelaģiskajā barības ķēdē** (Husiman u.c. 2004; Paerl & Husiman 2008). Šīs izmaiņas ir plaši pētītas saldūdeņos, piemēram, kā pastiprinātas nozvejas rezultātā tiek mainīta fitoplanktona attīstības kontrole no augstākajiem trofiskajiem līmeņiem (top - down control) (Jacson u.c. 2001). Izslēdzot barības ķēdes augšējos posmus – zivis, kas barojas ar zooplanktonu, pieaug airkājvēžu skaits, kuri pastiprināti izēd fitoplanktonu (Casini u.c. 2009). Ievērojamas fitoplanktona biomasas izmaiņas novērotas Sanfrancisko līcī, kas tiek saistītas ar kaskādes veida izmaiņām, mainoties bentiskajiem patērētājiem (Cloern u.c. 2007).

1.2. Jūras barības ķēdes struktūra un funkcionēšanas mehānismi

Pelaģiskās barības ķēdes struktūra galvenokārt veidojas atbilstoši organismu izmēru grupām - lielāks plēsējs barojas ar mazākiem upuriem (Wikner & Hagström 1988; Jennings u.c. 2002; Samuelsson & Andersson 2003). Pašas mazākās izmēru daļiņas, ko var patērēt plēsējs, ir aptuveni 100 reizes mazākas, taču gan fiziski, gan fizioloģiski tas ir neefektīvi. Tāpēc tradicionālā izmēru attiecība starp upuri un plēsēju ir 1:10, bet masas vienībās plēsējs ir no vienas līdz trīs reizēm lielāks par upuri (Reuman & Cohen 2004). Tomēr literatūrā ir arī minēti piemēri, ka pelaģiskie mikroorganismi (dinoflagelāti) var uzņemt par saviem izmēriem lielākas daļiņas (Sherr & Sherr 2002).

Visi pelaģiskie organismi tradicionāli tiek iedalīti četrās izmēru klasēs, piko- (0,2 – 2 μm), nano- (2 – 20 μm), mikro- (20 – 200 μm) un mezoplanktons (> 200 μm) un katra šī klase shematiski tiek uzskatīta par atsevišķu trofisko līmeni barības ķēdē (Fenchel 1988). Pikoplanktona frakcija sastāv no heterotrofajām baktērijām, viensūnas cianobaktērijām un sīku izmēru fototrofiem eikariotiem. Visi šie organismi ir mikrobiālās barības ķēdes galvenie primārās produkcijas ražotāji. Heterotrofie viensūņi (vicaiņi) un neliela izmēra ciliāti veido nanoplanktona frakciju un ir galvenie pikoplanktona patērētāji (Caron u.c. 1999; Weisse 2002). Savukārt mikroplanktons - heterotrofie un miksotrofie dinoflagelāti un ciliāti - patērē nanoplanktonu (Weisse 1991; Gasol u.c. 1995). Arī virpotāji un mezozooplanktons (kladoceras un airkājvēži) izmanto nanoplanktonu, jo pikoplanktons ir pārāk mazs (Merrell & Stoecher 1998; Vargas & Gonzales 2004; Lehtinen u.c. 2010). Protams, dabā nav tik strikts izmēru sadalījums, ko mikroorganismi patērē, jo tie var izmantot organismus, kas ir tādā pašā izmērā vai pat lielāki (Sherr & Sherr 2002). Tāpat katru šo organismu izmēru klasi teorētiski nevar uzskatīt par atsevišķu pelaģiskās barības ķēdes trofisko posmu, jo, piemēram, nanoplanktona frakcijā var izdalīt vairāk kā četrus trofiskos līmeņus (Rassoulzadegan & Shekdon 1986; Wikner & Hagström 1988; Calbet u.c. 2001). Kopumā, neatkarīgi no tā, cik daudz pelaģiskajā barības ķēdē ir trofisko līmeņu, galvenā vielu plūsma notiek caur šo dažādo izmēru trofiskajiem posmiem ar nosacījumu, ka organismi būs aptuveni par kārtu lielāki (Reuman & Cohen 2004).

Savstarpējā mijiedarbība starp organismiem ir vērsta uz leju pa trofiskajiem līmeņiem, tādējādi veidojot lineāro barības ķēdi, kurā pieejamie resursi ir limitēti. Kontrolējošie faktori (resursi vai plēsēji) dažādos ķēdes posmos var mainīties, līdz ar to, palielinoties produktivitātei, pieaug arī barības ķēdes garums (Thingstad & Sakshaug 1990; Steiner 2001). Pastāv arī kaskādes veida trofiskās mijiedarbības (Persson 1999), piemēram, pelaģiskā sistēmā izslēdzot plēsīgās zivis, pieaug planktonēdāju zivju daudzums, samazināsies zooplanktona biomasa un palielināsies fitoplanktona biomasa - ir izteikti redzama plēsēja limitācija visos posmos (Mikola & Setälä 1998). Jebkurā ūdens sistēmā pelaģiskās ķēdes struktūra un funkcijas ir atkarīgas no dominējošiem primārajiem producentiem. Ja pārsvarā dominēs kramaļģes (nanoplanktons), tad liela daļa primārās produkcijas tiek virzīta caur klasisko lineāro barības ķēdi, vai arī tiek zaudēta, šūnām sedimentējot (Wassmann 1993; Heiskanen & Kononen 1994). Savukārt dominējot baktērijām un vienkāršām cianobaktērijām (pikoplanktons), liela daļa enerģijas un oglekļa tiks pārstrādāta mikrobiālā barības ķēdē un atgriezīsies atpakaļ fotiskajā zonā (Samuelsson & Andersson 2003).

Pelaģiskajā barības ķēdē pamata trofisko posmu veido fitoplanktons un baktērijas. Fitoplanktons ir autotrofi organismi, kas iegūst oglekli, izmantojot neorganisko oglekli, savukārt baktērijas ir heterotrofi organismi, kas patērē organisko oglekli, iegūstot to no autohtonām un allohtonām daļiņām. Abi ir osmotrofi organismi, kas savstarpēji konkurē neorganisko barības vielu uzņemšanā ar šūnām. Katras grupas funkcionālā nozīmība variē atkarībā no ūdens trofiskuma, kā arī no ūdens baseinu autohtonām vai allohtonām īpašībām (Cole u.c. 1988; Karlsson u.c. 2003). Baktēriju nozīme ir relatīvi svarīgāka zemas produktivitātes un ar allohtonām organiskām vielām ietekmētos rajonos, bet produktīvākos un eitrofos rajonos dominē fitoplanktons (Gasol u.c. 1997). Abu šo organismu grupu šūnu izmēri un oglekļa plūsma barības ķēdē ir atkarībā no barības vielu daudzuma ūdenī (Legendre & Rassoulzadegan 1995). Mazām šūnām ir salīdzinoši liela virsmas attiecība pret tilpumu un tām ir tieksme piesaistīt biogēnās vielas, tādēļ tās labāk attīstās ūdeņos ar zemu barības vielu daudzumu. Trūkstot barības vielām, fitoplanktona šūnas fotosintēzes procesā izdala organisko oglekli, ko nevar izmantot biomasas veidošanā, tādējādi primārā produkcija tiek izvadīta no šūnas apkārtējā vidē. Šūnas parasti izdala cukurus, kas baktērijām ir vērtīgs oglekļa avots, un tās ir līdzvērtīgas konkurentes slāpekļa (N) un fosfora (P) izmantošanā (Cole u.c. 1988; White u.c. 1991, Thingstad

& Lignell 1997; Tambi u.c. 2009). Līdz ar to oligotrofos ūdeņos baktēriju un fitoplanktona biomasas attiecība ir zema. Savukārt liela izmēra šūnām ir augstāka asimilācijas spēja un tās vairāk dominē ūdeņos ar augstāku barības vielu saturu. Tā kā N un P ūdenī ir pietiekamā daudzumā, lai sekmīgi attīstītos fitoplanktons, tad tikai neliela daļa primārās produkcijas no šūnām tiek izvadīta apkārtējā vidē (White u.c. 1991). Šajā gadījumā, eitrofos ūdeņos fitoplanktona un baktēriju biomasas attiecība ir augsta.

Vēl viens svarīgs mehānisms, kas nosaka fitoplanktona un baktēriju attiecību ūdenī, ir C:N:P attiecība (Thingstad & Cuevas 2010). Ar upēm ieplūstošais sauszemes organiskais ogleklis var negatīvi ietekmēt fitoplanktona augšanu, jo ieplūstošās organiskās (humusa vielas) vielas iekrāso ūdeni brūnā krāsā un samazina gaismas caurlaidību. Savukārt baktērijas šīs allohtonās daļiņas var izmantot kā alternatīvu oglekļa avotu un kļūt par dominējošām barības ķēdes pamata posmā.

Organismu šūnu izmēri, kas dominē pamata trofiskajā līmenī, ir viens no galvenajiem faktoriem, kas nosaka pelaģiskās barības ķēdes struktūru un funkciju. Pelaģiskās barības ķēdes trofisko posmu skaits variē atkarībā no dominējošo organismu lieluma - jo šūnas būs mazākas, jo vairāk būs trofisko līmeņu. Un, jo vairāk trofisko līmeņu, jo lielāks oglekļa zudums – 70 - 90% katrā posmā, kas tiek zaudēts elpošanas procesos un zooplanktona barošanās procesā, kad ēdamais objekts ir par lielu, atstājot pārpalikumus (Straile 1997; Møller 2005). Barības ķēdes efektivitāte, kas raksturota kā attiecība starp produktivitāti augstākajos trofiskajos posmos pret produktivitāti pamata trofiskajā līmenī (Food web efficiency FWE), būs zemāka oligotrofos un izteikti eitrofos ūdeņos nekā barības vielām vidēji bagātos ūdeņos, piemēram, apvelinga rajonos (Sommer u.c. 2002). Oligotrofās sistēmās pārsvarā dominē pikoplanktons, kas ir pārāk mazs, lai to patērētu mezozooplanktons, savukārt ar barības vielām vidēji bagātos ūdeņos primāro produkciju veido nanoplanktons, kas izmēru ziņā ir atbilstoša barība mezozooplanktonam (Koshikawa u.c. 1999; Kuuppo u.c. 2003; Vargas & Gonzales 2004; Dahlgren u.c. 2011). Stipri eitrofās sistēmās barības ķēdes efektivitāte būs zemāka, jo pieaug pavedienveida aļģu biomasa, ko zooplanktons nepatērē (Turner u.c. 1995; Johansson u.c. 1998; Sommers u.c. 2002).

1.3. Rīgas līča raksturojums

Rīgas līcis atrodas Baltijas jūras austrumu daļā un ir trešais lielākais Baltijas jūras līcis ar virsmas laukumu $16\,330\text{ km}^2$ un tilpumu 410 km^3 , kas ir aptuveni 4% no Baltijas jūras akvatorijas, un 2% no tās tilpuma (1. att.). Rīgas līcis ir daļēji slēgta ūdenstilpne, ko no atklātās jūras daļas atdala divi relatīvi šauri un sekli jūras šaurumi, ziemeļdaļā tas ir Muhu šaurums un rietumu daļā Irbes šaurums (Lilover u.c. 1998). Līcis ir samērā sekls, tā vidējais dziļums 26 m ir divas reizes mazāks nekā Baltijas jūrā, bet maksimālais dziļums līča centrā ir aptuveni 62 m (Berzinsh 1995). Rīgas līcim ir raksturīga liela saldūdens ieplūde, ko galvenokārt nodrošina 5 relatīvi lielas upes (Daugava, Gauja, Lielupe Salaca, Pērnavā) ar kopējo sateces baseinu $135\,700\text{ km}^2$, no kurām 3 (Daugava, Lielupe un Gauja) veido 90% no visas saldūdens ieplūdes līča dienvidu daļā (Laznik u.c. 1999; HELCOM 1996). Saldūdens ieplūde variē sezonāli no $2000\text{ m}^3\text{ s}^{-1}$ pavasarī līdz $< 200\text{ m}^3\text{ s}^{-1}$ vasaras otrajā pusē, kopumā vidēji gadā ieplūstot 31 km^3 saldūdens, veidojot 7,3% no kopējā līča ūdens tilpuma, kas apmēram 3 reizes pārsniedz vidējo Baltijas jūras tilpuma un ieplūstošā saldūdens attiecību (Berzinsh 1995; Laznik u.c. 1999). Lielais ieplūstošais saldūdens daudzums un ierobežotā ūdens apmaiņa ar Baltijas jūru veido pazeminātu sāļumu Rīgas līcī, vidēji 5,2 – 6,7 PSU (Pastors 1975; Berzinsh & Zaharchenko 1996). Pavasarī, ieplūstot saldūdeņiem, un izveidojoties ūdens masu stratifikācijai, sāļums virsējā ūdens slānī dienvidu seklūdens daļā samazinās līdz pat 0,5-2,0 PSU, savukārt Irbes šauruma piegrunts slānī tas var būt no 7,5–7,7 PSU. Tā kā ūdens apmaiņa starp līci un atklātās Baltijas jūras daļu ir ierobežota, tad ūdens uzturēšanās laiks līcī ir 2 – 4 gadi un galvenā ūdens apmaiņa (aptuveni 70 - 80%) notiek caur platāko Irbes šaurumu (Петров 1979). Cikloniskā ūdens cirkulācija un valdošie rietumu vēji saldūdens plūsmu novirza galvenokārt austrumu krasta virzienā, savukārt sāļāka ūdens ieplūde no Baltijas jūras notiek caur Irbes šaurumu līča rietumu daļā (Berzinsh 1995)

Rīgas līča ūdens temperatūrai vērojamas sezonālas izmaiņas, īpaši virsējā slānī. Maksimālā ūdens temperatūra virsējā slānī vidēji ir $23\text{ }^{\circ}\text{C}$, kas pakāpeniski samazinoties dziļumam, samazinās par 6 – 7 $^{\circ}\text{C}$. Vasarā, ūdenim sasilstot, un vājās sajaukšanās rezultātā, veidojas ūdens masu stratifikācija, tāpēc augšējā ūdens slānī temperatūra regulāri pārsniedz $15\text{ }^{\circ}\text{C}$, bet dziļākajos slāņos variē vidēji ap 2 – 6 $^{\circ}\text{C}$ (Berzinsh 1995). Termālā stratifikācija un ierobežotā ūdens sajaukšanās sekmē

skābekļa deficītu un biogēno vielu uzkrāšanos piegrunts slānī, līdz rudenī, pastiprināto vēju ietekmē, ūdens masas tiek pilnībā sajauktas (Yurkovskis 2004). Ziemā novēro temperatūras minimumu vidēji 0,5 °C. Bargās ziemās līcis aizsalst, aizsalšana sākas ziemeļdaļā, tad gar pārējo piekrasti, bet pēdējā aizsalst līča centrālā daļa (Berzinsh 1995). Līcis var būt pārklāts ar ledus kārtu līdz pat 80 dienām (Kotta u.c. 2008), bet ir ziemas, kad ledus neveidojas vispār.

2. MATERIĀLS UN METODES

2.1. Daudzgadīgo datu ievākšana un noteikšana

2.1.1. Fitoplanktona analīzes

Fitoplanktona daudzgadīgo datu analīzē iekļauti dati, kas ievākti Rīgas līcī laika posmā no 1976. līdz 2008. gadam četrās monitoringa stacijās (1. att.). No 1976 – 1991. g. paraugi ievākti 3 – 10 reizes gadā un apstrādāti Latvijas Zivsaimniecības pētniecības institūtā, pašlaik Pārtikas drošības, dzīvnieku veselības un vides zinātniskajā institūtā (BIOR), 1992. – 1994. g. ievākti 8 reizes gadā, apstrādāti Latvijas Hidrometeoroloģijas aģentūrā, pašlaik Latvijas Vides, ģeoloģijas un meteoroloģijas centrs (LVĢMA) un, no 1995. - 2008. g. 5 - 22 reizes gadā, apstrādāti Latvijas Hidroekoloģijas institūtā nacionālās monitoringa programmas ietvaros. Autore fitoplanktona paraugu apstrādē iesaistījies, sākot no 1996. gada.

Paraugu ievākšanā un analīzē lietotas vairākas metodes.

a) Ievākšana un paraugu fiksēšanas metodika:

- 1976. – 1992. g. - paraugi ievākti atsevišķos dziļumos – 0m; 10m ar Nansena tipa batometru, no katra dziļuma 1 l ūdens ieliets stikla pudelē un fiksēts ar 30 ml 40% formaldehīda šķīdumu (Руководство 1980),
- 1993. – 1998. g. – paraugi ievākti atsevišķos dziļumos – 0 m; 2,5 m; 5 m; 7,5 m; 10 m ar batometru (Hydrobios TPN), 0,5 l no katra dziļuma sajaukts spainī un iegūts integrēts paraugs slānī 0 - 10 m, iegūtā parauga alikvotā daļa ielieta 330 ml stikla pudelē un fiksēta ar 1,3 ml lugola un etiķskābes šķīdumu (Willén 1962; HELCOM Annex C - 6 2006),
- 1999. – 2008. g. – ievākti integrētie paraugi slānī 0 - 10 m ar 12 m garu ($d = 2,5$ cm) plastikāta cauruli (kopējais parauga tilpums 4,836 l), iegūtā parauga alikvotā daļa ielieta 330 ml stikla pudelē un fiksēta ar 1,3 ml lugola un etiķskābes šķīdumu (Willén 1962; HELCOM Annex C - 6 2006).

b) Paraugu skaitīšanas metodika:

- 1976. – 1994. g.

Paraugu apstrādē izmantota koncentrēšanas jeb nosēdināšanas metode – 1 l paraugi pakāpeniski tiek nosēdināti - 2 nedēļas līdz 200 ml, vienu nedēļu līdz 100 ml un vienu nedēļu līdz konstantam parauga koncentrāta tilpumam (Руководство 1980). Mikroskopēšanai izmantots bioloģiski pētnieciskais mikroskops МБИ-3 pie palielinājumiem 105, 210 un 420x. Fitoplanktona šūnas skaitītas 0,05 – 0,1 ml nogulsnēs un to skaits litrā noteikts izmantojot koeficientu K (Руководство 1980).

$$20 \times V1$$

$$K = \frac{20 \times V1}{V2}, \text{ kur}$$

$$V2$$

V1 – nosēdinātā parauga nogulšņu tilpums,

V2 – ievāktā parauga tilpums.

Fitoplanktona biomasa noteikta, izejot no katras sugas vidējā šūnu tilpuma, kuru aprēķināja pēc matemātiskām formulām, pielīdzinot dažādas šūnu formas ģeometriskām figūrām (Edler 1979a).

Atsevišķos dziļumos noteiktais sugu skaits un biomasa aprēķināti kā vidējie izsvērtie slāņi 0 - 10.

- 1995. – 2008. g.

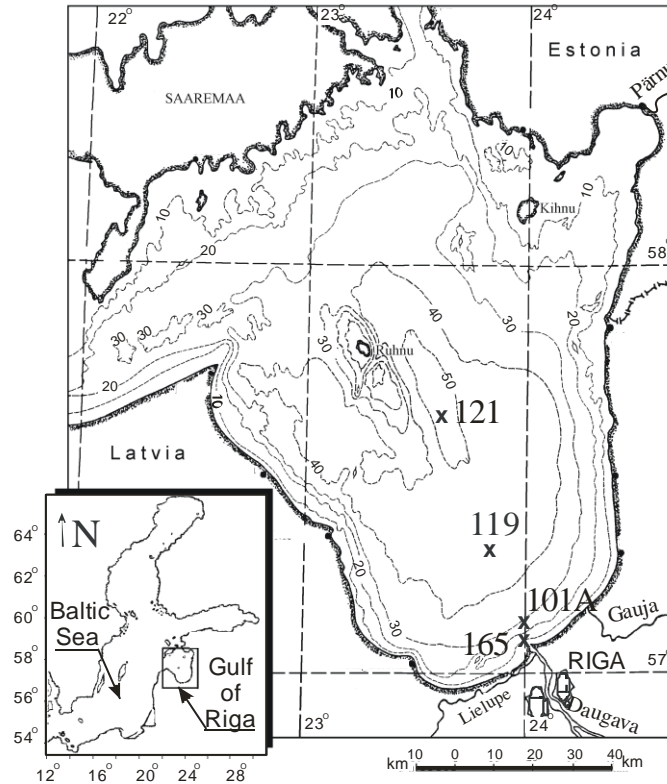
Fitoplanktona skaitīšanā izmantota metode, kas apstiprināta HELCOM jūras monitoringa programmu veikšanai (HELCOM Annex C - 6 2006), šīs metodikas pamatā ir izmantota fitoplanktona skaitīšanas tehnika, izmantojot invertēto mikroskopu (Utermöhl 1958). Kopš 2006. gada šūnu biomasas precīzākai aprēķināšanai tiek izmantotas HELCOM Fitoplanktona ekspertu grupas izveidotās Baltijas jūras fitoplanktona sugu izmēru klases (Olenina u.c. 2006).

Pirms fitoplanktona parauga skaitīšanas, paraugs tiek ieliets sedimentācijas kamerā un nosēdināts vismaz 24 stundas. Sedimentācijas kameras tilpumu izvēlas atkarībā no analizējamā parauga blīvuma. Nosēdinātos paraugus skaita, izmantojot invertēto mikroskopu Leica Fluovert FU, un Leica DM IRB, pie palielinājumiem 200

un 400x. Atkarībā no organismu daudzuma paraugā, tiek izvēlēta skaitīšanas tehnika, masveidīgākām sugām skata 1 vai 2 redzeslauka diametrus, pārējām pusi vai visu skaitīšanas kameru. Jāizskaita vismaz 50 katra dominējošā taksona skaitāmās vienības ar aprēķinu, lai to kopējais skaits paraugā pārsniegtu 500. Fitoplanktona biomasu izsaka masas vienībās mg/m^3 , lai to aprēķinātu, nepieciešams zināt katras sugas šūnu vidējo tilpumu un to skaitu. Tilpumu nosaka pēc matemātiskām formulām, pielīdzinot dažādas šūnu formas ģeometriskām figūrām (Edler 1979a). Reizinot šūnu skaitu (skaitāmo vienību skaitu) ar tilpumu, iegūst katras sugas biomasu, kuras summējot, iegūst visā paraugā esošā fitoplanktona biomasu.

Laika posmā līdz 1998.g. fitoplanktona biomasu tika aprēķināta manuāli, pēc tam - izmantojot Somijas jūras pētniecības institūta izstrādātu fitoplanktona skaitīšanas programmu PhytoWin.

Datu turpmākā analīzē tika izmantotas četras fitoplanktona taksonomiskās grupas: cianobaktērijas (*Cyanobacteria*), kramaļģes (*Diatomophyceae*), dinoflagelāti (*Dinophyceae*) un zaļāļģes (*Chlorophyceae*). Paraugos, kas fiksēti ar formaldehīda šķīdumu, netika identificēti un uzskaitīti maza izmēra vicaiņi, piemēram, haptofītaļģes (*Haptophyceae*) un kriptofītaļģes (*Cryptophyceae*), jo fiksācijas rezultātā šūnas tika iznīcinātas, bet ar lugola un etiķskābes šķīdumu fiksētos paraugos šie vicaiņi veidoja attiecīgi tikai 2 un 14% no kopējās fitoplanktona biomasas vasarā. Tā kā jau iepriekš pierādīts (Majaneva u.c. 2009), ka dažādās ievākšanas metodes nerada būtiskas atšķirības iepriekšminēto četru dominējošo grupu biomasas aprēķinos, bija iespējams veikt daudzgadīgo datu salīdzināšanu.



1. att. Rīgas līča karte ar paraugu ņemšanas stacijām.

2.1.2. Vides faktoru datu bāzes

Vides faktoru ietekmju novērtēšanā izmantotas Latvijas Hidroekoloģijas institūta Jūras monitoringa nodaļas fizikālo (ūdens temperatūra, caurspīdība, sāļums, blīvums) un ķīmisko (neorganisko slāpekļa, fosfora un silīcija sāļu koncentrācija, kopējā slāpekļa un fosfora koncentrācija) parametru datu bāzes. Dati iegūti, izmantojot starptautiski akreditētas noteikšanas metodes, kas apstiprinātas HELCOM jūras monitoringa programmu veikšanai (Grasshoff u.c. 1983; HELCOM 2005; ISO 5813:1983; ISO 13395:1996; ISO 11905-1:1998). Sākotnēji šie rādītāji noteikti atsevišķiem dziļuma horizontiem (0m, 5m, 10m), tad aprēķināti kā vidējie izsvērtie slānī 0-10m. Ūdens blīvuma atšķirības starp virsmas un dziļāko slāni izmantotas, lai noteiktu stratifikācijas gradientu.

Zooplanktona paraugi ievākti ar Džedi tipa tīklu (acu izmērs 160 μm) visā ūdens slānī. Zooplanktona biomasa aprēķināta, izmantojot organismu individuālās masas un izteikta kā $\mu\text{l l}^{-1}$ (Руководство 1980). Tā kā uz pētījuma brīdi nebija pieejama visa zooplanktona datu bāze, izmantota divu biežāk sastopamo airkājvēžu *Acartia biflosa* un *Eurytemora affinis* biomasa.

Kopējās saldūdens biogēnu ieplūdes dati Rīgas līcī laika periodam no 1977. līdz 1995. gadam izmantoti no publicētajiem materiāliem (Laznik u.c. 1999) un periodam no 1996. – 2008. gadam - Latvijas Vides, ģeoloģijas un meteoroloģijas centra saldūdens ieplūdes dati no Daugavas, Lielupes, Gaujas un Salacas upēm.

2.2. Eksperimentu metodika

2.2.1. Upes ienesto, dažādas molekulmasas organisko vielu bioloģiskā pieejamība Rīgas līča piekrastes fitoplanktonam

Integrētie (0-10m) ūdens paraugi, eksperimenta vajadzībām, tika ievākti 2006. g. maijā, novembrī un 2007. g. jūlijā Rīgas līcī, 165. stacijā (1. att.). Pirms eksperimenta ūdens tika filtrēts caur 150 μm glāzi, lai atbrīvotos no lielajiem zooplanktona organismiem, tad iepildīts 2 l plastmasas pudelēs. Eksperiments tika veikts 5 eksperimentu sērijās, katrs ar 2 atkārtojumiem rudenī un 3 - vasarā (1. tab.)

1. tabula

Eksperimenta sērijas un pievienotās izšķīdušās neorganiskās un organiskās vielas

Sērijas Nr.	Pievienotās vielas
1.	Kontrole
2.	Jūras ūdens + $\text{NO}_3^- \text{PO}_4^{3-}$
3.	Jūras ūdens + DOM > 1000 kDa
4.	Jūras ūdens + DOM 100 – 1000 kDa
5.	Jūras ūdens + DOM 5 – 100 kDa

Pievienotās izšķīdušās organiskās vielas (DOM) tika ekstrahētas no Daugavas ūdens, grīvas rajonā virs sāļāka ūdens ietekmes zonas. Ekstrahēšanā tika izmantota tangenciālās plūsmas ultrafiltrēšanas metode (Guo u.c. 1995; Benner u.c. 1997). Upes ūdens vispirms tika filtrēts caur GF/F filtru, izmantojot Swinnex tipa filtrēšanas sistēmu, pēc tam sadalīts dažāda izmēra frakcijās, kas atbilda dažādas molekulmasas DOM, secīgi koncentrējot uz > 1000 kDa (liela - LMD), 100-1000 kDa; 5-100 kDa (maza izmēra - MMD) tangenciālās ultrafiltrēšanas iekārtas kārtidžiem. Nitrātu + nitrītu, amonija slāpekļa (DIN) un izšķīdušā neorganiskā fosfora (DIP) koncentrācijas

tika noteiktas gan ievāktajā upes ūdenī pirms filtrēšanas, gan pēc filtrēšanas caur GF/F filtriem un tangenciālajiem filtriem, izmantojot standarta metodi (Grasshoff u.c. 1999). Kopējais slāpeklis (TN), kopējais fosfors (TP), kā arī DON un DOP tika noteikts visās filtrāta frakcijās kā nitrātu + nitrītu slāpeklis un fosfātu fosfors pēc tam, kad paraugi tika termiski apstrādāti persulfātu klātbūtnē (Korolef 1976).

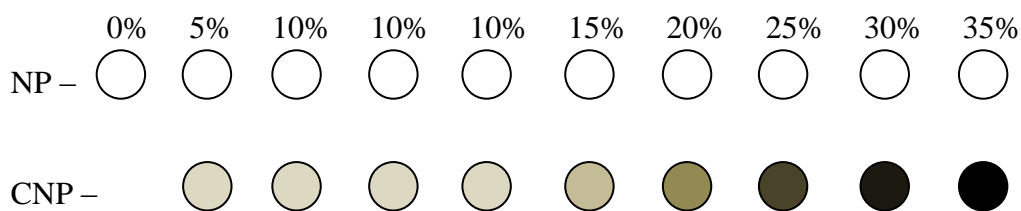
Veicot eksperimentu, paraugi tika inkubēti laboratorijas apstākļos aptuveni 2 nedēļas, pie apgaismojuma (LT-T8 LUMOFLOR tipa lampas) un temperatūras 7 °C 2006. g. maijā un novembrī, un 18 °C 2007. g. jūlijā, kas atbilda eksperimenta veikšanas sezonas ūdens virsējā slāņa temperatūrai. Dienas (14 h) un nakts (10 h) cikls tika nodrošināts ar speciālu taimeru, kas automātiski, saskaņā ar iestatījumiem, ieslēdza un izslēdza gaismu. Lai izslēgtu fitoplanktona nogulsnešanos, ar akvārija aeratoriem tika nodrošināta ūdens cirkulācija, burbuļojot gaisu cauri ūdenim.

Fitoplanktona (50 ml), hlorofila *a* (10 ml) un izšķīdušo neorganisko, organisko vielu (40 ml) paraugi tika ņemti katru otro dienu. Paņemtais ūdens daudzums kompensēts ar attiecīgi bagātinātu jūras ūdeni.

Fitoplanktona skaitīšanā un hlorofila *a* koncentrāciju noteikšanā izmantota metode, kas apstiprināta HELCOM jūras monitoringa programmu veikšanai (HELCOM Annex C - 6; Annex C - 4 2006; 2006, Olenina u.c. 2006).

2.2.2. Iesāļu ūdeņu fitoplanktona reakcija uz organisko vielu pieaugumu ūdenī un tā ietekme uz atsevišķiem pelagiskās barības ķēdes līmeņiem

Eksperimenta vajadzībām, kas tika veikts Umeå jūras pētniecības centrā, 2004. gada oktobrī tika ievākts ziemeļu Baltijas jūras (63° 32,086 N, 019° 56,160 E) ūdens 4m dziļumā (sāļums 3,7 PSU) un papildīts 19 mezokosma baseinos (d = 1 m un h = 0,5 m), katra baseina tilpums bija 400 l. Eksperiments tika sadalīts divās daļās ar NP un CNP bagātinājumu (2. att.; 2. tab.).



2. att. NP un CNP procentuālais bagātinājums mezokosma eksperimenta baseinos.

Eksperimenta sērijā ar NP bagātinājumu (10 baseinos) neorganisko slāpekli un fosforu pievienoja ar astoņu soļu gradientu no 0 līdz 0,269 $\mu\text{mol fosfāti l}^{-1} \text{d}^{-1}$, 0 – 0,603 $\mu\text{mol amonijs l}^{-1} \text{d}^{-1}$, un 0 – 3,701 $\mu\text{mol nitrāti l}^{-1} \text{d}^{-1}$, nodrošinot N:P attiecību 16:1 (2. tab.) Viens no vidējiem barības vielu līmeņiem (10%) tika atkārtots trīs reizes (dienā pievienotais daudzums fosfātu 0,077 μM , amonija 0,172 μM , nitrātu 1,06 μM). Bagātinājuma skaitlis 0; 5; 10; 15; 20; 25; 30 un 35 norāda dienas pievienoto N un P barības vielu procentuālo daudzumu. Otrā eksperimentu sērijā ar pievienoto CNP (9 baseinos), neorganiskais slāpekklis, fosfors un komerciāla humīnskābe (Fluka 53680) pievienoti robežās no 12,75 līdz 89,26 $\mu\text{M C d}^{-1}$ (2. tab). Arī šajā gadījumā 10% CNP atkārtots 3 reizes (2. att.). Baseinos ar CNP pievienojumu C:N:P attiecība bija 330:16:1, kas ir līdzīga attiecībai Baltijas jūras ziemeļos ieplūstošajās upēs.

2.tabula

Pievienoto barības vielu koncentrācijas dažādos mezokosma eksperimenta baseinos

Barības vielu % bagātinājums	Humīnskābes C $\mu\text{mol l}^{-1} \text{d}^{-1}$	DIN $\mu\text{mol l}^{-1} \text{d}^{-1}$	DIP $\mu\text{mol l}^{-1} \text{d}^{-1}$
0	12,61	0,61	0,04
10	25,55	1,23	0,08
15	38,33	1,85	0,12
20	51,10	2,46	0,15
25	63,71	3,07	0,19
30	76,66	3,70	0,23
35	89,26	4,3	0,27

Veicot eksperimentu, paraugi tika inkubēti laboratorijas apstākļos 5 nedēļas pie temperatūras ~15 °C un apgaismojums nodrošināts ar ksenona lampu (150 W) 12 h diennaktī. Baseinos tika nodrošināta ūdens cirkulācija, burbuļojot gaisu cauri ūdenim. Eksperiments tika veidots kā caurplūdes sistēma un katru dienu 5 l ūdens tika aizstāts ar jūras ūdeni, kas izfiltrēts caur GF/F filtriem. Katru trešo dienu tika ievākti hlorofila *a* paraugi, vienu reizi nedēļā primārās, bakteriālās produkcijas un fitoplanktona paraugi. Ķīmisko parametru analīzes tika ievāktas divas reizes eksperimenta otrajā daļā.

Fitoplanktona skaitīšanā izmantota metode, kas apstiprināta HELCOM jūras monitoringa programmu veikšanai (HELCOM Annex C - 6 2006, Olenina u.c. 2006). Aprēķinātas oglekļa biomasas (Menden - Deuer & Lessard 2000). Fitoplanktons tika sadalīts trīs izmēru klasēs: < 5 μm, 5 - 20 μm un > 20 μm, ņemot vērā atsevišķas šūnas, pavediena vai kolonijas garāko vai platāko dimensiju.

Paralēli fitoplanktona paraugiem tika ievākti un analizēti hlorofila *a* (HELCOM Annex C - 4 2006), mezozooplanktona (Mullin 1969; Hernroth 1985) paraugi. Mērīta un aprēķināta primārā produkcija (Gargas, 1975). Neorganisko barības vielu (fosfātu, nitrātu, nitrītu, amonija, silīcija) un kopējā fosfora, slāpekļa koncentrācijas noteiktas, izmantojot jūras ūdeņu standarta analīzes metodes (Grasshof u.c. 1983). Kopējais C Ēres (Öre) upē, tās grīvā, Daugavā un Rīgas līcī noteikts izmantojot Shimadzu kopējā oglekļa analizatoru TOC - V_{CSN}.

Barības ķēdes efektivitāte (*FWE*), kas definēta kā mezozooplanktona produktivitāte attiecībā pret pamata produktivitāti (bakteriālā + primārā produkcija), aprēķināta pēc formulas:

$$FWE = \frac{MZ_p}{PP + BP}, \text{ kur}$$

MZ_p – mezozooplanktona produktivitāte,

PP – primārā produktivitāte,

BP – bakteriālā produktivitāte,

Aprēķinātā barības ķēdes efektivitāte izteikta μg C l⁻¹ d⁻¹ (Berglund u.c. 2007)

2.3. Datu statistiskā apstrāde

Daudzgadīgie vides monitoringa dati analizēti, izmantojot daudzfaktoru analīzes programmu SAS. Vides faktoru analīzē kā kritērijs izmantota daudzgadīgo monitoringa datu ikgadējā ziemas-pavasara (janvāris – maijs) vidējā ūdens temperatūra 1,5 °C, lai atšķirtu aukstās ziemas no siltajām. Vidējie lielumi aprēķināti, pielietojot vispārējo lineāro modeli (General Linear Model - GLM), kurā izmantots ievākšanas gads, mēnesis un stacija. Temperatūras daudzgadīgo tendenču raksturošanai izmantoti ikgadējie vidējie lielumi (Carstensen u.c. 2006).

Ikgadējie ziemas-pavasara izšķīdušā neorganiskā slāpekļa (DIN), kopējā slāpekļa (TN), izšķīdušā neorganiskā fosfora (DIP), kopējā fosfora (TP), izšķīdušā silīcija (DSi) vidējie aprēķināti ar GLM siltajām un aukstajām ziemām atsevišķi, iekļaujot arī ūdens sālumu kā lineārās regresijas mainīgo, lai aprēķinātu līča ūdens sajaukšanos ar barības vielām bagātāko upes ūdeni (Carstensen 2007). Ikgadējā pavasara (aprīlis – maijs) un vasaras (jūnijs – septembris) vidējā temperatūra, sālums, blīvuma atšķirības starp virsmas un dziļāko slāni, fitoplanktona biomasu, biomasas attiecības fitoplanktona taksonomiskajām grupām iegūtas, izmantojot GLM. Atšķirības starp biogēno vielu ieplūdi (janvāris – maijs) un vidējiem ūdens kvalitātes mainīgajiem, fitoplanktona biomasu, tā proporcijām un airkājvēžu biomasu siltajās un aukstajās ziemās definētas, izmantojot dispersijas analīzi (ANOVA).

Ikgadējie temperatūras, biogēnu un planktona vidējie lielumi izmantoti, lai noteiktu sakarības starp: 1) biogēno vielu ieplūdi un biogēnu koncentrācijām, 2) fitoplanktona un to attiecību reakciju uz biogēno vielu ieplūdēm, biogēnu koncentrācijām, to attiecībām ūdenī un zooplanktona biomasu. Sakarības starp ienestajām un esošajām biogēno (DIN, TN, DIP, TP un DSi) vielu koncentrācijām ūdenī noteiktas, izmantojot vispārējo regresijas modeli.

Sakarības starp ikgadējo vidējo fitoplanktona biomasu pavasarī (aprīlis – maijs), vasarā (jūnijs – septembris) un ziemas biogēnu ieplūdēm, biogēnu koncentrācijām un airkājvēžu biomasu definētas, izmantojot daudzfaktoru regresijas modeli, siltajām un aukstajām ziemām atsevišķi.

Fitoplanktona četru taksonomisko grupu attiecība pavasarī un vasarā modelēta, pielietojot lineāras un nelineāras (Generalized Additive Models – GAM) atbildes reakcijas ar ziemas – pavasara biogēno vielu attiecībām, temperatūru, stratifikāciju un zooplanktonu.

Eksperimentā par iesāļu ūdeņu fitoplanktona reakciju uz organisko vielu pieaugumu ūdenī un tā ietekmi uz atsevišķiem pelagiskās barības ķēdes līmeņiem, lai noteiktu atšķirības pēdējās divās eksperimenta paraugu ievākšanas reizēs starp NP un CNP sērijām, izmantota T-testa analīze. Ar regresijas analīzes palīdzību noteiktas atšķirības visa eksperimenta hlorofila *a* koncentrācijām. Visas statistiskās analīzes veiktas ar programmu PIA, kas iegūta no arktiskā monitoringa un novērtēšanas programmas interneta mājas lapas (Bignert 2007).

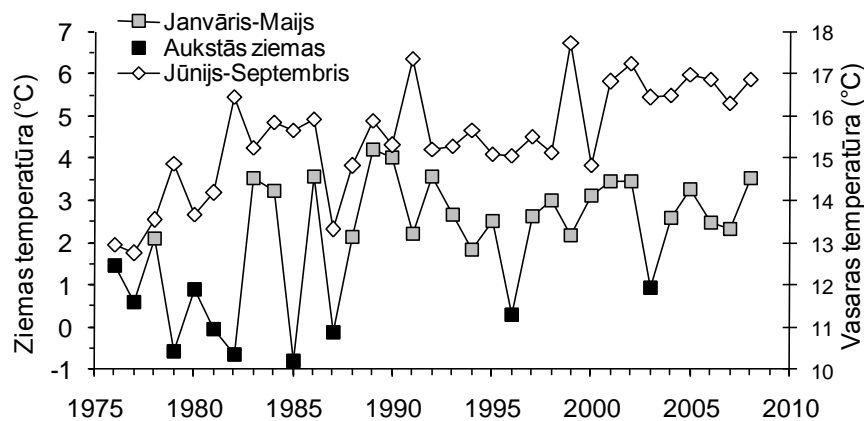
3. REZULTĀTI UN TO APSPRIEŠANA

3.1. Rīgas līča fitoplanktona attīstības sezonālais cikls un daudzgadīgās izmaiņas

Nodaļa ir balstīta uz promocijas darbā iekļauto I, IV un V publikāciju pētījumu materiāliem. Tā kā fitoplanktona attīstībai Rīgas līcī ir raksturīga izteikta sezonālitate un tā ietekmējošie faktori var atšķirties, tad nodaļā fitoplanktona attīstība aplūkota atbilstoši sezonām. Vispirms raksturoti vides faktoru, fitoplanktona biomasas un sastāva daudzgadīgie izmaiņu trendi un apskatīti šo izmaiņu iespējamie cēloņi.

3.1.1. Vides faktoru daudzgadīgās izmaiņas

Rīgas līča pētījumiem ir pieejama viena no garākajām fitoplanktona datu rindām pasaulē, kas ietver trīsdesmit divu gadu vides monitoringa novērojumus. Šajā laika periodā vērojama pakāpeniska temperatūras paaugstināšanās (3. att.), mainīgas barības vielu iekļūdes ar upēm (4. att.) un izmaiņas zooplanktona biomasā (9. att.). Temperatūras pieaugumu varētu saistīt ar globālām klimata izmaiņām ziemeļu puslodē, kuras raksturo Ziemeļatlantijas oscilācijas indeksa svārstības (North Atlantic Oscillation Index - NAOI) (Hänninen u.c. 2000).



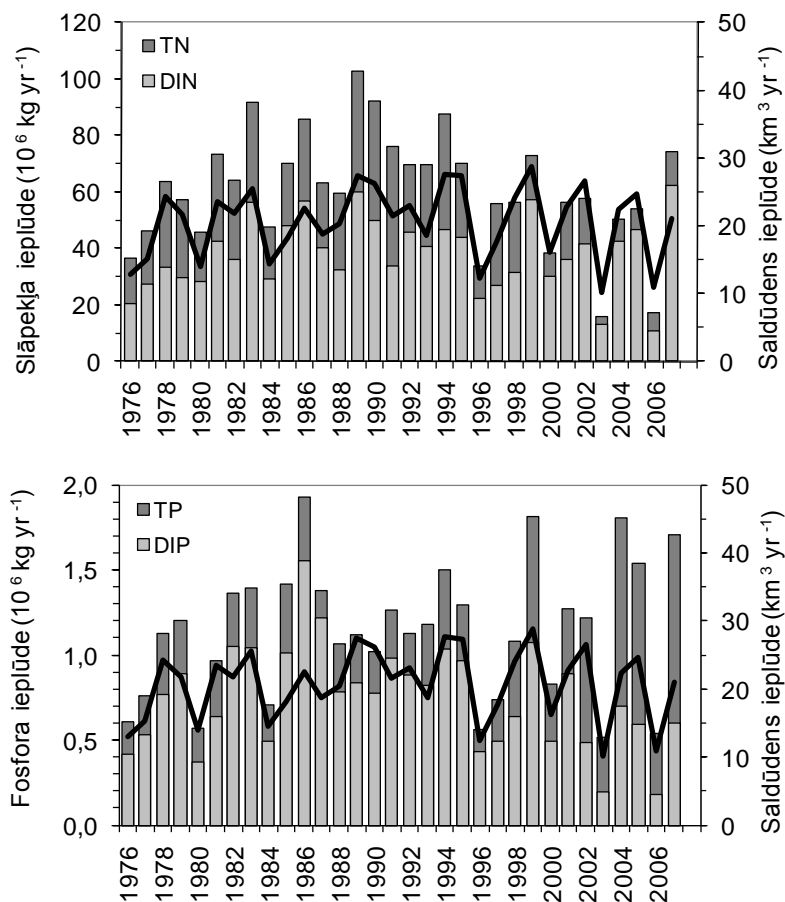
3.att. Ziemas-pavasara (janvāris - maijs) un vasaras (jūnijs - septembris) virsmas ūdens temperatūras sadalījums Rīgas līča centrālajā un dienvidu daļā. Gadi ar vidējo ziemas-pavasara temperatūru < 1,5 °C raksturoti kā aukstas ziemas. Vidējie lielumi raksturo visu četru staciju vidējos lielumus.

3.tabula

Biogēno vielu ziemas-pavasara ieplūžu, fitoplanktona, zooplanktona biomasu un dominējošo fitoplanktona grupu pavasara, vasaras attiecību atšķirības pēc aukstām un siltām ziemām. Nozīmīgas atšķirības ($p < 0,05$) iekrāsotas tumšākas

Sezona	Mainīgais	Vienība	Auksta ziema	Silta ziema	P-lielums
Ziema-pavasaris (janvāris-maijs)	Saldūdens ieplūde	km ³	16,9	22,4	0,0034
	DIN ieplūde no sauszemes	10 ⁶ kg	30,8	41,6	0,0274
	TN ieplūde no sauszemes	10 ⁶ kg	50,6	65,9	0,0460
	DIP ieplūde no sauszemes	10 ⁶ kg	0,67	0,78	0,3858
	TP ieplūde no sauszemes	10 ⁶ kg	0,93	1,24	0,0395
	Si ieplūde no sauszemes	10 ⁶ kg	20,3	51,7	0,0298
	DIN	μmol l ⁻¹	23,3	23,6	0,8756
	TN	μmol l ⁻¹	50,8	58,3	0,0845
	DIP	μmol l ⁻¹	0,511	0,779	<0,0001
	TP	μmol l ⁻¹	1,163	1,439	<0,0001
	DSi	μmol l ⁻¹	20,0	23,1	0,2780
Pavasaris (aprīlis-maijs)	Temperatūra	°C	2,39	5,57	<0,0001
	Stratifikācija	kg m ⁻³	1,034	1,089	0,6020
	Fitoplanktona biomasas	μg l ⁻¹	4358	2879	0,0939
	% Zaļalģes	%	0,25	1,12	0,0342
	% Cianobaktērijas	%	0,07	0,35	0,0539
	% Kramalģes	%	92,4	70,5	0,0012
	% Dinoflagellāti	%	7,3	28,0	0,0017
	Zooplanktona biomasas	μg l ⁻¹	33,6	157,9	<0,0001
Vasara (jūnijs-septembris)	Temperatūra	°C	14,6	15,9	0,0029
	Stratifikācija	kg m ⁻³	1,353	1,364	0,9348
	Fitoplanktona biomasas	μg l ⁻¹	241	377	0,0460
	% Zaļalģes	%	4,30	11,1	0,0113
	% Cianobaktērijas	%	19,8	32,0	0,0908
	% Kramalģes	%	45,5	31,8	0,1300
	% Dinoflagellāti	%	30,3	25,0	0,4051
	Zooplanktona biomasas	μg l ⁻¹	295,8	207,7	0,0227

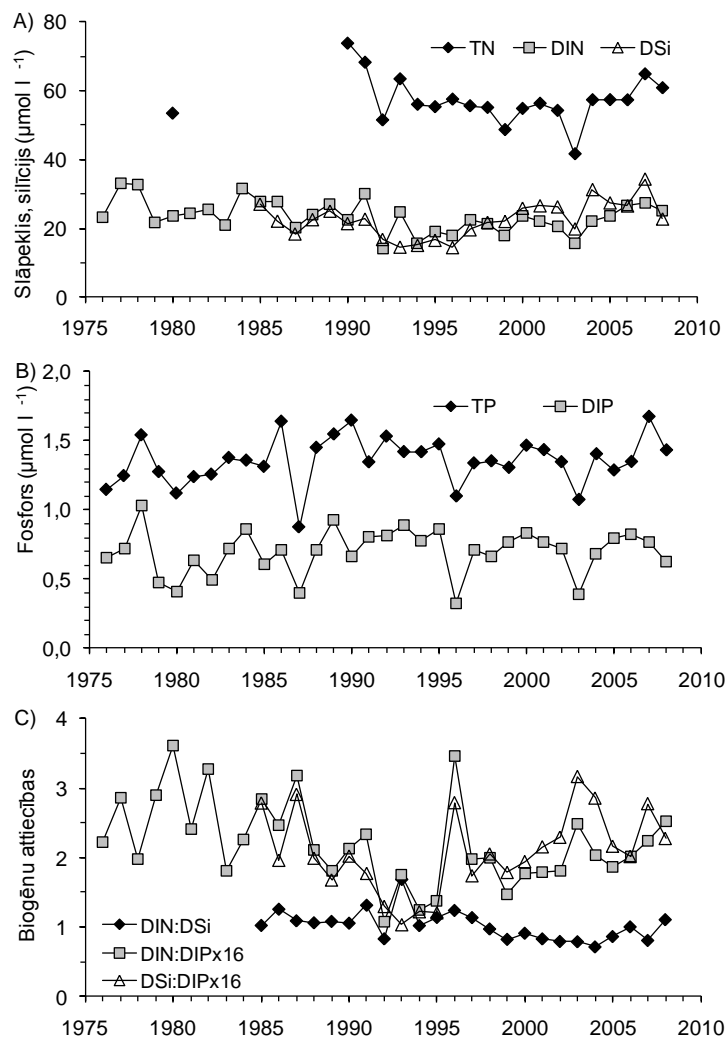
Slāpekļa un fosfora daudzgadīgās svārstības sakrīta ar saldūdens ieplūdes apjomu (4. att.). Laika periodā līdz 1990. gadam slāpekļa ieplūde pieauga, bet pēc tam samazinājās. Turpretī fosfora ieplūde svārstījās pa gadiem un īpašu samazināšanās vai pieauguma daudzgadīgo tendenci neuzrādīja. Abu biogēnu ieplūdes siltajās ziemās bija par 30% augstākas, kas sakrīta arī ar lielāku saldūdens ieplūdi (3. tab.). No kopējo biogēnu daudzuma izšķīdušais neorganiskais slāpeklis (DIN) un fosfors (DIP) vidēji veidoja attiecīgi 62% un 65% (3. tab.). Silīcija ieplūdes dati bija pieejami no 1996.-2004. gadam (nav attēloti attēlā) un šā perioda laikā siltās ziemās tā ieplūdes bija ievērojami (~2,5 reizes, sk. 3. tab.) augstākas.



4.att. Slāpekļa un fosfora ziemas-pavasara (janvāris - maijs) ieplūde Rīgas līcī ar upju ūdeņiem - melnā līkne.

Ziemas-pavasara DIN un izšķīdušā silīcija (DSi) koncentrācijām novēroja līdzīgas daudzgadīgās izmaiņas. Līdz 1995. gadam tās samazinājās no ~30 $\mu\text{mol l}^{-1}$ līdz < 20 $\mu\text{mol l}^{-1}$ un pēc tam pieauga līdz aptuveni 25 $\mu\text{mol l}^{-1}$, savukārt kopējam slāpeklim (TN) ievērojamas izmaiņas nenovēroja (5. A att.). DIP koncentrācijas

svārstījās robežās ap $0,70 \mu\text{mol l}^{-1}$ un kopējās fosfora (TP) vērtības ap $1,32 \mu\text{mol l}^{-1}$ (5. B att.). Samazinoties izšķīdušo neorganisko biogēnu koncentrācijām, to attiecības DIN:DIP un DSi:DIP laika periodā līdz 20. gds. 90. gadiem arī samazinājās, kam sekoja šo attiecību neliels pieaugums (5. C att.). Siltās ziemās fosfora koncentrācijas bija ievērojami augstākas, turpretī slāpekļa un silīcija tikai nedaudz augstākas (3. tab.). Pēc pavasara fitoplanktona ziedēšanas kulminācijas (parasti aprīlī), izšķīdušo neorganisko barības vielu daudzums virsējā 0-10m slānī ir zems - DIN; DSi $< 2 \mu\text{mol l}^{-1}$ un DIP $< 0,2 \mu\text{mol l}^{-1}$. Tādejādi, saskaņā ar Redfīlda attiecību (Redfield, 1958) gan DIN, gan DIP un arī DSi ir iespējamās kramaļģu attīstību limitējošās barības vielas maijā - DIN: 18%, DIP 69% un DSi 13% no kopējā paraugu skaita.

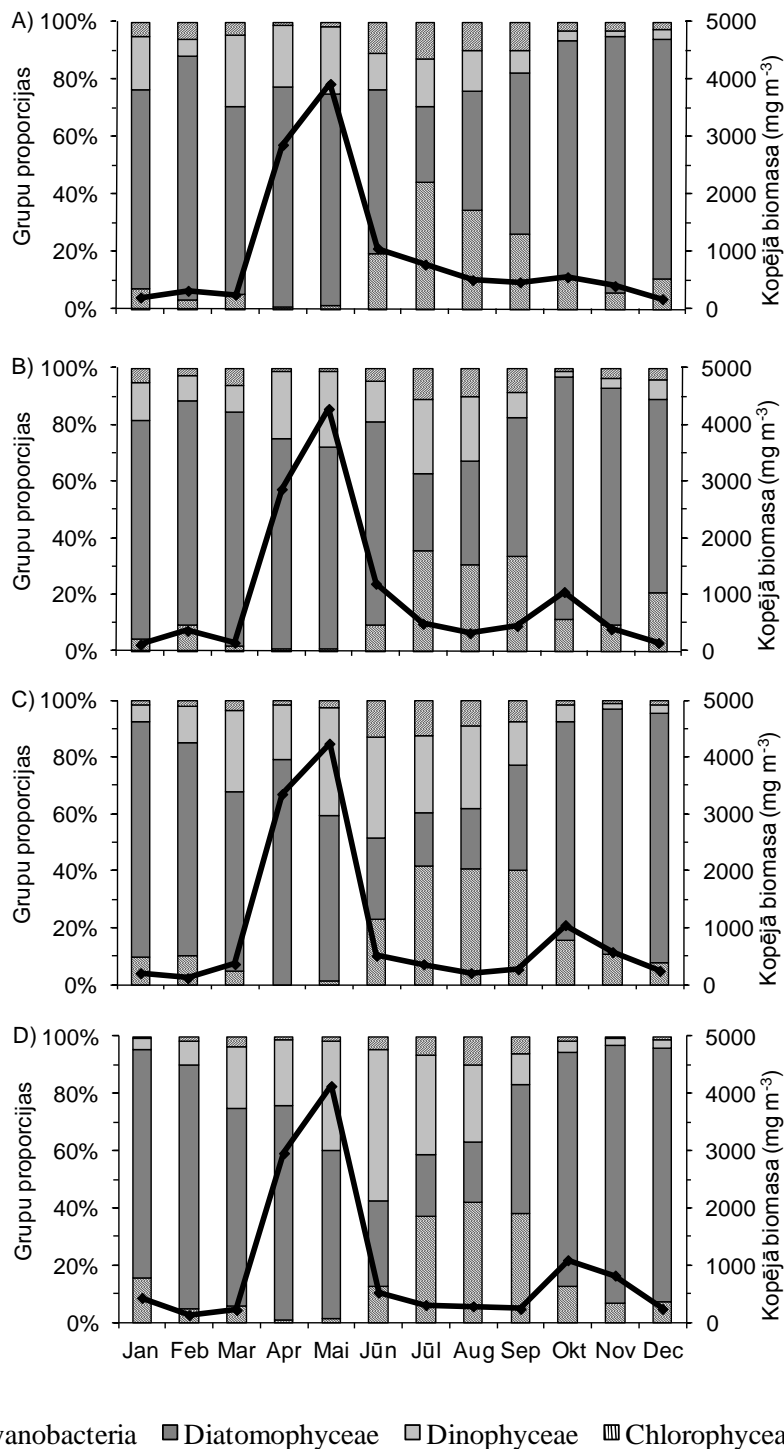


5.att. Ziemas-pavasara (janvāris - maijs) vidējo biogēnu daudzgadīgās izmaiņas A) slāpekļa un silīcija, B) fosfora koncentrācijām un C) biogēnu attiecības salīdzinājumā ar Redfīlda attiecību. Vidējie lielumi raksturo visu četru staciju vidējos lielumus.

3.1.2. Fitoplanktona sezonālā dinamika un daudzgadīgās izmaiņas

Fitoplanktona attīstībā, mērenās klimata joslas ūdeņos, pavasara un vasaras „ziedēšana” ir viena no visraksturīgākajām parādībām. Rīgas līcī pavasarī kramaļģu (parasti *Achnanthes taeniata*, *Chaetoceros wighamii*, *Thalassiosira baltica*) ziedēšana sākas aprīlī, maksimālo biomasu sasniedzot maijā, un beidzas jūnija pirmajā pusē, kad vairāk sastopami kļūst dinoflagelāti (galvenokārt *Peridiniella catenata*), īpaši jau līča centrālajā daļā (6. att.). Šāds pavasara sugu attīstības cikls labi iekļaujas Baltijas jūrā novērotajā sukcesijā, kas pārvietojas viļņveidīgi no dienvidiem uz ziemeļiem, parasti sākoties martā, kulmināciju sasniedzot aprīlī un beidzoties maija beigās vai jūnija sākumā ziemeļu daļā (Hobro 1979). Līdzīgi kā Rīgas līcī arī pārējos Baltijas jūras apakšrajonos pavasarī sugu sastāvā dominē kramaļģes, kas ir pielāgojušās nestabilai un barības vielām bagātai videi (Smayda & Reynolds 2003), taču ir arī izņēmumi, piemēram, Baltijas jūras ziemeļu daļā, kad pavasarī novēro izteiktu dinoflagelātu „ziedēšanu” (promocijas darbā izmantotā 5. publikācija).

Vasarā, atkarībā no tā, kādi ir bijuši ziemas un pavasara „ziedēšanas” apstākļi, fitoplanktonam, ko veido dažādas taksonomiskās grupas, no jūnija vidus līdz septembrim raksturīga zema biomasu. Šajā periodā Rīgas līcī 33-41% no kopējās biomasas veido cianobaktērijas (pārsvarā *Aphanizomenon flos-aquae*) ar augstām vērtībām dziļūdens stacijās. Virzienā no līča piekrastes uz centrālo daļu novērota neliela - aptuveni 15% kramaļģu nomaiņa ar dinoflagelātiem. Rudens cenoze atkal dominē kramaļģes, bet ne tik lielā apjomā kā pavasarī. Kopumā visās četrās aplūkotajās stacijās fitoplanktona vidējā biomasu un taksonomisko grupu sadalījums bija līdzīgs (6. att.).

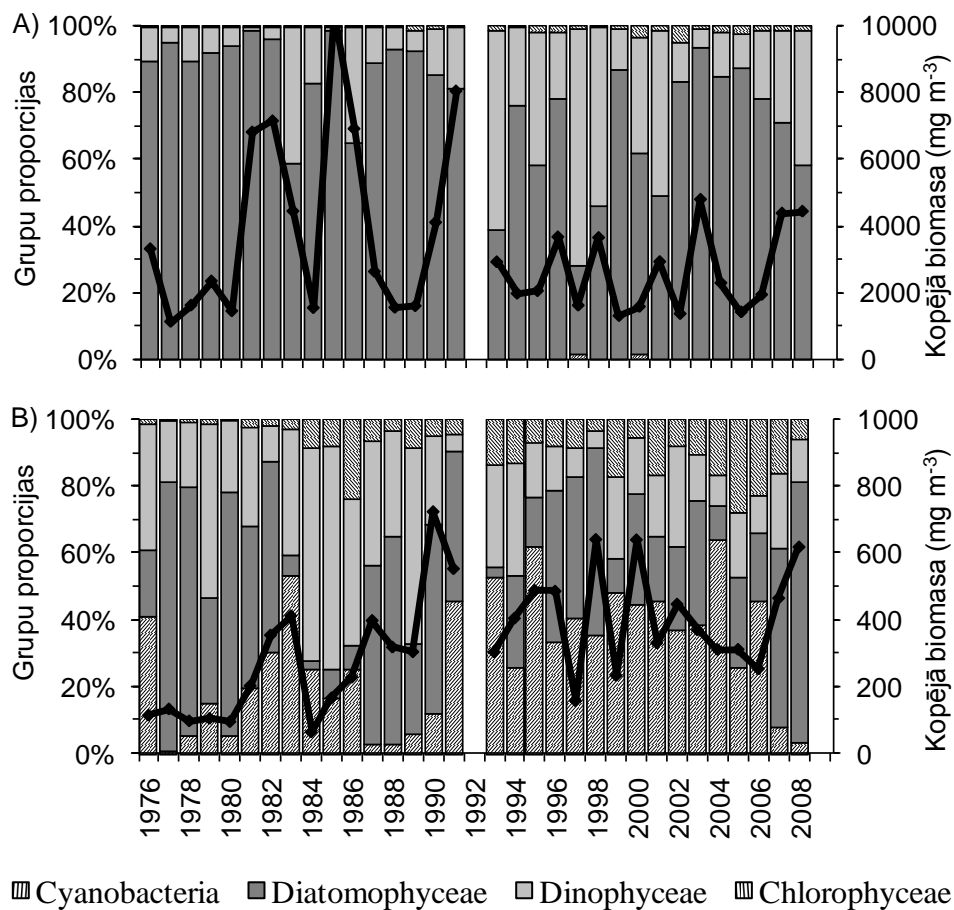


6.att. Fitoplanktona grupu attiecības un vidējā kopējā biomasa – melnā līkne (1976 - 2008): A) 165. st., B) 101A. st., C) 119. st. un D) 121. st..

3.1.3. Pavasara sukcesija

Fitoplanktona vidējā biomasa variēja pa gadiem un izteiktas daudzgadīgās izmaiņas neuzrādīja. Augstākas tās vērtības novēroja laika periodā no 1980. līdz 1992.

gadam (7. A att.). Pavasara ziedēšanas laikā pārsvarā dominēja kramaļģes, atsevišķos gados veidojot pat 80 – 90% no kopējās fitoplanktona biomasas. Galvenās dominējošās sugas - *A. taeniata*, *C. wighamii* un *T. baltica* - ir plaši sastopamas arī citos Baltijas jūras reģionos (Edler 1975b; Heiskanen & Kononen 1994; Andersson u.c. 1996; Wasmund u.c. 1998). Pētījuma periodā, 4 no 32 gadiem kopējā biomasā pārsvarā bija dinoflagelāti. Pirmos 7 gadus, kad novērotas zemākas ziemas-pavasara temperatūras (3. att.), dinoflagelātu biomasa nepārsniedza 10%, salīdzinot ar periodu no 1993. līdz 2001. gadam, kad to attiecība kopējā fitoplanktona sasniedza vidēji 40%. Savukārt, pavasaros pēc siltām ziemām vairāk bija sastopamas zaļāļģes un dinoflagelāti (3. tab.).



7.att. Fitoplanktona biomasas - melnā līkne un taksonomisko grupu daudzgadīgās izmaiņas: A) pavasarī (aprīlis - maijs), B) vasarā (jūnijs - septembri). Nav fitoplanktona datu par 1992.g..

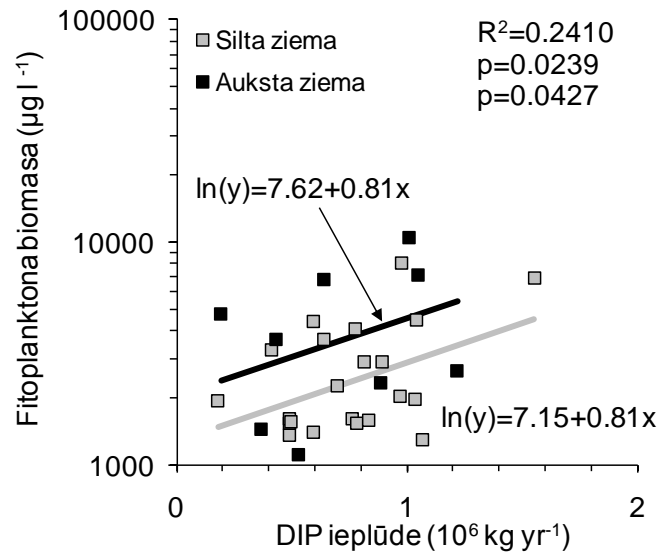
Rīgas līča pavasara fitoplanktona sukcesiju var iedalīt trīs attīstības fāzēs: 1) augšanas fāze, kad sugu sastāvā dominē *A. taeniata* un *T. baltica*, 2) „ziedēšanas”

kulminācija, kad paralēli iepriekšminētajām sugām ievērojami palielinās *C. wighamii* skaits un 3) nobeiguma fāze, kad pārsvarā ir *T. baltica* un *P. catenata* (Yurkovskis u.c. 1999). Tādējādi, paraugu ievākšana laika posmā no aprīļa līdz maijam var radīt kramaļģu un dinoflagelātu attiecības atšķirības (7. A att.). Pavasara „ziedēšana” galvenokārt ir atkarīga no gaismas un ūdens termālās stratifikācijas, ko ietekmē ūdens sajaukšanās dziļums (Wasmund u.c. 1998). Izteikta stratifikācija var palielināt kramaļģu grimšanu, savukārt kustīgie dinoflagelāti ūdens virsējā slānī var pārvietoties un uzturēties ilgāku laiku (Olli 1999; Olli & Heiskanen 1999; Wasmund u.c. 1998). Šajā pētījumā pavasara virsmas temperatūru un ūdens blīvuma atšķirības būtiski neietekmēja kramaļģu un dinoflagelātu attiecības izmaiņas, tādēļ pavasara fitoplanktona sugu sastāvu ietekmēja citi faktori, piemēram, gaisma.

Pavasaros pēc aukstām ziemām jau zemledus apstākļos intensīvi attīstās arktiskās kramaļģes, izteikti *A. taeniata* (Wasmund u.c. 1998). Arī Rīgas līcī pirmajos pētījuma septiņos gados novēroja zemas ūdens temperatūras un augstu kramaļģu proporciju, bet dinoflagelāti, paaugstinoties ūdens temperatūrai, pieauga no 1993. līdz 2001. gadam. Tomēr pēdējos gados, sākotnēji novērotā saikne ar aukstajām ziemām neapstiprinājās (3. att.; 5. A att.), lai šo parādību izskaidrotu, acīmredzami nepieciešama papildus detalizētāka pavasara sukcesijas analīze.

Agrākajos pētījumos līcī plaši apskatīta DIN:DIP attiecības ietekme uz pavasara „ziedēšanu”, taču tikai dažos analizēta DSi ietekme. Līdz šim veikto pētījumu secinājums ir, ka galvenais pavasara „ziedēšanu” ierobežojošais elements līcī ir slāpekļis, taču piekrastes rajonos, kas vairāk pakļauti barības vielu ieplūdei no sauszemes, limitējošie varētu būt fosfāti (Tamminen & Seppälä 1999). Atrodami arī pretēji uzskati, ka silikāti, iespējams, neietekmē (Olli & Heiskanen 1999) un ietekmē (Yurkovskis u.c. 1999; Pöder u.c. 2003) kramaļģu attīstību. Kopumā šā pētījuma ietvaros, 14 ziemās no 23 DIN attiecībā pret DSi bija pārpalikumā, savukārt DIP ziemas-pavasara periodā visu laiku bija zemāks par Redfīlda attiecību (5. att.). Līdz ar to, pretēji iepriekš secinātajam, konstatēts, ka maijā fitoplanktona pavasara „ziedēšanu” galvenokārt limitēja fosfors, bet vēlāk, pavasara „ziedēšanas” nobeiguma stadijā limitējošais elements kramaļģēm kļuva slāpekļis vai silīcijs, jo salīdzinot ar pēdējiem, fosfāti tiek relatīvi ātrāk atjaunoti. Korelācijas analīze uzrādīja, ka gan DIP, gan DSi ierobežo pavasara sabiedrību, DIP limitējot kopējo biomasu (8. att.) un zemai DSi koncentrācijai nosakot kramaļģu un dinoflagelātu attiecību (10. att.). Šie rezultāti sakrīt ar eksperimentālajiem datiem (Egge 1998), kuros konstatēts, ka zemas fosfātu

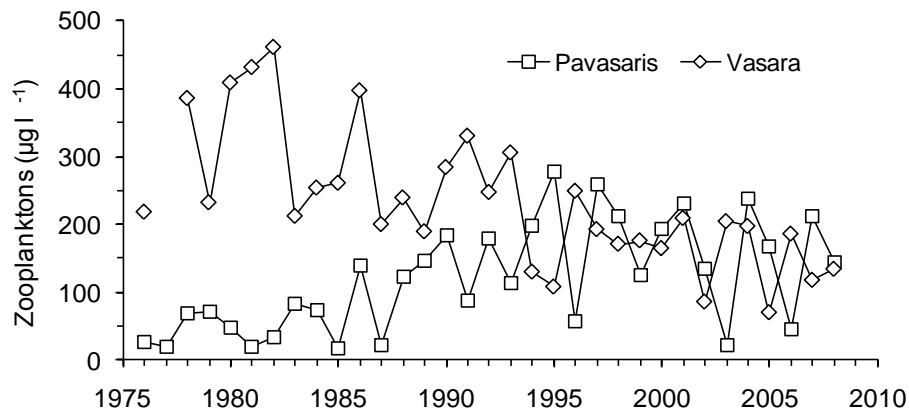
un silikātu koncentrācijas ierobežo kramaļģu augšanu. Gados pēc aukstām ziemām augstākas pavasara fitoplanktona biomasas varētu būt izskaidrojamas ar kūstošā ledus un sniega ieplūdušo DIP no sauszemes (4. att.).



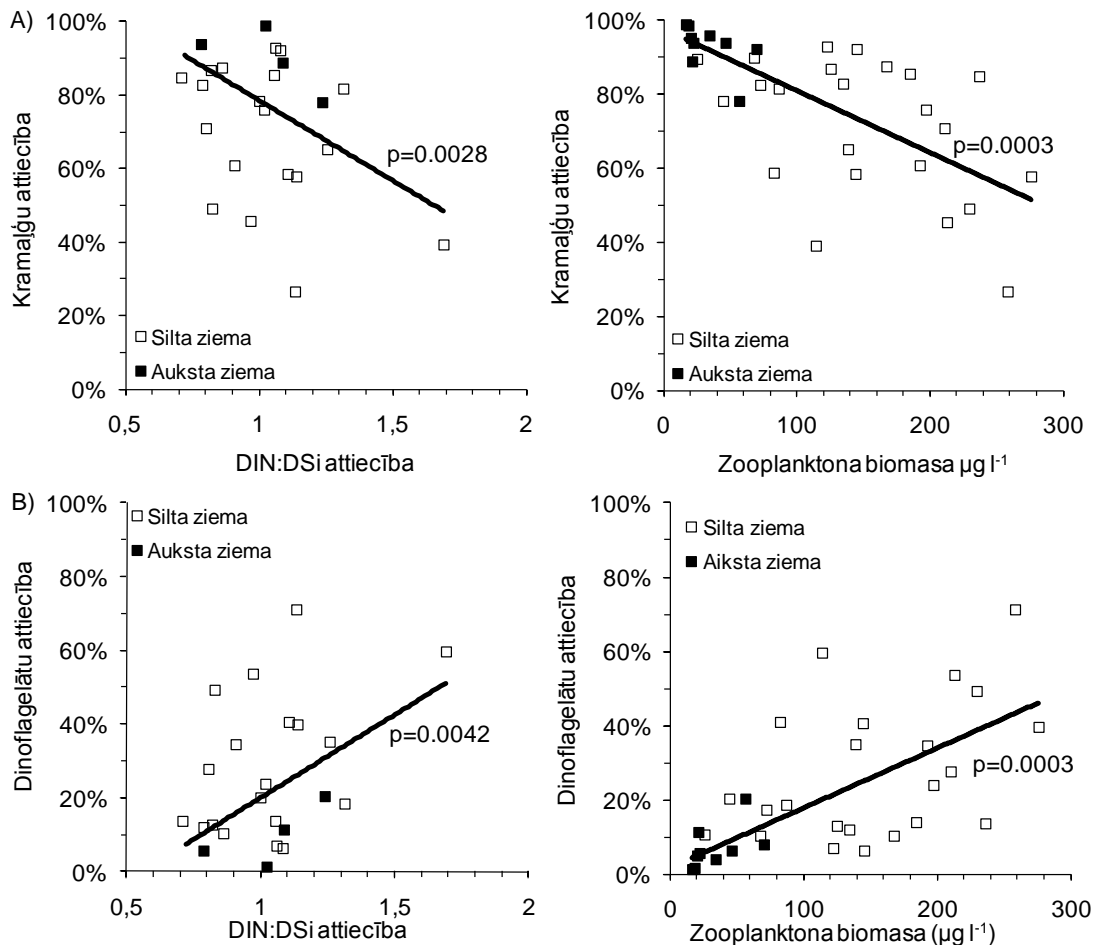
8.att. Fitoplanktona biomasas sakarība ar DIP ieplūdi pavasarī (aprīlis - maijs).

Pavasarī, mērenā klimata joslā, fitoplanktona biomasa ir pakļauta augšupejošai kontrolei (bottom - up control), jo zooplanktona biomasa ir zema un izēšanas faktora ietekme nav nozīmīga. Pēdējos gados licī divu dominējošo airkājvēžu *Acartia biflosa* un *Eurytemora affinis* biomasa pavasarī paaugstinājusies un sasniegusi vasaras biomasas lielumus (10. att.), taču, ņemot vērā zemo ūdens temperatūru, to iespējamais izēšanas ātrums (Huntley & Lopez 1992) bija zems, tikai aptuveni $38 \mu\text{g l}^{-1} \text{d}^{-1}$ un aptuvenā augšanas produktivitāte 33%. Tā kā zooplanktona biomasā airkājvēži pavasarī ir dominējošie, arī kopējais mezozooplanktona izēšanas ātrums ir zems, lai būtiski ietekmētu pavasara fitoplanktona sabiedrību. Maz ticamā iegūtā korelācija starp airkājvēžu biomasu un kramaļģu, dinoflagelātu attiecību (10. att.) ir noteikta nejauši un ir kā artefakts paraugu ievākšanas un pavasara „ziedēšanas” perioda atšķirībām dažādos gados. Parasti pavasara ziedēšanas sākuma un kulminācijas fāzē dominē kramaļģes, bet nobeiguma fāzē pieaug dinoflagelāti (Wasmund u.c. 1998; Yurkovskis u.c. 1999), līdz ar to paraugos, kas ievākti „ziedēšanas” beigās iespējams bija vairāk dinoflagelātu un airkājvēžu, kas savstarpēji pozitīvi korelēja. Iespējams, ka augstākas pavasara temperatūras sekmē agrāku pavasara „ziedēšanu”, un kramaļģu nomaiņa ar dinoflagelātiem varētu korelēt ar temperatūru. Tomēr iegūtās korelācijas

starp pavasara fitoplanktona sugu sastāvu un temperatūru ir neskaidras un nebūtiskas. Dažos gados, ievērojami samazinoties temperatūrai, samazinājās arī kramaļģu daudzums, savukārt gados (piemēram, 1989, 1990, 2002 un 2005), kad temperatūra bija augstāka ($> 6\text{ }^{\circ}\text{C}$), arī to bija vairāk. Tajā pašā laikā, gados ($n = 14$) ar pavasara temperatūru $< 4,5$, novērotas augstas fitoplanktona biomasas ar ievērojamu kramaļģu pārsvaru ($> 70\%$). DIN:DSi attiecība, salīdzinot ar temperatūru, bija mazāk nozīmīgs kramaļģu un dinoflagelātu attiecības izskaidrojošais mainīgais lielums - kramaļģēm $p=0,0586$ un dinoflagelātiem $p = 0,0451$. Kopumā var secināt, ka pavasara „ziedēšanas” nobeiguma fāzē DSi limitē kramaļģu attīstību un kramaļģu nomaiņa ar dinoflagelātiem ir atkarīga no paraugu ievākšanas laika kādā no „ziedēšanas” fāzēm, ņemot vērā, ka dažos gados, ne vienmēr ar siltu ziemu, tā var iesākties agrāk.



9.att. Divu dominējošo airkājvēžu pavasara un vasaras biomasas daudzgadīgās izmaiņas.



10.att. Kramaļģu A), dinoflagelātu B) sakarība ar DIN:DSi attiecību un zooplanktona biomasu pavasarī (aprīlis - maijs).

Baltijas ziemeļu daļā, īpaši Somu līcī, katru gadu pavasaros novēro izteiktu dinoflagelātu *Scrippsiella/Woloszynskia* kompleksa „ziedēšanu”, aprīlī veidojot līdz 75% (virs 10×10^6 šūnas l^{-1}) no kopējās fitoplanktona biomasas, ko maija beigās pakāpeniski nomaina *P. catenata* (promocijas darbā iekļautā V publikācija). Kompleksā ietilpst trīs aukstu ūdeņu, cistas veidojošas dinoflagelātu viensūnu (15 - 30 μm) sugas *Scrippsiella hangoei*, *Biecheleria baltica* un *Gymnodinium corollarium*, ko klasiskajos monitoringa paraugos, izmantojot gaismas mikroskopiju, nav iespējams identificēt līdz sugai (Larsen u.c. 1995; Moestrup u.c. 2009; Sundström u.c. 2009). Visām šīm kompleksā ietilpstošajām sugām ir nedaudz atšķirīgas temperatūras un sāļuma prasības, kas varētu būt vieni no noteicošiem faktoriem to izplatībai Baltijas jūrā. Tomēr šīs prasības nav tik būtiski atšķirīgas un tāpēc sugas var būt sastopamas visā Baltijas jūrā, izņemot *B. baltica*, kas neaug, ja sāļums ir zemāks par 3 PSU un ūdens temperatūra pārsniedz 6 °C. Savukārt pārējās divas sugas var attīstīties arī tad,

ja temperatūra ir virs 10 °C (Sundström 2010). Datu analīze Rīgas līcī liecina, ka šie dinoflagelāti, salīdzinot ar Somu līci, ir sastopami reti (maksimālais šūnu skaits paraugā $0,1 \times 10^6$ šūnas l^{-1}), kaut arī ūdens sālums ir aptuveni vienāds. Tādējādi Rīgas līcī tas nav galvenais faktors, kas nosaka *Scrippsiella /Woloszynskia* kompleksa sugu izplatību. Faktori, kas sekmē šo sugu dominēšanu, joprojām ir neskaidri. Kā viens no iemesliem dinoflagelātu masveida attīstībai Somu līcī, ir ziemas-pavasara perioda DSi:DIN attiecības samazināšanās, savukārt Rīgas līcī šo biogēnu attiecība samazinās pavasara „ziedēšanas” nobeiguma fāzē, kad kramaļģes nomaina *P. catenata*. Dinoflagelātu cistas lielā daudzumā ir atrastas duļķainos sedimentos ar augstu organisko vielu koncentrāciju (Olli & Trunov 2010). Šāda veida sedimenti ir sastopami Rīgas līča centrālajā (40 – 55m) daļā (Stiebriņš & Vāling 1996), līdz ar to teorētiski šo sugu cistas ir sastopamas Rīgas līcī. Pieņēmuma apstiprināšanai jāveic papildus sedimentu pētījumi.

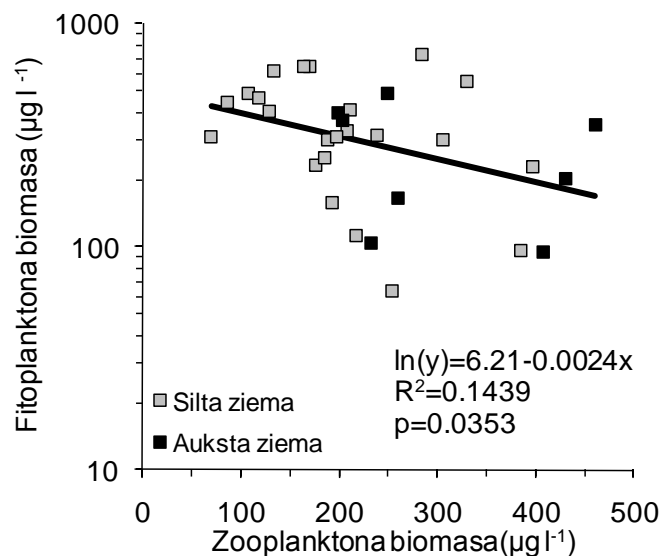
3.1.4. Vasaras sukcesija

Vasaras vidējā fitoplanktona biomasa, pretēji pavasarim, visa pētījuma perioda laikā dubultojās (5. B att.). Samazinoties kramaļģu un dinoflagelātu attiecībai vasaras biomasā, cianobaktēriju un zaļāļģu attiecība pieauga, izņemot pēdējos divos gados, lai gan absolūtos lielumos kramaļģu daudzums pieauga un dinoflagelātu biomasa palika nemainīga. Šī sakarība daļēji sakrīt ar auksto ziemu samazināšanās tendenci un nozīmīgas biomasas attiecības atšķirības novērotas tikai zaļāļģēm (3. tab.).

Piekrastes ekosistēmās, vasaras fitoplanktona sabiedrību kontrolē no barības ķēdes augšējie līmeņi (top - down control), jo paaugstinoties temperatūrai, palielinās airkājvēžu biomasa un to iespējamais izēšanas ātrums ir lielāks (Gasiūnaitė u.c. 2005; Chan u.c. 2006). Laika posmā līdz 1990. gadam aprēķinātais (Huntley & Lopez 1992) iespējamais airkājvēžu izēšanas ātrums bija aptuveni $200 \mu g l^{-1} d^{-1}$, savukārt pēc 2000. gada tikai $130 \mu g l^{-1} d^{-1}$. Airkājvēžu dienas iespējamais izēšanas ātrums 97% attiecībā pret vasaras fitoplanktona biomasu līdz 1990. gadam bija līdzvērtīgs pieejamajam fitoplanktona daudzumam, bet pēc 2000. gada tā sasniedza - tikai 30%. Divas airkājvēžu sugas, kas izmantotas pētījumā, veido ievērojamu daļu no vasaras mezozooplanktona biomasas (aptuveni 50%, Yurkovskis u.c. 1999), un šo sugu samazināšanos pēdējos gados (9. att.) varētu kompensēt citu mezozooplanktona sugu pieaugums, kas tomēr dabā netika novērots (A. Ikaunieces personīgais komentārs). Līdz ar to, iespējams nozvejas ietekmē (Casini u.c. 2009) vai arī eitrofikācijas

samazināšanās gadījumā (Duarte u.c. 2009), varētu samazināties airkājvēžu biomasa, kā rezultātā samazinās arī iespējamais mezozooplanktona izēšanas ātrums.

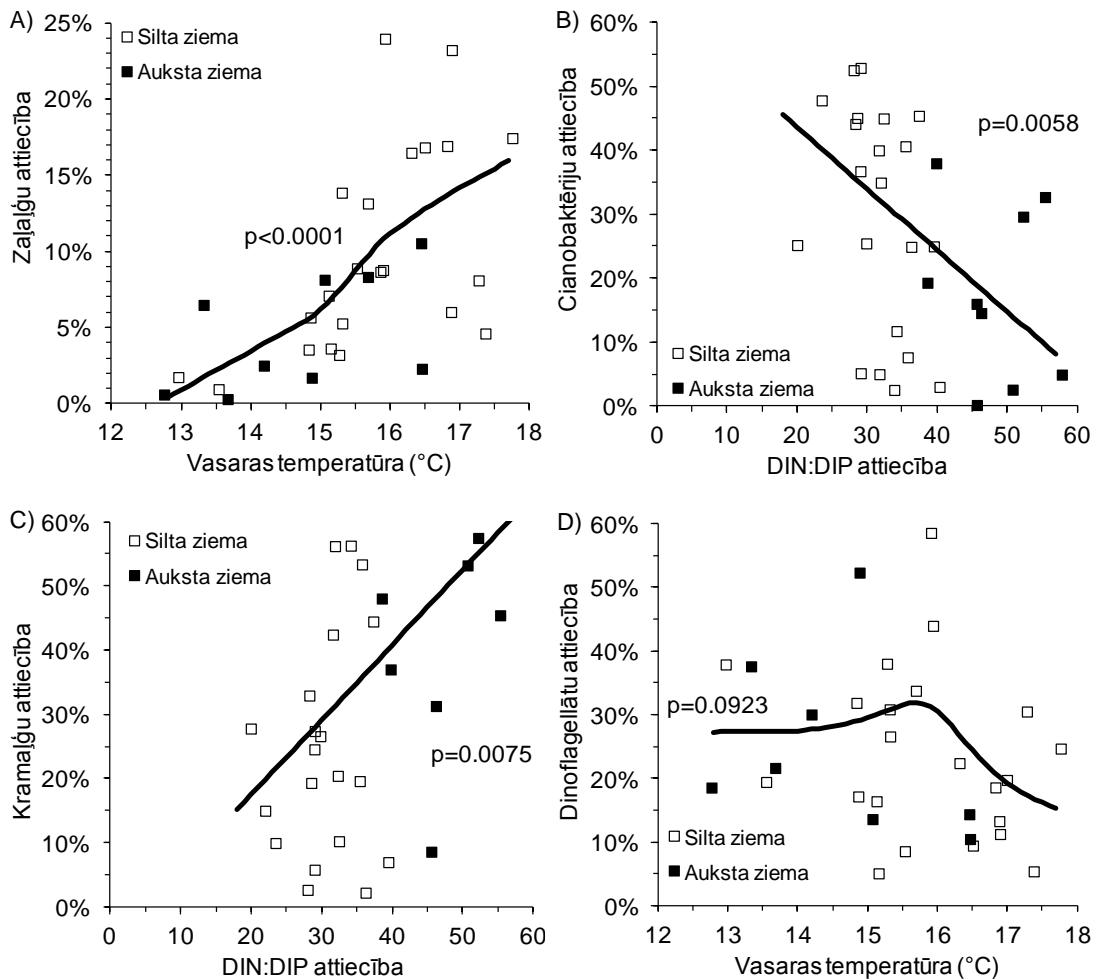
Galvenie literatūrā minētie faktori, kas ietekmē vasaras fitoplanktona attīstību un sugu sastāvu, ir temperatūra, DIN un DIP koncentrācijas (Rydin u.c. 2002; Moisander u.c. 2003; Suikkanen u.c. 2007; Paerl & Huisman 2008). Baltijas jūras atklātajā daļā temperatūra ir galvenais faktors, kas sekmē cianobaktērijas *Nodularia spumigena* vairošanos (Kanoshina u.c. 2003), turpretim Somu līcī cianobaktērijas *Aphanizomenon* spp. augšanu nosaka DIN (Jaanus & Pellikka 2003). Kā vissvarīgākie noteicošie faktori Baltijas jūras atklātajā daļā un Somu līcī vasaras fitoplanktona struktūrai ir temperatūra un ziemas DIN koncentrācijas (Sukkanen u.c. 2007). Savukārt, Rīgas līcī iepriekš novērots, ka vasaras fitoplanktona sugu sastāvs ir atkarīgs no konkrētajā brīdī pieejamām barības vielām (Yurkovskis u.c. 1999). Rīgas līča daudzgadīgo monitoringa datu analīze apstiprina iepriekšminētos pieņēmumus, ka temperatūra un ziemas DIN/DIP attiecība ir divi galvenie vasaras fitoplanktona struktūru noteicošie faktori. Savukārt kopējā fitoplanktona biomasa, pieaugot zooplanktona daudzumam, samazinās (11. att.)



11.att. Fitoplanktona biomasas sakarība ar zooplanktona biomasu vasarā (jūnijs-septembris).

Kā jaunums šajā pētījumā ir tas, ka divi neatkarīgi, fitoplanktona struktūru noteicošie mehānismi ietekmē divu funkcionālo grupu veidošanos: 1) samazinoties ziemas-pavasara DIN/DIP attiecībai, tiek sekmēta kramalģu nomaiņa ar slāpekli fiksējošām

pavedienvēda cianobaktērijām un 2) temperatūra nosaka zaļāļģu pārsvaru pār dinoflagelātiem – temperatūrai paaugstinoties virs 15,5 °C, dinoflagelātu biomasa nepieaug un paliek nemainīga (12. att.).



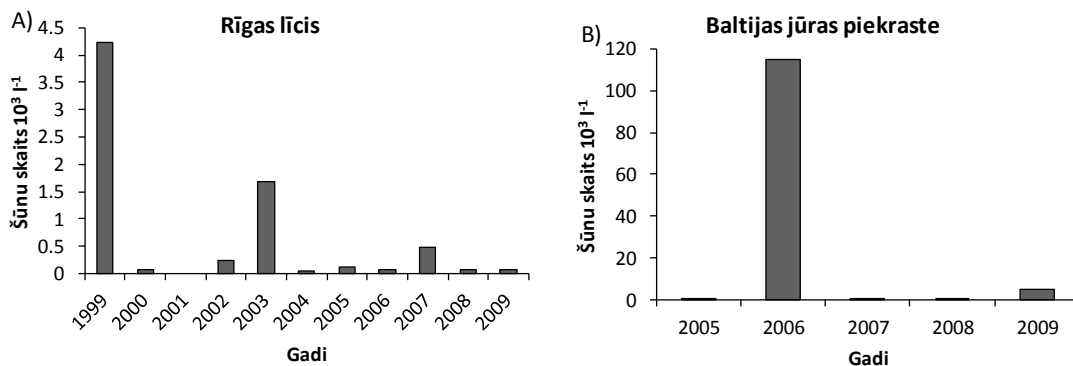
12.att. Zaļāļģu A), cianobaktēriju B), kramaļģu C), dinoflagelātu D) sakarība ar vides faktoriem vasarā (jūnijs - septembris).

Rīgas līcī veiktie eksperimenti parāda, ka līcis vasarā, kad DIN un DIP virsējā sajauktajā slānī ir pilnībā patērēti, ir slāpekļa limitēts (Balode u.c. 1998; Tamminen & Seppälä 1999; Pöder u.c. 2003), bet DSi vienmēr ir pieejams un fitoplanktona sugu sastāvu nelimitē. Relatīvi zemā ziemas - pavasara DIN:DIP attiecība, iespējams, pastiprina šo slāpekļa limitāciju un DIP, kas vidē reģenerējas ātrāk, sekmē Rīgas līcī bieži sastopamās slāpekli fiksējošās cianobaktērijas *A. flos-aquae* attīstību. Baltijas jūrā vasaras fitoplanktona sugu sastāvā no piekrastes uz atklāto daļu, temperatūras un ziemas DIN koncentrāciju izmaiņu rezultātā, novēro nelielu, pakāpenisku kramaļģu

nomaiņu ar dinoflagelātiem (Suikkanen u.c. 2007). Rīgas līča datu analīze parāda (12. att.), ka pieaugot slāpekļa limitācijai, iespējama kramaļģu nomaiņa ar cianobaktērijām, dinoflagelātu attiecība nemainās, temperatūrai palielinoties virs 15,5 °C, savukārt zaļāļģu proporcija, paaugstinoties temperatūrai, pieaug, ko apstiprina arī pētījumi Baltijas jūrā (Gasūnaité u.c. 2005). Rīgas līcī visbiežāk sastopamās zaļāļģes (*Oocystis* spp. un *Monoraphidium contortum*) raksturotas kā saldūdens izcelsmes sugas, kas var augt arī iesāļos ūdeņos (Balode u.c. 1998). Zaļāļģu proporcijas izmaiņas, tām pieaugot (7. B att.), iespējams nav saistītas ar saldūdens ieplūdi, jo tā pētījuma perioda laikā nav mainījusies (4. att.). Salīdzinot ar dinoflagelātiem, zaļāļģēm ir augstāks temperatūras optimums un tās ievērojami ātrāk aug (Seip & Reynolds 1995). Piemēram, *Oocystis* spp. 18 °C temperatūrā augšanas ātrums pārsniedz vienu dalīšanās reizi (Balode u.c. 1998), bet dinoflagelātiem tas ir zemāks. Tādējādi, temperatūra un augšanas ātrums varētu būt vieni no galvenajiem faktoriem, kas izskaidro gandrīz pretējās temperatūras un zaļāļģu, dinoflagelātu attiecības.

Barības vielu attiecību maiņa un mijiedarbība ar citiem faktoriem var sekmēt jaunu invazīvo sugu attīstību. Baltijas jūrā vienīgā invazīvā, potenciāli toksiskā dinoflagelātu suga *Prorocentrum minimum* ir sastopama regulāri vasaras otrajā pusē un rudens sākumā. Pirmās ziņas par šo dinoflagelātu Ziemeļeiropas piekrastes ūdeņos iegūtas jau 1976. g. (Smayda 1990). 1979. g. tas masveidā „ziedēja” Skageraga rajonā, 1981. g. sasniedza Kategatu un 1982. g. *P. minimum* konstatēts Baltijas jūras Belta šaurumu rajonā (Edler u.c. 1982). Dinoflagelāta izplatība turpinājās ziemeļu virzienā, 1983. g. Ķīles fjordā (Kimor u.c. 1985) un 1989. g. to konstatēja visā Baltijas jūras dienvidu daļā un Gdaņskas līcī (Mackiewicz 1995). Laika posmā no 1988. līdz 1993. g. Baltijas jūras dienvidu un centrālajā daļā dinoflagelāts bija dominējošā vasaras suga (Hajdu u.c. 2000). Pakāpeniski izplatoties tālāk, *P. minimum* 1993. g. novērots Somu līcī, 1997. g. Tallinas līča centrālajā daļā (Hajdu u.c. 2000, monitoringa dati). Rīgas līcī pirmo reizi tas konstatēts 1999. g. un Latvijas Baltijas jūras piekrastes daļā tikai 2005. g., jo regulāri monitoringa pētījumi veikti kopš 2004. g. (13. att.) (promocijas darbā iekļautā IV publikācija). Veids, kā *P. minimum* iecēlojis Baltijas jūrā ir neskaidrs. Ar kuģu balasta ūdeņiem šūnas var tikt pārvietotas tūkstošiem kilometru attālumā (Pertola 2006) vai arī var pārvietoties ūdens plūsmu ietekmē (Tyler & Seiliger 1978). Ņemot vērā *P. minimum* pakāpenisko ienākšanu un kļūšanu par regulāru vasaras fitoplanktona sugu, iespējams, ka tas ir iecēlojis no Ziemeļjūras dabiskā ceļā (Hajdu u.c. 2000).

Baltijas jūrā *P. minimum* maksimālais šūnu skaits konstatēts Gdaņskas līcī, kad „ziedēšanas” laikā tas sasniedza 350×10^6 šūnas l^{-1} un veidoja 98% no fitoplanktona kopējās biomasas (Witek & Pliński 2000). Savukārt Latvijas Baltijas jūras piekrastes daļā maksimālo lielumu 154×10^3 šūnas l^{-1} novēroja 2006. g., kas bija 45,5 % no kopējās biomasas. Rīgas līcī noteiktais maksimālais šūnu skaits 1999. g. bija ievērojami mazāks – $4,24 \times 10^3$ šūnas l^{-1} , veidojot tikai 5,8 % no kopējās fitoplanktona biomasas (13. A att.). Pārējos gados sugas attīstības intensitāte ievērojami variēja pa gadiem, kopējā biomasā parasti nepārsniedzot 1%, izņemot 2003. g. - 2,7 % (13. att.).



13.att. *Prorocentrum minimum* maksimālais šūnu skaits A) Rīgas līcī, B) Baltijas jūras piekrastē.

P. minimum raksturīga plaša sāļuma un temperatūras tolerance, tādēļ sāļums un temperatūra nav galvenie faktori, kas nosaka šīs sugas attīstību (Hajdu u.c. 2000). Viens no iemesliem, kādēļ šī dinoflagelāta ir sekmīgi iedzīvojušies Baltijas jūrā, ir tās spēja attīstīties vidē ar augstām kopējo barības vielu koncentrācijām. Datu analīze Meklenburgas un Somu līcī uzrāda *P. minimum* pozitīvu sakarību ar kopējo fosfora un slāpekļa koncentrāciju (Hajdu u.c. 2000). *P. minimum* ir miksotrofa suga (Stoecker u.c. 1997) un dažādu eksperimentu rezultāti liecina, ka tā veiksmīgi konkurē apstākļos, kad vidē pilnībā ir patērētas neorganiskās vielas, var izmantot ar upēm ienestās organiskās barības vielas (Granéli & Moreia 1990, Carlsson u.c. 1999; Gilbert u.c. 2001; Pertola u.c. 2005; Hu u.c. 2011). Arī silīcijam ir liela nozīme *P. minimum* attīstībā, uzrādot negatīvu savstarpējo korelāciju (Pertola u.c. 2005). Silīcija un dinoflagelāta mijiedarbība nav tieša, jo, piemēram, Meklenburgas līcī, tas sekmīgi vairojās pie augstām silīcija koncentrācijām, turpretī Somu līcī pie izteikti zemas

biogēna vērtības arī novērota blīva *P. minimum* populācija, līdz ar to, iespējams, silīcijs un savstarpējā mijiedarbība ar citiem faktoriem nosaka atšķirīgus mehānismus, kas sekmē *P. minimum* attīstību dažādos Baltijas jūras reģionos (Hajdu u.c. 2005).

Masveidā savairojoties, dinoflagelāti var kavēt citas vietējās fitoplanktona sugas augšanu, piemēram, eksperimentos iegūts, ka *P. minimum* „ziedēšana” seko kramaļģes *Skeletonema costatum* masveida attīstībai, kas novērots arī Baltijas jūrā (Heil u.c. 2005; Pertola 2006; Hu u.c. 2011). Nosakot *P. minimum* ietekmi uz vidi Baltijas jūrā, izmantojot biopiesārņojuma indeksu (Olenin u.c. 2007), tā iedarbība, pirmajā, sugas ienākšanas posmā – 1980. – 1984. g. (izdalīts izmantojot Reise u.c. 2006 struktūru) bija vāja, izplešanās fāzē – 1995. - 1999. g. tā dažādos reģionos variēja, no ietekmes pilnīga trūkuma līdz ļoti nozīmīgai, kad *P. minimum* veidoja 98% no fitoplanktona kopējās biomasas. Arī pielāgošanās posmā – 2000. – 2004. un 2005. – 2008. g. dinoflagelāts uzrādīja ietekmes neesamību vai vāju līdz vidēju ietekmi (Olenina u.c. 2010). Analizējot Rīgas līča *P. minimum* maksimālos lielumus, tam nav bijusi jebkāda ietekme, bet Latvijas Baltijas jūras piekrastes daļā 2006. g., kad sugas daudzums bija 45,5 % fitoplanktona kopējā biomasā, ietekme uz ekosistēmu novērtēta kā vidēja. Kopumā, kaut arī Baltijas jūrā aprēķināta ļoti nozīmīga *P. minimum* teorētiska ietekme, netika novēroti toksīnu ietekmes gadījumi, kā arī kaskādes efekta iedarbība uz citiem barības ķēdes trofiskajiem līmeņiem, kā bentosa organismiem vai zivīm, taču ir zināms, ka palielinoties tā blīvumam, tika pārtraukta citu fitoplanktona sugu ziedēšana (Pertola 2006).

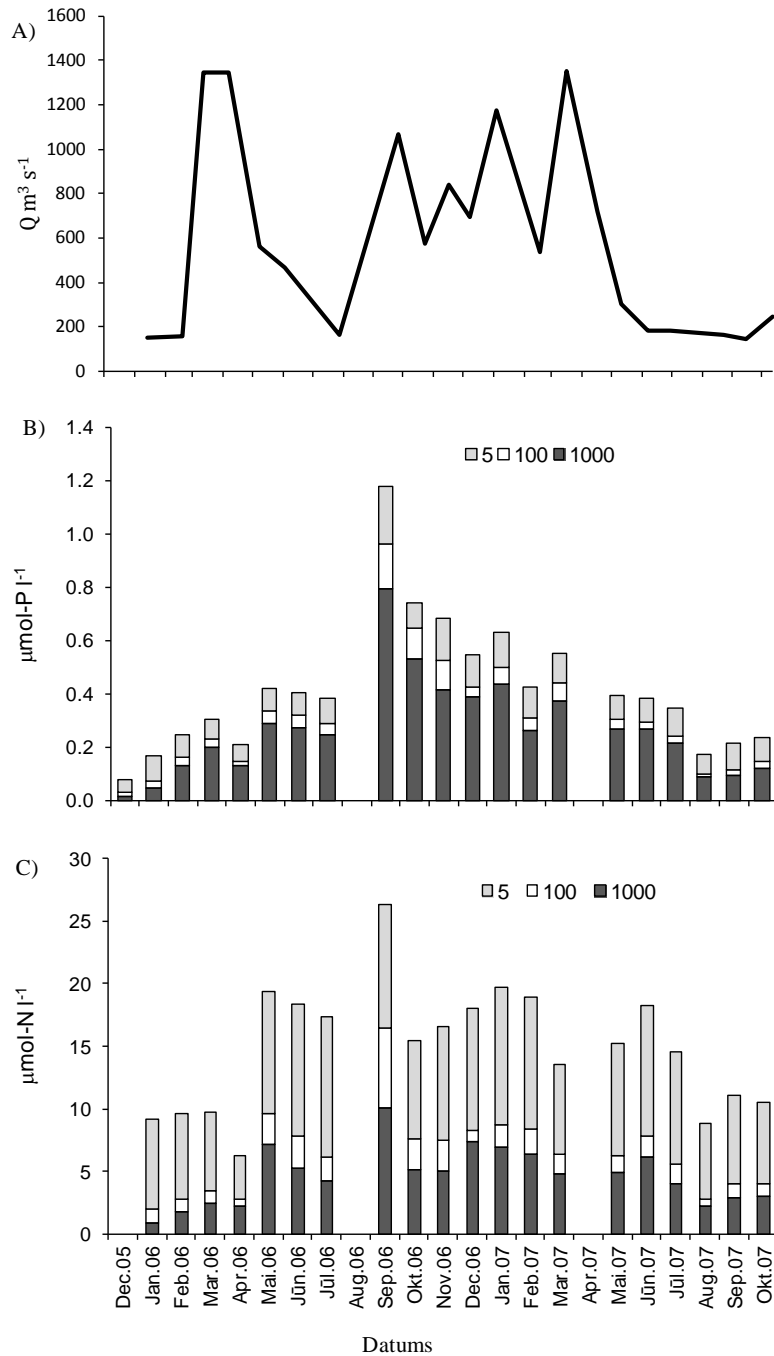
3.2. Upes ienesto, dažādas molekulmasas, organisko vielu bioloģiskā pieejamība Rīgas līča piekrastes fitoplanktonam

Nodaļa balstīta uz II publikācijā (manuskriptā) paustajiem pētījuma rezultātiem. Vispirms raksturotas barības vielu koncentrācijas Daugavas upes ūdenī, barības vielu koncentrācijas eksperimenta laikā un analizēta fitoplanktona atbildes reakcija uz dažādas molekulmasas izšķīdušajām organiskajām vielām pavasara, vasaras un rudens sezonās.

Daugavas ūdenī noteiktā kopējā slāpekļa (TN) koncentrācija variēja no 53 (augustā 2007. g.) līdz 183 (aprīlī 2006. g.) $\mu\text{mol l}^{-1}$ un korelēja ($R^2 = 0,41$) ar upes noteces intensitāti, kas liecināja, ka notece varētu būt galvenais TN daudzuma regulējošais faktors. Vidēji 47% no TN veidoja neorganiskie slāpekļa savienojumi

(DIN) – 16 - 67 $\mu\text{mol l}^{-1}$ un pārējo daļu – organiskie slāpekļa savienojumi (DON), no kuriem savukārt 34% bija maza izmēra izšķīdušās organiskās vielas (DOM) - < 5 kDa – 24 - 48 $\mu\text{mol l}^{-1}$. Noteiktās DON koncentrācijas ievērojami variēja, neuzrādot ne sezonālu raksturu, ne atbilstošu korelāciju ar upes noteci (14. att.). Turpretī DIN koncentrācijas uzrādīja izteiktu sezonālu raksturu ar augstākām vērtībām ziemā, zemākām vasarā, ko izskaidro korelācija ar upes noteci. Agrākajos pētījumos par upes ienesto DOM (Benner u.c. 1997) noteikts, ka lielāko daļu DOM, kas ieplūst ar saldūdeņiem piekrastes ekosistēmās, veido liela izmēra - > 1000 kDa - DOM, tomēr konkrētajā pētījumā lielākā daļa DON bija maza izmēra DOM, kas mazāka par 5 kDa. Diemžēl šajā eksperimentā nebija iespējams noskaidrot, kā fitoplanktons atsevišķi izmanto konkrēto maza izmēra DON, jo tehnisku ierobežojumu dēļ tie nebija frakcionējami, un tāvad fitoplanktona šūnas reaģēja uz visa veida DOM vai neorganiskajām vielām, kas izkļuvas caur 5 kDa filtriem.

Kopējā fosfora (TP) koncentrācija Daugavas upes ūdenī bija robežās no 1,48 (augusts 2007. g.) līdz 3,27 (septembris 2006. g.) $\mu\text{mol l}^{-1}$. Līdzīgi kā slāpeklim, no TP vidēji 71% bija neorganiskie fosfora savienojumi (DIP) - 0,57 - 2,34 $\mu\text{mol l}^{-1}$ un nepastāvēja korelācija starp organiskajiem fosfora savienojumiem (DOP) un upes noteci (14. att.). Maza izmēra DOM - > 5 kDa un 100 - 1000 kDa - DOP veidoja 16-24% no TP un nevienā no DOM izmēru klasēm nedominēja. Eksperimenta laikā fosfātu noteikšanas metodikā atklājās būtisks trūkums, kas sarežģīja fosfātu neorganiskās un organiskās frakcijas atdalīšanu paraugos. Nefiltrētā paraugā vidēji 71 (32 - 91)% no TP bija DIP, izfiltrējot caur GF/F filtriem vidēji tika aizturēts 11% DIP, bet cauri visu izmēru filtriem DIP vidēji tika aizturēts 44 (5,6 - 76)%. Tas norāda, ka daļa DIP, kas ar upēm tiek ienests Rīgas līcī, iespējams, atrodas uz daļiņām absorbētā veidā. To apliecina fakts, ka lielāko daļu DOP saturēja liela izmēra (> 1000 kDa) DOM, kurā ietilpst sīkas organiskās daļiņas ar samērā augstu spēju absorbēt DIP un kas var izkļūt caur GF/F filtriem. Sakarība ($R^2 = 0,6$) starp liela izmēra DOP un upes noteci parāda, ka daļiņas ar absorbēto DIP visticamāk ieplūst upēs, galvenokārt izskalojoties augsnes virskārtai. Arī maza izmēra DOM var daļēji saturēt polifosfātus vai labilās organiskās daļiņas, kas papildina fosfātu apjomus, tos pastiprināti izmantojot dažāda veida reaģentos.



14.att. Daugavas upes notece A), izšķīdušā organiskā fosfora B) un slāpekļa C) koncentrācijas Daugavā.

Eksperimenta laikā nomērītās biogēnu koncentrācijas parādīja, ka pavasarī pārpalikušais DIP uzkrājās visās eksperimenta sērijās, izņemot kontroli, kur tā vērtība, fitoplanktona aktivitātes rezultātā, nedaudz samazinājās (4. tab.). Savukārt vasaras un rudens eksperimentā DIP tika patērēts visās sērijās, izņemot sērijā ar $\text{NO}_3^- + \text{PO}_4^{3-}$ bagātinājumu, kur tas eksperimenta beigās vēl bija pieejams un saskaņā ar vielu

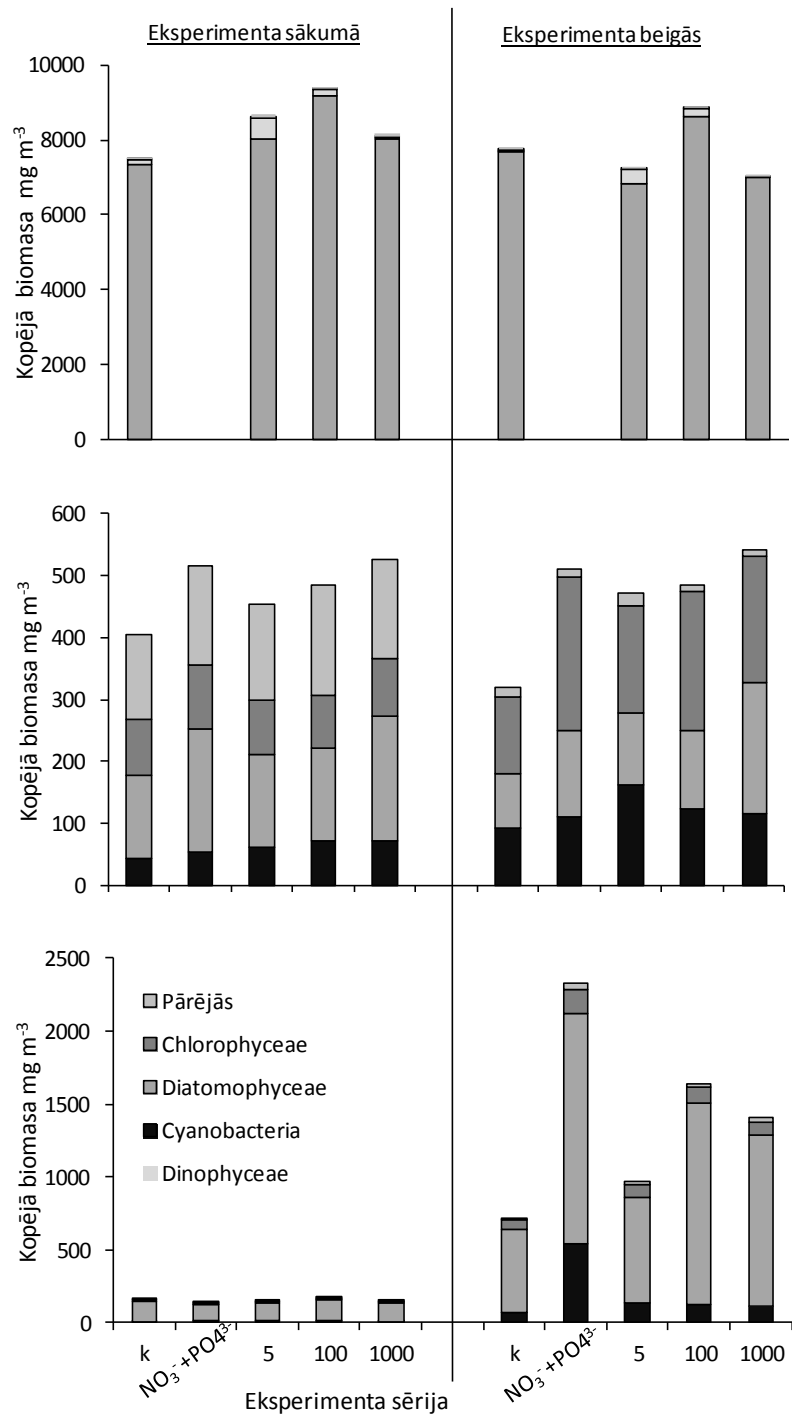
patēriņa aprēķiniem, visu eksperimenta laiku tika akumulēts. Pretēji DIN, DIP koncentrācijas visās sezonās samazinājās, izņemot sērijā ar $\text{NO}_3^- + \text{PO}_4^{3-}$ piejaukumu, kurā rudens eksperimenta beigās vēl konstatēja fosfātus (4. tab.). Līdzīgi kā nitrātiem+nitrītiem, vielu patēriņa aprēķini liecināja, ka DIP tika patērēts visa rudens eksperimenta laikā.

4. tabula

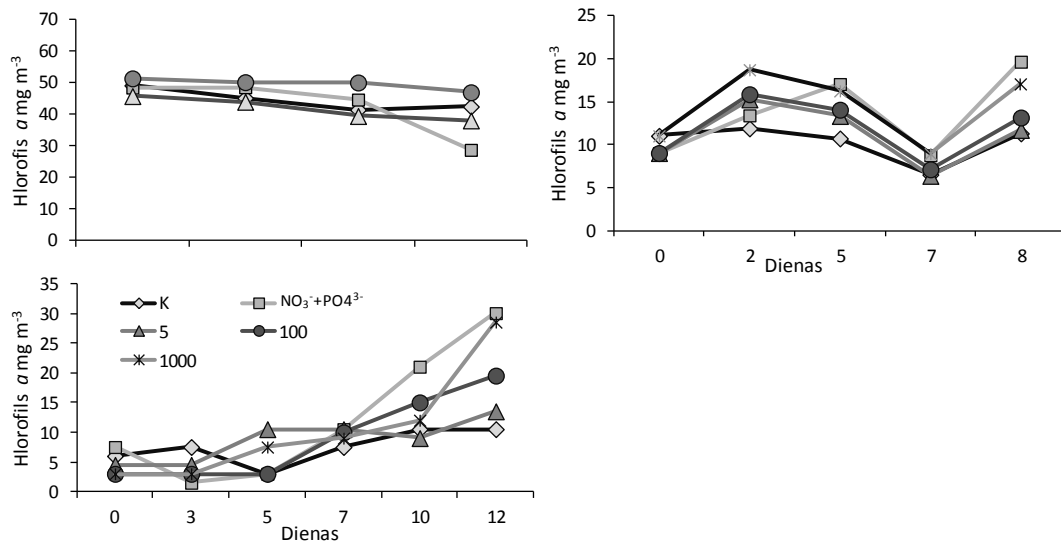
Biogēnu koncentrācijas eksperimenta sākumā un beigās

	Parametrs $\mu\text{mol l}^{-1}$	Bagātinājumi									
		Kontrole		$\text{NO}_3^- + \text{PO}_4^{3-}$		enrichment		enrichment		DOM > 1 kDa	
		Sākumā	Beigās	Sākumā	Beigās	Sākumā	Beigās	Sākumā	Beigās	Sākumā	Beigās
Pavasaris	NO_{2+3}^-	11,8	8,4	-	-	11,8	16,4	11,9	16,5	11,6	16,7
	TN	52,7	43,1	-	-	52,4	59,9	53,3	57,7	52,4	63
	PO_4^{3-}	0,15	0,07	-	-	0,16	0,08	0,14	0,08	0,16	0,15
	TP	1,38	1,09	-	-	1,3	1,16	1,38	1,15	1,4	1,46
Vasara	NO_{2+3}^-	5,6	3,3	5,6	13	5,5	2	6,3	4,7	6,5	3
	TN	48,1	39,2	45,9	49,1	44,7	44,1	45,8	43,3	46,5	48,2
	PO_4^{3-}	0,22	0,07	0,23	0,22	0,22	0,1	0,25	0,1	0,23	0,17
	TP	1,21	0,04	1,27	0,06	1,21	0,04	1,12	0,04	1,19	0,06
Rudens	NO_{2+3}^-	7	2	6,9	18	6,9	0,7	6,5	0,2	6,5	2,5
	TN	36,6	39,7	34,3	59,2	34,4	49,8	33,8	43,3	34,5	61,7
	PO_4^{3-}	0,59	0,17	0,46	1,15	0,45	0,24	0,43	0,31	0,51	0,48
	TP	1,45	0,79	1,17	2,47	1,2	0,8	1,13	0,89	1,165	1,56

Pavasara eksperimentā 97% no fitoplanktona kopējās biomasas dominēja kramaļģes (galvenokārt *A. taeniata*, *C. wighamii* un *T. baltica*) un visa eksperimenta laikā gan sugu sastāvs, gan kopējā biomasa un hlorofila *a* koncentrācija būtiski nemainījās (15. A att.; 16. A att.). Izmaiņas nenotika, jo sākuma paraugā noteiktais sugu sastāvs un tā daudzums liecināja, ka paraugs ir ievākts fitoplanktona attīstības kulminācijas fāzē (Yurkovskis u.c. 1999) un aļģu šūnas, iespējams, bija akumulējušas barības vielas un sasniegušas piesātinājuma līmeni (Thigstad & Sakshaug 1990). Tādējādi, pievienojot papildus barības vielas, biomasa nepieauga.



15.att. Fitoplanktona kopējās biomasas un taksonomisko grupu sadalījums eksperimenta sākumā un beigās, A) pavasarī, B) vasarā un C) rudenī .



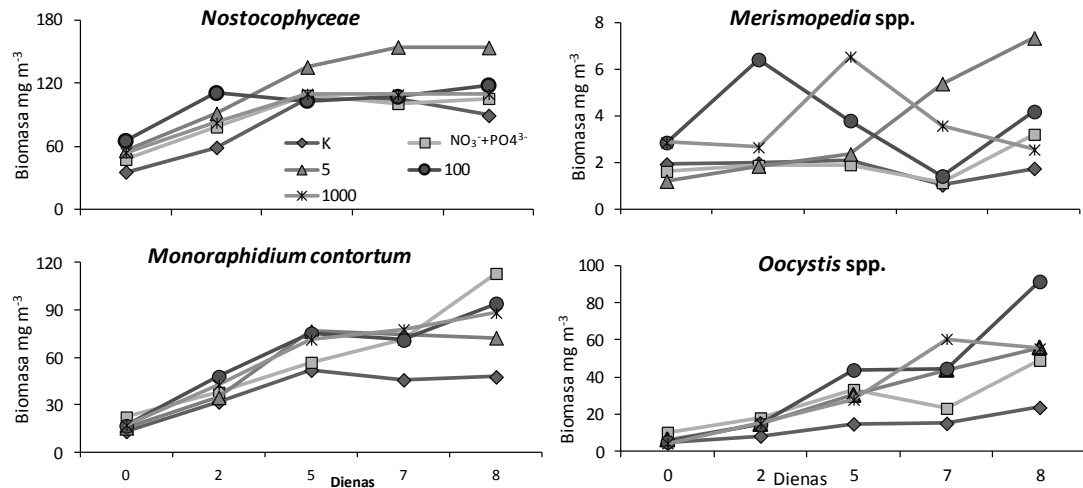
16.att. Hlorofila *a* koncentrācija eksperimenta laikā, A) pavasarī, B) vasarā un C) rudenī.

Vasaras eksperimenta sākumā fitoplanktona biomasu veidoja dažādas taksonomiskās grupas. Pēc piecām dienām fitoplanktona biomasa nemainījās, taču nedaudz palielinājās cianobaktēriju un zaļāļģu attiecība (15. B att.). Eksperimenta gaitā visās pievienojuma sērijās, izņemot kontroli, hlorofila *a* koncentrācija pieauga, taču septītajā dienā tā ievērojami samazinājās, kam atkal sekoja pieaugums un koncentrācijas bija aptuveni 3 reizes zemāka nekā pavasarī (16. C att.). Zaļāļģes *M. contortum* un *Oocystis* spp. pakāpeniski pieauga visās eksperimenta sērijās, eksperimenta beigās sasniedzot visaugstāko biomasu *M. contortum* bagātinājumā ar neorganiskajām vielām un *Oocystis* spp. - ar maza izmēra (100 - 1000 kDa) DOM, kas norāda, ka zaļāļģes spēj izmantot visa veida neorganiskās un organiskās barības vielas (17. C; D att.). Novērotais sakrīt ar lauka mērījumiem Baltijas jūras ziemeļu daļā, kur *M. contortum* pozitīvi reaģēja uz dabisku barības vielu gradientu – palielinoties barības vielu daudzumam, tā biomasu pieauga (Kuosa 1988). Līdzīgi, kā iepriekšminētās zaļāļģes, arī cianobaktēriju *Nostocophyceae* (galvenokārt 2-3 μ m *Aphanocapsa* spp.) biomasu palielinājās visās eksperimentu sērijās, maksimālo lielumu, eksperimenta beigās, uzrādot bagātinājumā ar maza izmēra (5 - 100 kDa) DOM (17. A att.). Arī agrākie Rīgas līča pētījumi parāda, ka maza izmēra organiskajām vielām, īpaši DON, ir būtiska nozīme cianobaktēriju *Microcystis* spp. (*Aphanocapsa* spp. sinonīms – Hällfors 2004) augšanā (Maestrini u.c. 1999). Pirmo reizi no eksperimentā konstatētajām sugām, tika atklāts, ka tikai sīku šūnu izmēru

kolonijveida cianobaktērijas *Merismopedia* ģints sugas spēj izmantot visu izmēru DOM ar sekmīgāku maza izmēra organisko vielu patērēšanu eksperimenta beigās. Šī aļģu spēja iespējams, saistīta ar šūnu fizioloģisko stāvokli, tomēr eksperimenta specifika šo pieņēmumu nevarēja pilnībā apstiprināt (17. B att.).

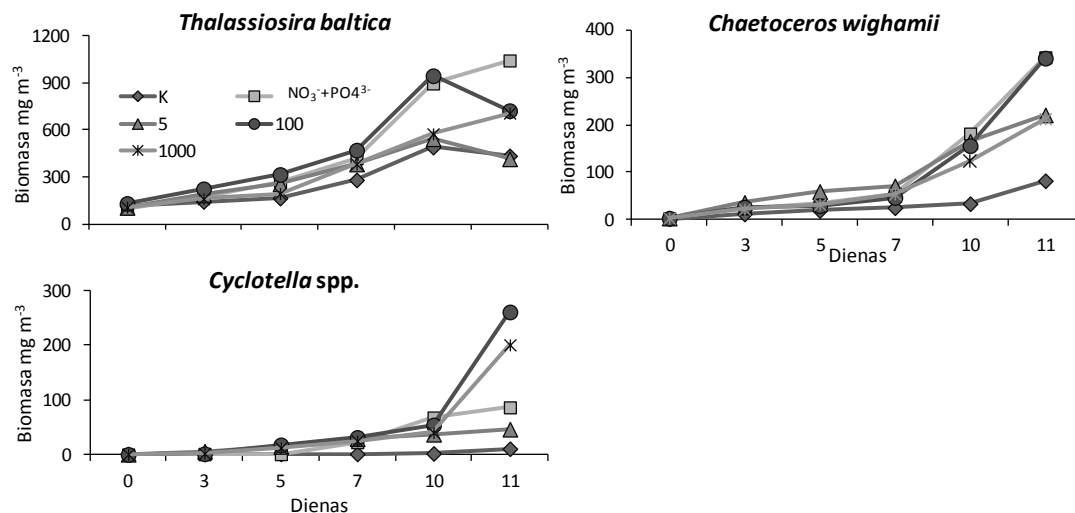
Rīgas līcī vasaras sukcesijā viena no dominējošām cianobaktēriju sugām ir *A. flos-aquae* (Yurkovskis u.c. 1999). Eksperimenta laikā tā veidoja tikai 2% no fitoplanktona kopējās biomasas un nereaģēja uz neorganisko vai organisko vielu bagātinājumiem. Tas varētu būt saistīts ar DIN:DIP attiecību, kas eksperimenta laikā variēja vidēji no 23 līdz 79. Šīs attiecības vērtība bija aptuveni 2 reizes augstāka nekā pētījumā Somu līcī, kad augstākas *A. flos-aquae* biomasas novēroja pie DIN:DIP molārās attiecības, kas nepārsniedza 10 (Laamanen & Kuosa 2005).

Fitoplanktona sugu aktivitāte visās bagātinājuma sērijās bija zema, jo biogēno vielu patēriņa aprēķini liecināja, ka pievienotie fosfāti uzreiz tika patērēti, kā rezultātā, iespējams, izveidojās fosfora limitācija. Literatūrā atrodami vairāki pētījumi, kas demonstrē, ka fosfora limitētos apstākļos heterotrofajām baktērijām piemīt efektīvāka spēja piesaistīt fosfātus un tādā veidā izkonkurēt cianobaktērijas (Moutin u.c. 2002; Tanaka u.c. 2003; Callieri 2010). Tādējādi veiktajā eksperimentā, iespējams, ka heterotrofās baktērijas un/vai pikocianobaktērijas ātri izmantoja visus pievienotos fosfātus, tādā veidā limitējot fitoplanktona augšanu. Agrāk veiktajā eksperimentā par upes ienesto organisko vielu ietekmi uz vasaras dinoflagelātiem Rīgas līcī, vairākas sugas šo vielu klātbūtnē reaģēja pozitīvi (Purina u.c. 2004). Minētā parādība šajā eksperimentā netika novērota, iespējams tādēļ, ka eksperimenta sākumā, dinoflagelātu daudzums fitoplanktona kopējā biomasā bija zemāks par 1% un eksperimenta laikā izmantotā temperatūra bija par augstu. Rīgas līča daudzgadīgo fitoplanktona datu analīze parādīja, ka dinoflagelātu biomasas pieaugumam optimālā temperatūra ir līdz 15,5 °C (promocijas darbā iekļautā I publikācija). Konkrētajā eksperimentā izmantotā temperatūra bija par diviem grādiem augstāka (aptuveni 17 °C; 17,5 °C) un dinoflagelātus izkonkurēja zaļalģes, kam raksturīgi augstāki temperatūras optimumi.



17.att. A) *Nostocophyceae*, B) *Merismopedia* spp., C) *Monoraphidium contortum* un D) *Oocystis* spp. biomasas vasaras eksperimenta laikā.

Rudens eksperimentā, līdzīgi kā pavasarī, fitoplanktona kopējā biomasā 70-90% apjomā dominēja kramaļģes - pamatā *T. baltica*, *C. wighamii* un *Cyclotella* spp.. Kopējā fitoplanktona biomasā un hlorofila *a* koncentrācija eksperimenta sākumā pieauga nedaudz, sākot no 7 dienas to pieaugums bija straujāks. Eksperimenta beigās, salīdzinot ar sākumu, biomasā pieauga vidēji par 10 un hlorofils *a* - 5 reizēm un bija attiecīgi 4 un 2 reizes zemāki nekā pavasarī (15. C; 16. C att.). Lēno fitoplanktona pieaugumu pirmajās 5 dienās varētu skaidrot ar dažu sugu spēju barības vielu limitācijas apstākļos savās šūnās uzkrāt ievērojamus daudzumus barības vielas, radot aizkavēšanos starp vienlaicīgu šūnas barošanu un augšanu, kā rezultātā novēro augšanas laika nobīdi (Collos 1986; Stolte & Riegman 1996). Intensīvāku fitoplanktona pieaugumu novēroja bagātinājumos ar neorganiskajām vielām. Visas trīs centriskās kramaļģes *T. baltica*, *C. wighamii* un *Cyclotella* spp. pozitīvi reaģēja uz maza izmēra (100 - 1000 kDa) DOM pievienošanu (15. C; 16. C; 18. att.). *Cyclotella* spp. biomasā ievērojami pieauga arī bagātinājumā ar liela izmēra (> 1000 kDa) DOM (17. C att.). Organisko vielu bagātinājuma sērijās biogēnu patēriņa aprēķini liecina, ka atšķirībā no DIP, DIN tika pilnībā patērēts, tādā veidā radot slāpekļa limitāciju. Fitoplanktonam pieaugot, bagātinājumos ar maza (100 - 1000 kDa) un liela (> 1000 kDa) izmēra DOM slāpekli tās varēja iegūt no šīm organiskajām vielām.



18.att. A) *Thalassiosira baltica* B) *Chaetoceros wighamii*, C) *Cyclotella spp.* biomasa rudens eksperimenta laikā.

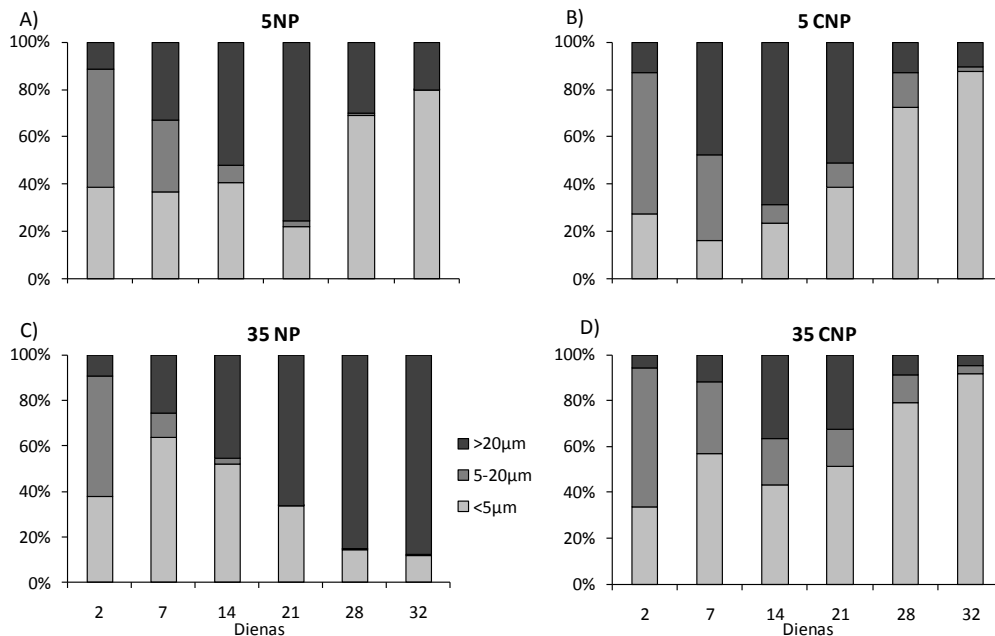
Kopumā eksperimenta rezultāti parāda, ka vasarā, neorganisko barības vielu limitācijas apstākļos, sīku šūnu izmēru kolonijveida cianobaktērijas labāk izmanto maza izmēra organiskās vielas. To skaitā cianobaktērijas *Merismopedia* spp. spēj uzņemt visu izmēru organiskās vielas, ar sekmīgāku maza izmēra organisko vielu patērēšanu vasaras eksperimenta beigās. Tomēr netieši eksperimenta rezultāti rosina domāt, ka vasaras periodā ūdenī esošās organiskās vielas vairāk svarīgas ir heterotrofajām baktērijām/pikocianobaktērijām nekā fitoplanktonam. Arī rudenī organiskās vielas varētu būt nozīmīgs papildinājums neorganiskajām vielām, jo dažas no galvenajām biomasu veidojošām sugām pozitīvi reaģēja uz maza un liela izmēra organiskajām vielām.

3.3. Iesāļu ūdeņu fitoplanktona reakcija uz organisko vielu pieaugumu ūdenī un tā ietekme uz atsevišķiem pelagiskās barības ķēdes līmeņiem

Nodaļa balstīta uz III publikācijā (manuskriptā) paustajiem pētījuma rezultātiem.

Eksperimenta sākumā kopējā **fitoplanktona biomasā** 87 – 98% dominēja divas aļģu izmēru grupas: organismi, kas mazāki par 5 μm, galvenokārt cianobaktērijas *Synechococcus* spp., un izmēru grupa no 5 – 20 μm - haptofītaļģes *Chrysochromulina* spp., prazinoģītaļģes *Pyramimonas* spp. un hrizofītaļģes *Pseudopediniella* spp. (19. att.). Eksperimenta vidū visos NP bagātinājumos vairāk kā 50% pārkumā bija kramaļģes *Chaetoceros ceratosporus* un *Nitzschia intermedia*, kas veidoja izmēru

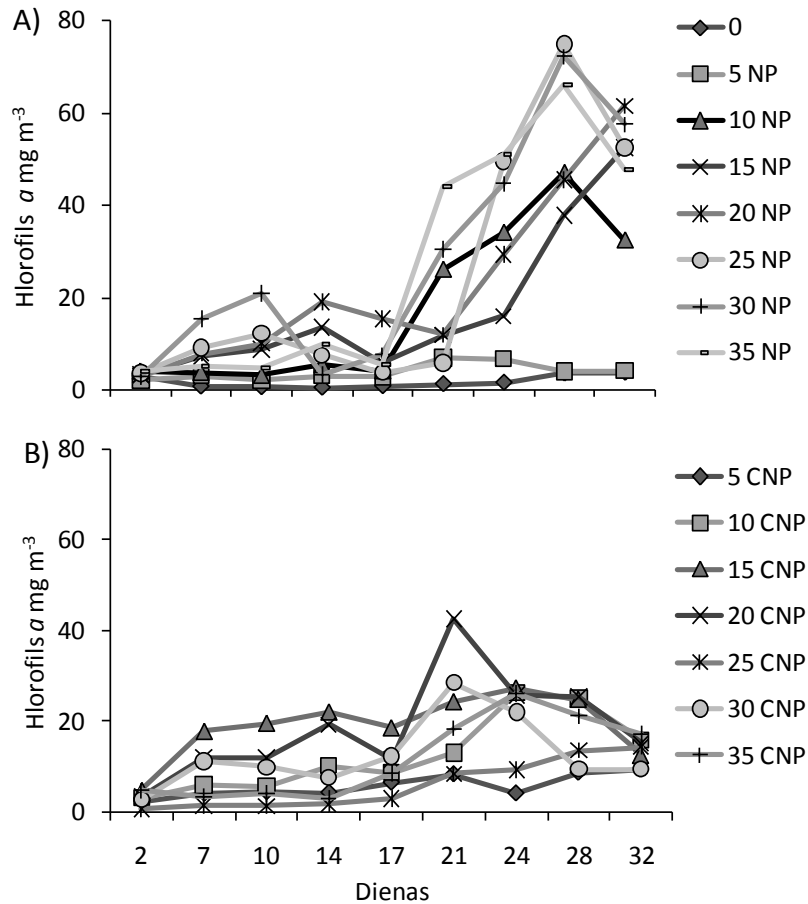
grupu > 20 μm. Eksperimenta beigās bagātinājumā no 0 – 10% vairāk kā pusi no fitoplanktona kopējās biomasas veidoja *Synechococcus* spp., bet pievienojumā no 15 – 35% pārliecinoši dominēja mikroplanktons (> 20 μm), pārsvarā pavedienveida zaļalģes *Ulothrix* spp. (18. A; C att.). Līdzīgi kā NP sērijā, arī CNP paraugos eksperimenta vidusdaļā labāk attīstījās kramaļģes *C. ceratosporus* un *N. intermedia*, kas eksperimenta otrajā pusē izzuda, un dominējošas kļuva cianobaktērijas (< 5 μm) (18. B; D att.). Aļģu grupu attiecības 5 – 35% bagātinājuma NP un CNP sērijās būtiski atšķīrās (> 20μm n = 7, p < 0,002; 5 - 20 μm n = 7, p < 0,010; < 5 μm n = 7, p < 0,003).



19. att. Fitoplanktona izmēru grupu sadalījums eksperimenta laikā, maza A) 5NP, B) 5 CNP un liela C) 35NP, D) 35 CNP bagātinājuma sērijās

Hlorofila *a* koncentrācijas visa eksperimenta laikā NP sērijā pieauga, turpretī CNP sērijā pigmenta vērtību pieaugums nebija tik izteikts (20. att.). Līdzīgi kā aļģu izmēru grupām, arī pigmenta vērtībām regresijas analīze uzrādīja būtiskas atšķirības starp NP un CNP paraugiem bagātinājumos no 5 – 35% (15% n = 16, p < 0,022; 20% n = 16, p < 0,041; 25% n = 16, p < 0,026; 30% n = 16, p < 0,007 un 35% n = 16, p < 0,011). Eksperimenta laikā pieaugošie hlorofila *a* lielumi NP sērijā pēdējā dienā bagātinājumos virs 15% bija visaugstākie un variēja no 50 - 75 mg m⁻³, bet 0 un 5% bagātinājumos visa eksperimenta laikā tie bija ievērojami zemāki, robežās no 0,6 – 7

mg m⁻³ (20. A att.). CNP sērijā hlorofila *a* koncentrācijas visa eksperimenta laikā būtiski nemainījās un variēja no 10 – 25 mg m⁻³ ar nedaudz augstākiem lielumiem vidējā procentuālajā barības vielu pievienojumā (20. B att.).



20. att. Hlorofila *a* koncentrācijas A) NP un B) CNP bagātinājumos visa eksperimenta laikā

Eksperimentā iegūtie rezultāti parāda, ka pieaugot N un P daudzumam ūdenī, masveidā sāk attīsties pavedienveida (< 20 μm) aļģes, līdz ar to ievērojami palielinās arī organiskā produkcija, savukārt pievienojot paralēli N, P un humusa vielas, organiskā produkcija nepieaug. Tradicionāli tiek uzskatīts, ka pieaugošais barības vielu daudzums ūdenī sekmē eitrofikāciju (Cloern 2001), tomēr šajā eksperimentā iegūtie dati norāda, ka fitoplanktona atbildes reakcijas mehānisms uz vidē pievienotajām N; P kopā ar C ievērojamu daudzumu saturošajām humusa vielām ir daudz sarežģītāks nekā bagātinājumos ar N un P un, ka C:N:P attiecībai ieplūstošajos jūras ūdeņos ir liela nozīme fitoplanktona attīstībā (Thingstad & Cuevas 2010). Eksperimentā izmantotā ieplūstošā ūdens C:N:P attiecība CNP sērijā bija 330:16:1 un NP – 0:16:1. Baltijas jūrā ieplūstošo upju C koncentrācijas attiecībai pret N un P ir

augstas. Vasaras sākumā Ēres (Öre) un Daugavas upēs noteiktā C:N:P attiecība bija 201:65:1 un 735:50:1, kas attiecīgi ir 8 reizes ziemeļu daļā un aptuveni 2,5 reizes augstāka, nekā tika izmantota eksperimentā, līdz ar to līdzīgu iedarbību varētu novērot arī dabā (5. tab.). Pirms eksperimenta uzsākšanas tika salīdzināta humīnskābes (Fluka 53680) un dabiskas fulvīnskābes (izdalīta no Ēres upes) spēja absorbēt fotosintētiski aktīvo gaismu (PAR). Noskaidrots, ka Fluka 53680 humuss absorbēja 16 reizes vairāk PAR nekā dabiskas fulvīnskābes, liecinot par to, ka eksperimentā izmantotā viela bija brūnākā krāsā, ar vājāku gaismas caurlaidību nekā dabisks humuss. Šis apstāklis jāņem vērā, eksperimenta rezultātus ekstrapolējot dabiskā vidē. Tā kā upes ūdeņos izmērītā C:P attiecība bija 2 – 7 reizes augstāka nekā mākslīgajam ieplūdes ūdenim, tad iespējams, ka palielinoties nokrišņu daudzumam, varētu pieaugt brūnākas krāsas ūdeņu ieplūšana Baltijas jūras piekrastes ūdeņos. Pašlaik tiek uzskatīts, ka klimata izmaiņu rezultātā Baltijas jūrā, iespējams, nokrišņu daudzums palielināsies (Meier 2006; De Senerpont Domis u.c. 2007). Baltijas jūras ziemeļu daļā, ņemot vērā eksperimenta rezultātus un upju barības vielu attiecības, klimata izmaiņu rezultātā pastiprinātā upju notece, iespējams nesekmēs produktivitātes palielināšanos, bet gan paaugstinās piekrastes ūdeņu heterotrofiju. Arī Daugavas ūdeņi satur daudz C (3. tab.), tad iespējamā upes noteces palielināšanās varētu sekmēt heterotrofijas paaugstināšanos un primārās produkcijas samazināšanos Rīgas līča piekrastes ūdeņos.

3. tabula

TN un TP vidējās koncentrācijas un DOC/DOT, TN un TP attiecības Ēres (Öre) un Daugavas upē un Rīgas līcī periodā no maija beigām līdz jūnija sākumam

Upe	DOC/TOC (μM)	TN (μM)	TP (μM)	C/N	C/P	N/P
Ēre (Öre)	806 (+/-48,8)	26,1 (+/-5,0)	0,4 (+/-0,1)	31	2015	65
Ēres (Öre) grīva	504,6 (+/-120,4)	24,3 (+/-13,2)	1 (+/-1,1)	21	510	24
Daugava	1401,4 (+/-20,0)	94,8 (+/-32,2)	1,9 (+/-0,1)	16	735	50
Rīgas līcis	900 (+/-381,2)	61,7 (+/-25,8)	1,3 (+/-0,39)	15	692	48

Allohtonais ogleklis CNP bagātinājumos samazina gaismas caurlaidību, kā rezultātā tiek kavēta primārās produkcijas veidošanās, vai arī, ka baktērijas izkonkurē

fitoplanktonu neorganisko barības vielu uzņemšanā, jo tās kā papildus C avotu izmanto cukurus, kurus apkārtējā vidē izdala fitoplanktona šūnas (Thingstad & Lignell 1997; Yoshiyama & Sharp 2006; Tambi u.c. 2009). Papildus tam, baktērijas, salīdzinot ar fitoplanktonu, kam ir mazāki šūnu izmēri, vidē ar ierobežotu barības vielu daudzumu labāk uzņem barības vielas (Banse 1982; Probyn u.c. 1990). Daudzfaktoru regresijas analīze parādīja, ka šajā pētījumā, iespējams PAR ($r^2 = 0,39$), nevis barības vielas ($r^2 = 0,00$) ietekmēja primārās produkcijas izmaiņas, jo CNP sērijā, papildus pievienojot barības vielas, primārā produktivitāte nepieauga. Tādējādi, pievienojot humusa vielas, pazeminājās ūdens gaismas caurlaidība, kas negatīvi ietekmēja fitoplanktona augšanu, sekmējot heterotrofo baktēriju attīstību.

Spekulatīvs varētu būt arī pieņēmums, ka mainoties vides heterotrofijai, mainās barības ķēdes efektivitāte (Berglund u.c. 2007). Eksperimentā tika izmantots plašs barības vielu gradients – sākot no oligotrofiem līdz pat hipereitrofiem apstākļiem. Agrākie pētījumi parāda, ka vidē ar paaugstinātu organiskā C daudzumu, dominē bakteriālā barības ķēde un, salīdzinājumā ar barības ķēdi, kuras pamatā ir fitoplanktons, tai raksturīga zemāka barības ķēdes efektivitāte. Efektivitāte ir atkarīga gan no dominējošo organismu šūnu izmēriem, gan patērētāju (zooplanktona) sugu sastāva (Berglund u.c. 2007, Dahlgren u.c. 2011). Oligotrofos – barības vielām nabadzīgos – ūdeņos galvenie primārās produkcijas ražotāji ir pikoplanktona organismi (heterotrofās baktērijas un vienkāršas cianobaktērijas $< 2 - 3 \mu\text{m}$), kam ir augsta tieksme piesaistīt barības vielas un kuri ir pārāk mazi, lai tos patērētu mezozooplanktons (Vargas & Conzales 2004; Tambi u.c. 2009). Barības vielām vidēji bagātā vidē pārsvarā dominē nanoplanktons (vicaiņi un kramaļģes $2 - 20 \mu\text{m}$), kam, savukārt, ir augstāka barības vielu asimilācijas spēja un kurš ir atbilstoša barība mezozooplanktonam (Koshikawa u.c. 1999, Dahlgren u.c. 2011). Eitrofos ūdeņos, kur pieejamas daudz barības vielu, pārsvarā attīstās pavedienuveida aļģes ($20 - 200 \mu\text{m}$), kuras zooplanktons nepatērē, līdz ar to barības ķēdes efektivitāte ir zema (Turner u.c. 1995; Johansson u.c. 1998; Dahlgren u.c. 2011). Eksperimentā iegūtie dati sakrīt ar agrāk veiktajiem pētījumiem – pikocianobaktērijas dominēja kontroles, bet pavedienuveida zaļāļģes un kolonijveida cianobaktērijas - hipereitrofos NP paraugos. Šo fitoplanktona sugu sadalījumu varētu skaidrot ar dažādu fitoplanktona sugu asimilācijas kinētiku, kas atkarīga no šūnas izmēriem un pieejamā barības vielu daudzuma paraugos (Banse 1982; Probyn u.c. 1990). Ievērojams atklājums bija tas, ka cianobaktērijas dominēja arī CNP baseinos ar augstu barības vielu bagātinājumu, ko ir

grūti izskaidrot. Iespējams, ka tās spēj baroties kā heterotrofi organismi vai arī var pielāgoties vidē ar zemu gaismas intensitāti. Pētījumā par cianobaktērijām *Synechococcus* spp. Adrijas jūrā iegūts, ka 25% gadījumu tām raksturīga heterotrofā barošanās un to pigmentu saturs konstatēts dažāda apgaismojuma paraugos arī pie ļoti zemas gaismas intensitātes (Paoli u.c. 2008), kas varētu apstiprināt iegūto atklājumu.

Barības ķēdes efektivitāte visos eksperimenta baseinos bija zema - 1 – 2%. Zema trofiskuma un humusa vielām bagātos paraugos to varētu skaidrot ar mazu šūnu < 5 μm aļģu dominēšanu. Šādā sistēmā, pirms C sasniedz augstāko barības ķēdes posmu – mezozooplanktonu, tas tiek novadīts caur viēnšūņiem, kā rezultātā 70 – 90% C katrā trofiskajā līmenī tiek zaudēti elpošanas procesos vai zooplanktona barošanās procesā, kad ēdamais objekts ir par lielu, atstājot pārpalikumus (Straile 1997; Møller 2005). Savukārt NP baseinos pastiprināti attīstījās pavedienveida zaļāļģes, kuras dominējošā zooplanktona suga *Eurytemora affinis* nepatērēja (Dahlgren u.c. 2011). Eksperimentā galvenā C plūsma tika virzīta caur mikrobiālo barības ķēdi, jo eksperimenta laikā netika novērota nanoplanktona sugas *Pyramimonas* spp. dominēšana, kas agrāk veiktajos pētījumos attīstījās masveidā, veidojot augstu barības ķēdes efektivitāti (Berglund u.c. 2007, Dahlgren u.c. 2011)

Kopumā var secināt, ka piekrastes ūdeņos ieplūstošās, ar organisko C bagātās upes varētu sekmēt oligotrofikāciju un produktivitātes samazināšanos visos trofiskajos līmeņos. Iespējams, ka varētu mainīties sugu bioloģiskā daudzveidība, ietekmējot fitoplanktona funkcionālo grupu attiecības. Ir acīmredzami, ka fitoplanktona izmēru sadalījumam ir liela nozīme barības ķēdes efektivitātē.

3.4. Kopsavilkums

Fitoplanktona attīstībā, mērenās klimata joslas ūdeņos, ieskaitot arī Rīgas līci, pavasara un vasaras „ziedēšana” ir viena no visraksturīgākajām parādībām. Pavasarī 80 – 90% apjomā sugu sastāvā dominē kramaļģes, taču ir arī izņēmumi, piemēram, Somu līcī, kad pavasarī novēro izteiktu dinoflagelātu *Scrippsiella/Woloszynskia* kompleksa „ziedēšanu”, ko varētu izskaidrot ar zemāku DSi:DIN attiecību nekā Rīgas līcī. Kopējā vidējā biomasa Rīgas līcī variēja pa gadiem un izteiktas daudzgadīgās izmaiņas neuzrādīja. Parasti pavasaros pēc aukstām ziemām, jau zemledus apstākļos, intensīvāk attīstās arktiskās kramaļģes, izteikti *A. taeniata*. Pirmajos pētījuma septiņos gados novēroja zemas ūdens temperatūras un augstu kramaļģu proporciju, bet dinoflagelāti, paaugstinoties ūdens temperatūrai, pieauga no 1993. līdz 2001. gadam.

Galvenie faktori, kas ietekmē pavasara „ziedēšanas” sākumu un intensitāti, ir gaisma un ūdens termālās stratifikācijas, ko ietekmē ūdens sajaukšanās dziļums. Šajā pētījumā pavasara virsmas temperatūru un ūdens blīvuma atšķirības būtiski neietekmēja kramaļģu un dinoflagelātu attiecības izmaiņas, tādēļ pavasara fitoplanktona sugu sastāvu acīmredzot ietekmēja citi faktori, piemēram, gaisma. Būtisks pavasara fitoplanktona sabiedrības regulējošs faktors ir barības vielu daudzums ūdenī, kuru daudzgadīgās svārstības Rīgas līcī sakrīta ar saldūdens ieplūdes apjomu. DIP koncentrācija ūdenī nosaka fitoplanktona kopējās biomasas apjomu. Pavasara „ziedēšanas” nobeiguma fāzē DSi limitē kramaļģu attīstību un kramaļģu nomaiņas ar dinoflagelātiem konstatēšana ir atkarīga no paraugu ievākšanas laika, t.i. kādā no „ziedēšanas” fāzēm tie ievākti. Parasti pavasara ziedēšanas sākuma un kulminācijas fāzē dominē kramaļģes, bet nobeiguma fāzē pieaug dinoflagelātu skaits, līdz ar to paraugos, kas ievākti „ziedēšanas” beigās, bija vairāk dinoflagelātu un airkājvēžu, kas attiecīgi pozitīvi korelēja.

Vasarā fitoplanktona sabiedrību veido dažādas taksonomiskās grupas ar raksturīgām zemām biomasām. 33 - 41% no kopējās biomasas veido cianobaktērijas, galvenokārt *Aphanizomenon flos-aquae*. Pieaugot zaļāļģu un cianobaktēriju attiecībai, kopējā vidējā biomasa visa pētījuma perioda laikā dubultošanās. Temperatūra un ziemas DIN/DIP attiecība ir divi galvenie vasaras fitoplanktona struktūru noteicošie faktori. Pirmo reizi izdevies konstatēt, ka darbojas divi neatkarīgi fitoplanktona struktūru noteicošie mehānismi, kas ietekmē divu funkcionālo grupu veidošanos: 1) samazinoties ziemas-pavasara DIN/DIP attiecībai, tiek sekmēta kramaļģu nomaiņa ar slāpekli fiksējošām pavedienveida cianobaktērijām un 2) temperatūra nosaka zaļāļģu pārsvaru pār dinoflagelātiem – temperatūrai paaugstinoties virs 15,5 °C, dinoflagelātu biomasa nepieaug un paliek nemainīga. Vasarā, neorganisko barības vielu limitācijas apstākļos, atsevišķas aļģu grupas spēj izmantot ūdenī esošās organiskās vielas. Eksperimentālie rezultāti liecina, ka sīku šūnu izmēru kolonijveida cianobaktērijas labāk izmanto maza izmēra organiskās vielas. Cianobaktērijas *Merismopedia* spp. spēj uzņemt visu izmēru organiskās vielas, ar sekmīgāku maza izmēra organisko vielu patērēšanu eksperimenta beigās. Tomēr netieši eksperimenta rezultāti rosina domāt, ka vasaras periodā ūdenī esošās organiskās vielas vairāk svarīgas ir heterotrofajām baktērijām/ pikocianobaktērijām nekā fitoplanktonam. Barības vielu attiecību maiņa var sekmēt jaunu invazīvo sugu attīstību. Baltijas jūrā un Rīgas līcī vienīgais invazīvais potenciāli toksiskais, miksotrofais dinoflagelāts *Prorocentrum minimum*,

kam raksturīga plaša sāļuma un temperatūras tolerance, veiksmīgi konkurē apstākļos, kad vidē pilnībā ir patērētas neorganiskās vielas un kopā ar citiem dinoflagelātiem var izmantot ar upēm ienestās organiskās barības vielas. Arī silīcija koncentrācijas un savstarpējā mijiedarbība ar citiem faktoriem nosaka atšķirīgus mehānismus, kas sekmē *P. minimum* attīstību dažādos Baltijas jūras reģionos.

Rudens cenožē atkal dominē kramaļģes, bet ne tik lielā apjomā kā pavasarī un fitoplanktona attīstībā organiskās vielas varētu būt nozīmīgs papildinājums neorganiskajām vielām, jo dažas no galvenajām biomasu veidojošām sugām, eksperimenta laikā pozitīvi reaģēja uz maza un liela izmēra organiskajām vielām.

Klimata izmaiņu rezultātā, nākotnē tiek prognozēta iespējama nokrišņu daudzuma palielināšanās un rezultātā arī pastiprināta saldūdeņu ieplūde piekrastes ekosistēmās. Piekrastes ūdeņos ieplūstošās, ar organisko C bagātās upes varētu sekmēt oligotrofikāciju un produktivitātes samazināšanos visos trofiskajos līmeņos. Iespējams, ka varētu mainīties sugu bioloģiskā daudzveidība, ietekmējot fitoplanktona funkcionālo grupu attiecības. Ir acīmredzami, ka fitoplanktona izmēru sadalījumam ir liela nozīme barības ķēdes efektivitātē.

Noslēdzot var secināt, ka fitoplanktona daudzgadīgo izmaiņu pētījumos liela nozīme ir paraugu ievākšanas biežumam. ES Ūdens struktūrdirektīvā 2000/60/EK ierosināts fitoplanktona sugu sastāva, skaita un biomasas noteikšanai paraugus pārejas un piekrastes ūdeņos ievākt 2 reizes gadā, citi autori (Ferreira u.c. 2007; Domingues u.c. 2008) norāda nepieciešamību to darīt 1 reizi mēnesī. Šāds paraugu ievākšanas biežums ir nepietiekams, lai sekotu izmaiņām īpaši jau ūdenstilpnēs, kurās fitoplanktona sabiedrība ir pakļauta dažādiem hidroloģiskajiem apstākļiem (Carstensen 2007). Ierosināts, ka minimālais paraugu ievākšanas biežums, lai izsekotu fitoplanktona „ziedēšanai” ir 5 līdz 6 dienas nedēļā, jo dažas sugas nedēļas laikā var ātri sasniegt „ziedēšanas” kulmināciju un pilnībā izzust no cenožes (Dubelaar 2004). Tik bieži vākumi monitoringa programmā nav iespējami. Somu līcī rekomendēts vasaras periodā no jūnija līdz septembrim, kad raksturīga intensīvāka „ziedēšana” (jūnijs, jūlijs) paraugus ievākt 3 – 4 reizes mēnesī un vasaras otrajā pusē, kad fitoplanktona aktivitāte samazinās (augustā, septembrī) – 1 – 2 reizes mēnesī (Jaanus 2011). Tādējādi kopumā, monitoringa paraugu ievākšanas minimālais skaits periodā no jūnija līdz septembrim ir 7 – 8 reizes. Tā kā pavasara „ziedēšana” ikgadēji var ievērojami variēt, tad netiek izvirzītas konkrētas rekomendācijas paraugu ievākšanas optimālajam skaitam pavasarī, bet ierosināts paraugus ievākt vismaz 2 reizes mēnesī.

Daudzgadīgajā vides datu analīzē pārsvarā izmanto parametru gada vai mēneša vidējos lielumus, tādēļ monitoringa paraugu ievākšanas sadalījumam un skaitam ir jābūt vienmērīgam, ar intensīvāku paraugu ievākšanu sezonās, kad iespējama fitoplanktona „ziedēšana”.

4. SECINĀJUMI

Visās četrās – 165.; 101A.; 119. un 121. - Rīgas līča daudzgadīgajā pētījumā aplūkotajās stacijās, kas pārstāv piekrastes, pārejas un atklātās daļas ūdeņus, fitoplanktona vidējā biomasa un taksonomisko grupu sadalījums bija līdzīgs.

Pavasara fitoplanktona vidējā biomasa variēja pa gadiem un izteiktas daudzgadīgās izmaiņas neuzrādīja, savukārt, pieaugot zaļāļģu un cianobaktēriju attiecībai, vasaras vidējā biomasa visa pētījuma perioda laikā (1976. – 2008. g.) dubultoījās.

Pavasārī DIP daudzums limitē fitoplanktona kopējo biomasu, savukārt pavasara „ziedēšanas” nobeiguma fāzē DSi limitē kramaļģu attīstību.

Somu līcī pavasaros novēro masveida dinoflagelātu *Scrippsiella/Woloszynskia* kompleksa attīstību, kura attīstību un izplatību Rīgas līcī kavē zemā DSi:DIN attiecība.

Temperatūra un ziemas DIN/DIP attiecība ir galvenie vasaras fitoplanktona struktūru noteicošie faktori: temperatūra nosaka zaļāļģu pārsvaru pār dinoflagelātiem – tai paaugstinoties virs 15,5 °C, dinoflagelātu biomasa nepieaug un paliek nemainīga un ziemas-pavasara DIN/DIP attiecība nosaka kramaļģu nomainību ar cianobaktērijām.

Pavasārī dominējošās kramaļģes organiskās vielas neizmantoja. Vasarā sīku šūnu izmēru kolonijveida cianobaktērijas labāk izmanto maza izmēra organiskās vielas, savukārt rudenī galvenās biomasu veidojošās kramaļģu sugas pozitīvi reaģēja uz maza un liela izmēra organiskajām vielām.

Vasaras eksperimentā tikai sīku šūnu izmēru kolonijveida cianobaktērijas *Merismopedia* spp. vienīgā uzrādīja spēju uzņemt visu izmēru organiskās vielas, ar sekmīgāku maza izmēra organisko vielu patērēšanu eksperimenta beigās.

Palielinātas neorganisko barības vielu slodzes sekmē fitoplanktona produktivitāti, bet paaugstināts humusa vielu daudzums – samazina, jo tiek mainīta barības ķēdes struktūra – bakteriālā produkcija kļūst nozīmīgāka par fitoplanktona produkciju.

Fitoplanktona izmēru sadalījumam ir būtiska nozīme barības ķēdes efektivitātē. Pieaugot neorganisko vielu daudzumam ūdenī, masveidā sāk attīstīties pavedienveida

(< 20 μm) aļģes, bet vidē ar paaugstinātu oglekļa daudzumu dominē baktērijas (> 5 μm), kuras attiecīgi ir par lielu un pārāk mazas, lai tās patērētu mezozooplanktons. Tādējādi barības ķēdes efektivitāte ir zema, jo galvenā oglekļa plūsma virzās caur mikrobiālo barības ķēdi un vienišķiem un 70 – 90% oglekļa katrā trofiskajā līmeni tiek zaudēti.

Fitoplanktona daudzgadīgo izmaiņu pētījumos, lai labāk atklātu iespējamās izmaiņas, svarīgs ir paraugu ievākšanas biežums. Datu analīzē pārsvarā izmanto parametru gada vai mēneša vidējos lielumus, tādēļ monitoringa paraugu ievākšanas sadalījumam un skaitam ir jābūt vienmērīgam, ar intensīvāku paraugu ievākšanu sezonās, kad iespējama fitoplanktona „ziedēšana”.

5. PATEICĪBAS

Vissirsnīgākais paldies maniem promocijas darba zinātniskajiem vadītājiem Andai Ikauniecei par padomiem, morālo atbalstu un pacietību manuskriptu un promocijas darba lasīšanā un labošanā, Agnētai Anderšonei (*Agneta Andersson*) par uzticēšanos un iespēju strādāt starptautiskā kolektīvā, un Jakobam Karstensenam (*Jacob Carstensen*) par palīdzību datu analizēšanā, padomiem, kā uzrakstīt labu zinātnisko rakstu, sagatavot īsu un atraktīvu prezentāciju, un atbalstu manuskripta un promocijas kopsavilkuma angļu valodas teksta labošanā.

Paldies Dr. habil. Alfonam Piterānam un Dr. Ivaram Druvietim par to, ka iepazīstināja ar mikroskopiskajām aļģēm un radīja interesi turpināt tās pētīt. Paldies manai bijušai kolēģei Baibai Kalvekai par fundamentālajām zināšanām fitoplanktona daudzveidīgajā pasaulē, par interesantajām sarunām, pastaigām pusdienas pārtraukumos un vērtīgajiem dzīves padomiem.

Paldies par atbalstu visiem maniem kolēģiem Latvijas Hidroekoloģijas institūtā, īpaši Jurim Aigaram, par iespēju veikt interesantu eksperimentu un palīdzību manuskripta sagatavošanā un padomiem promocijas darba uzlabošanā, Ritai, Ņinai, Allai, Dagnijai, Miķelim, Mintautam, Vadimam par paraugu ievākšanu un apstrādi, Bārbelei par fitoplanktona datu sakārtošanu elektroniskajā datu bāzē, Solvitai un Ingrīdai par promocijas darba lasīšanu un ieteikumiem tā uzlabošanā.

Paldies visiem publikāciju un manuskriptu līdzautoriem, īpaši Andresam Jaanusam un Irinai Oļeņinai. Paldies HELCOM fitoplanktona ekspertu grupai par interesantajām tikšanās reizēm un vērtīgajiem padomiem fitoplanktona pētīšanā.

Īpašs paldies manai ģimenei, vīram Aivaram un dēlam Jēkabam par izturību, atbalstu un sapratni visā šajā garajā posmā un arī turpmāk, paldies manai mammai, Anatolijam, Aivara mammai Teklai un Lindai par palīdzēšanu brīžos, kad bija jāpieskats Jēkabs un morālo atbalstu.

Paldies visiem!

6. IZMANTOTĀ LITERATŪRA

- Amon R.M.W., Benner R. 1996. Bacterial utilization of different size classes of dissolved organic matter. *Limnology and Oceanography* 41(1): 41-51
- Andersson A., Hajdu S., Haecky P., Kuparinen J., Wikner J. 1996. Succession and growth limitation of phytoplankton in the Gulf of Bothnia (Baltic Sea). *Marine Biology* 126: 791-801
- Andersson A., Samuelsson K., Haecky P., Albertsson J. 2006. Changes in the pelagic microbial food web due to artificial eutrophication. *Aquatic Ecology* 40:299-313
- Andrushaitis A., Seisuma Z., Legzdina M., Lensh, E. 1995. River load of eutrophying substances and heavy metals into the Gulf of Riga. In Ojaveer, E. (ed.), *Ecosystem of the Gulf of Riga between 1920 and 1990*. Estonian Academy Publishers, Tallinn. *Academia* 5: 32-40
- Antia N.J., Harrison P.J., Oliveria, L. 1991. Phycological reviews: the role of dissolved organic nitrogen in phytoplankton nutrition, cell biology, and ecology. *Phycologia* 30: 1-89
- Balode M., Purina I., Bechemin C., Maestrini S. 1998. Effects of nutrient enrichment on the growth rates and community structure of summer phytoplankton from the Gulf of Riga, Baltic Sea. *Journal of Plankton Research* 20:2251-2272
- Banse K., 1982. Cell volumes, maximal growth rates of unicellular algae and ciliates, and the role of ciliates in the marine pelagial. *Limnology and Oceanography* 27: 1059-1071
- Benner R., Biddanda B., Black B., McCarthy M. 1997. Abundance, size distribution and stable carbon and nitrogen isotopic compositions of marine organic matter isolated by tangential flow ultra-filtration. *Marine Chemistry* 57: 243-263
- Berg G.M., Balode M., Purina I., Bekere S., Béchemin C., Maestrini S.Y. 2003. Plankton community composition in relation to availability and uptake of oxidized and reduced nitrogen. *Aquatic Microbial Ecology* 30: 263-274

- Berglund J., Müren U., Båmsted U., Andersson A. 2007. Efficiency of a phytoplankton-based and a bacterial-based food web in a pelagic marine system. *Limnology and Oceanography* 52(1): 121-131
- Berman T., Bronk D.A. 2003. Dissolved organic nitrogen: a dynamic participant in aquatic ecosystems. *Aquatic Microbial Ecology* 31: 279-305
- Berzinsh V. 1995. Hydrology. In: *Ecosystem of the Gulf of Riga between 1920. and 1990.* Ojaveer, E., (ed), Estonian Academy Publishers, Tallinn: 7-32
- Berzinsh V., Zacharchenko E. 1996. Hydrography. Third Periodic Assessment of the State of the marine Environment of the Baltic Sea, 1989-1993. Background Document Balt. Sea Environ. Proc. No. 64 B: 61-63
- Bignert A. 2007. PIA statistical application developed for use by the Arctic Monitoring and Assessment Programme. Pieejama www.amap.no
- Blackburn N., Hagström Á., Wikner J., Cuadros-Hansson R., Bjørnsen P.K. 1998. Rapid determination of bacterial abundance, biovolume, morphology, and growth by neutral network-based image analysis. *Applied and Environmental Microbiology* 64: 3246-3255
- Bodeanu N., Andrei C., Boicenco L., Sburlea A. 2004. A new trends of the phytoplankton structure and dynamics in the Romanian marine waters. *Cercetaria Marine* 35: 77-86
- Boyer J.N., Dailey S.K., Gibson P.J., Rogers M.T., Mir-Gonzalez D. 2006. The role of dissolved organic matter bioavailability in promoting phytoplankton blooms in Florida Bay. *Hydrobiologia* 569: 71-85
- Calbet A., Landry M.R., Nunnery S. 2001. Bacteria-flagellate interactions in the microbial food web of the oligotrophic subtropical North Pacific. *Aquatic Microbial Ecology* 23: 283-292
- Callieri C. 2010. Single cell and microcolonies of freshwater picocyanobacteria: a common ecology. *Journal of Limnology* 69 (2): 257-277

- Carlsson P., Granéli E., Seggato A.Z. 1999. Cycling of biologically available nitrogen in riverine humic substances between marine bacteria, a heterotrophic nanoflagellate and a photosynthetic dinoflagellate. *Aquatic Microbial Ecology* 18: 23-36
- 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. *Marine Ecology Progress Series* 127: 213-221
- Caron D.A., Peele E.R., Lim E.L., Dennett M.R. 1999. Picoplankton and nanoplankton and their trophic coupling in surface waters of the Sargasso Sea south Bermuda. *Limnology and Oceanography* 44: 259-272
- Carstensen J., Conley D.J., Andersen J.H., Aertebjerg G. 2006. Coastal eutrophication and trend reversal: A Danish case study. *Limnology and Oceanography* 51:398-408
- Carstensen J., Henriksen P., Heiskanen A.S. 2007. Summer algal blooms in shallow estuaries: Definition, mechanisms, and link to eutrophication. *Limnology and Oceanography* 52:370-384
- Casini M., Hjelm J., Molinero J.C., Lövgren J., Cardinale M., Bartolino V., Belgrano A., Kornilovs G. 2009. Trophic cascades promote threshold-like shifts in pelagic marine ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 106:197-202
- Cloern J.E. 2001. Our evolving conceptual model of coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series* 210:223-253
- Chan F., Marino R.L., Howarth R.W., Pace M.L. 2006. Ecological constraints on planktonic nitrogen fixation in saline estuaries. II. Grazing control on cyanobacterial population dynamics. *Marine Ecology Progress Series* 309:41-53
- Chiba S., Aita M.N., Tadokoro K., Saino T., Sugisaki H., Nakata K. 2008. From climate regime shift to lower - trophic level phenology: Synthesis of recent progress in retrospective studies of the western North Pacific. *Progress in Oceanography* 77: 112-126

- Cloern J.E., Jassby A.D., Thompson J.K., Hleb K.A. 2007. A cold phase of the East Pacific triggers new phytoplankton blooms in San Francisco Bay. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 104: 18561–18565
- Edwards M., Richardson A.J. 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* 430: 881-884
- Cole J.J., Findlay S., Pace M.L. 1988. Bacterial production in freshwater and saltwater ecosystems: a cross-system overview. *Marine Ecology Progress Series* 43: 1-10
- Collos Y., 1986. Time-lag algal growth dynamics: biological constraints on primary production in aquatic environments. *Marine Ecology Progress Series* 33: 193-206
- Dahlgren K., Eriksson Wiklund A.K., Andersson A. 2011. The influence of autotrophy, heterotrophy and temperature on pelagic food web efficiency in brackish water system. *Aquatic Ecology* DOI 10.1007/s10452-011-9355-y
- DAISIE. 2009. DAISIE. Handbook of Alien Species in Europe. *Invading Nature – Springer Series In Invasion Ecology* 3: 339 lpp.
- De Senerpont Domis L.N., Mooij W.M., Huisman J. 2007. Climate-induced shifts in an experimental phytoplankton community: a mechanistic approach. *Hydrobiologia* 584:403-413
- Domingues M., Barry J., Painting S., Best M., 2009. Extending the phytoplankton tool kit for the UK Water Framework Directive: indicators of phytoplankton community structure. *Hydrobiologia* 633: 151-168
- Duarte C.M., Conley D.J., Carstensen J., Sánchez-Camacho 2009. Return to *Neverland*: Shifting Baselines Affect Eutrophication Restoration Targets. *Estuaries and Coasts* 32:29-36
- Dubelaar G.B.J., Geerders P.J.F., Jokner R.R. 2004. High frequency monitoring reveals phytoplankton dynamics. *Journal of Environmental Monitoring* 6: 946-952
- Egge K. 1998 Are diatoms poor competitors at low phosphate concentrations? *Journal of Marine Systems* 16:191-198

- Edler L. 1979a. Recommendations on methods for Marine Biological Studies in the Baltic Sea. Phytoplankton and Chlorophyll. Baltic Marine Biologists Publication No5: 38
- Edler L. 1979b. Phytoplankton succession in the Baltic Sea. Acta Botanica Fennica. 110: 75-78
- Edler L., Ærtebjerg G., Granéli E. 1982. Exceptional plankton blooms in the entrance to the Baltic Sea – the Kattegat and Belt Sea area.-International Council for the Exploration of the sea. ICES C.M. L 20: 1-6
- Eilola K., Stigebrandt A. 1998. Spreading of juvenile freshwater in the Baltic popper. Journal of Geophysical Research 103: 27795-27807
- EPA. 2003. Ambient water quality criteria for dissolved oxygen, water clarity and chlorophyll a for the Chesapeake Bay and its tidal tributaries. US EPA Region III Chesapeake Bay Program Office, Annapolis, MD. EPA 903-R-03-002: 231
- Evans C.D., Monteith D.T. 2005. Chemical trends at lakes and streams in the UK Acid Waters Monitoring Network 1988-2000: evidence for recent recovery at a national scale. Hydrology and Earth System Sciences5: 351-366
- Evans C.D., Chapman P.J., Clark J.M., Monteith D.T., Cresser M.S. 2006. Alternative explanation for rising dissolved organic carbon export from organic soils. Global Change Biology 12: 2044-2053
- Fagerberg T., Carlsson P, Lundgren M. 2009. A large molecular size fraction of riverine high molecular weight dissolved organic matter (HMW DOM) stimulates growth of the harmful dinoflagellate *Alexandrium minutum*. Harmful algae 8: 283-831
- Fagerberg T., Jephson T., Carlsson P. 2010. Molecular size of riverine dissolved organic matter influenced coastal phytoplankton communities. Marine Ecology Progress Series 409: 17-25
- Fenchel T. 1988. Marine plankton food-chains. Annual Review of Ecology and Systematics 19: 19-38

- Ferreira J.G., Vale C., Soares C.V., Salas F., Stacey P.E. Bricker S.B., Silva M.C., Marques J.C. 2007. Monitoring of coastal and transitional waters under the E.U. Water Framework Directive. *Environmental Monitoring and Assessment* 135: 195-216
- Findlay S.E.G. 2005. Increased carbon transport in the Hudson River: unexpected consequences of nitrogen deposition? *Frontiers in Ecology and the Environment* 3: 133-137
- Gameiro C., Brotas V. 2010. Pattern of phytoplankton variability in the Tagus Estuary (Portugal). *Estuaries and Coasts* 33: 311-323
- Gargas E. 1975. A manual for phytoplankton primary production studies in the Baltic. *Baltic Marine Biologist*. Publ. No.2 Water Quality Institute, Hørsholm, Denmark
- Gasol J.M., Del Giorgio P.A., Duarte C.M. 1997. Biomass distribution in marine planktonic communities. *Limnology and Oceanography* 42: 1353-1363
- Gasol J.M., Simons A.M., Kalff J. 1995. Patterns in the top-down versus bottom-up regulations of heterotrophic nanoflagellates in temperate lakes. *Journal of Plankton Research* 19: 1879-1903
- Gasiūnaitė Z.R., Cardoso A.C., Heiskanen A.S., Henriksen P., Kauppila P., Olenina I., Pilkaitytė R., Purina I., Razinkovas A., Sagert S., Schubert H., Wasmund N. 2005. Seasonality of coastal phytoplankton in the Baltic Sea: Influenced of salinity and eutrophication. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 65:239-252
- Glibert P.M., Heil C.A., Hollander D., Revilla M., Hoare A., Alexander J., Murasko S. 2004. Evidence of dissolved organic nitrogen and phosphorus uptake during a cyanobacterial bloom in Florida Bay. *Marine Ecology Progress Series* 280: 73-83
- Gilbert P.M., Magnien R, Lomas M.W., Alexander J., Fan C., Haramoto E., Trice M., Kana T.M. 2001 Harmful algal blooms in the Chesapeake and coastal bays of Maryland USA: comparison of 1997, 1998 and 1999 events. *Estuaries* 24: 875-883
- Gobler C.J., Deonarine S., Leigh-Bell J., Gastrich M.D., Anderson O.R., Wilhelm S.W. 2004. Ecology of phytoplankton communities dominated by *Aureococcus*

- anophagefferens*: the role of viruses, nutrients, and microzooplankton grazing. Harmful Algae 3: 471-483
- Granéli E., Carlsson P., Legrand C. 1999. The role of C, N and P in dissolved and particulate organic matter as a nutrient source for phytoplankton growth, including toxic species. Aquatic Ecology 33: 17-27
- Granéli E., Moreia M.O. 1990. Effects of river water of different origin on the growth of marine dinoflagellates and diatoms in laboratory cultures. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 136: 89-106
- Grasshoff K., Ehrhardt M., Kremling K. 1983. Methods of seawater analysis (2 nd edn) verlag Chemie, Weinheim
- Grasshoff K., Ehrhardt M., Kremling K. 1999. Methods of seawater analyses. WILEY-VCH Verlag GmbH, ISBN 3-527-29589-5: 600
- Grzebyk D., Berland B. 1996. Influences of temperature, salinity and irradiance on growth of *Prorocentrum minimum* (Dinophyceae) from the Mediterian Sea
- Grzebyk A., Denardou B.B., Pouchus Y.F. 1997. Evidence of a new toxin in the red-tide dinoflagellate *Prorocentrum minimum*. Journal of Plankton Research 19(8): 1111-1124
- Guo L., Santschi P.H., Warnken K.W. 1995. Dynamics of dissolved organic carbon (DOC) in oceanic environments. Limnology and Oceanography 49: 1392-1403
- Fagerberg T., Carlsson P, Lundgren M. 2009. A large molecular size fraction of riverine high molecular with dissolved organic matter (HMW DOM) stimulates growth of the harmful dinoflagellate *Alexandrium minutum*. Harmful algae 8: 283-831
- Fagerberg T., Jephson T., Carlsson P. 2010. Molecular size of riverine dissolved organic matter influenced coastal phytoplankton communities. Marine Ecology Progress Series 409: 17-25

- Hajdu S. 2002. Phytoplankton of Baltic Sea Environmental Gradient: Observations on Potentially Toxic Species. PhD thesis, Stockholm University. Sweden: 42 lpp.
- Hajdu S., Edler L., Olenina I., Witek B. 2005. Spreading and establishment of the potentially toxic dinoflagellate *Prorocentrum minimum* in the Baltic Sea. *International Review of Hydrobiology* 85: 861-575
- Hakanson L., Lindgren D. 2008. On regime shifts and budgets for nutrient in the Baltic Proper. Evaluations based on extensive data between 1974 and 2005. *Journal of Coastal Research* 24: 246-260
- Harding L.W., Mallonee M.E., Perry E.S. 2002. Toward a predictive understanding of primary productivity in a temperate, partially stratified estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 55: 437-463
- Hare S.R., Mantua N.J. 2000. Empirical evidence of North Pacific regime shift in 1977 and 1989. *Progress in Oceanography* 47: 103-145
- Heil C.A., Glibert P.M., Fan C., 2005. *Prorocentrum minimum* (Pavillard) Schiller A review of harmful algal bloom species of growing worldwide importance. *Harmful Algae* 4: 449-470
- Heil C.A., Revilla M., Glibert P.M., Murasko S. 2007. Nutrient quality drives different phytoplankton community composition on the southwest Florida shelf. *Limnology and Oceanography* 52:1067-1078
- Howarth R.W., Marino R. 2006. Nitrogen as limiting nutrient for eutrophication in coastal marine ecosystems: Evolving view over three decades. *Limnology and Oceanography* 51(1,2):364-376
- Heiskanen A.S. 1998. Factors Governing Sedimentation and Pelagic Nutrient Cycles in the Northern Baltic Sea. *Monograph of the Boreal Environment Research* 8: 80 lpp.
- Heiskanen A.S., Kononen K. 1994. Sedimentation of vernal and late summer phytoplankton communities in the coastal Baltic Sea. *Arch Hydrobiology* 131: 175-198
- Hejzlar J., Dubrovsky M., Buchtele J., Ruzincka M. 2003. The apparent and potential effects of climate change on the inferred concentration of dissolved organic

matter in a temperate stream (the Malse River, South Bohemia). *Science of the Total Environment* 310: 143-152

Henroth L. 1985. Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. Mesozooplankton biomass assessment. BMB Publications No.10, 32

HELCOM. 1996. Third periodic assessment of the state of the marine environment of the Baltic Sea, 1989-1993. In Background document, Baltic Sea Environ Proc 64B. Pieejama <http://www.helcom.fi/>

HELCOM. 2005. Manual for Marine Monitoring Programme in the COMBINE programme of HELCOM. Pieejama <http://www.helcom.fi>

HELCOM. 2006. Manual of Marine Monitoring Programme in the COMBINE programme of HELCOM, Part C, Annex C-4, Phytoplankton chlorophyll *a*. Pieejama <http://www.helcom.fi/>

HELCOM. 2006. Manual of Marine Monitoring Programme in the COMBINE programme of HELCOM, Part C, Annex C-6, Phytoplankton species composition, abundance and biomass. Pieejama <http://www.helcom.fi/>

Hobro R. 1979. Annual phytoplankton succession in a coastal area in the Northern Baltic. In; Naylor E. and Hartnoll R.G. (eds.). *Cycling phenomena in marine plants and animals*. Pergamon Press, Oxford, N.Y.: 3-10

Huntley M.E., Lopez M.D.G. 1992 Temperature dependent production of marine copepods: A global synthesis. *The American Naturalist* 140:201-242

Hu H., Zhang J., Chen W. 2011. Competition of bloom-forming marine phytoplankton at low nutrient concentrations. *Journal of Environmental Sciences* 23(4): 656-663

Huisman J., Sharples J., Stroom J.M., Visser P.M., Kardinaal W.E.A., Verspagen J.M.H., Sommeijer B. 2004. Changes in turbulent mixing shift competition for light between phytoplankton species. *Ecology* 86:2960-2970

Hällfors G. 2004. Checklist of the Baltic Sea phytoplankton species. HELCOM Baltic Sea Environment Proceedings No. 95: 15

- Hänninen J., Vuorinen I., Hjelt P. 2000. Climatic factors in the Atlantic control the oceanographic and ecological changes in the Baltic Sea. *Limnology and Oceanography* 45: 703-710
- Jaanus A. 2011. Phytoplankton in Estonian costal waters – variability, trends and response to environmental pressures. PhD thesis, Tartu University, Estonia: 46 lpp.
- Jaanus A., Andersson A., Olenona I., Toming K., Kaljurand K. 2011. Changes in phytoplankton communities along a north-south gradient in the Baltic Sea between 1990 and 2008. *Boreal Environment Research* 16 (suppl. A): 191-208
- Jaanus A., Pellikka K. 2003. Does excessive phosphorus necessarily cause increasing biomass of diazotrophic cyanobacteria? *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Biology and Ecology* 52:205-217
- Jackson, J.B.C., Kirby M.X., Berger W.H., Bjorndal K.A., Botsford L.W., Bourque B.J., Bradbury R.H., Cooke R., Erlandson J., Estes J.A., Hughes T.P., Kidwell S., Lange C.B., Lenihan H.S., Pandolfi J.M., Peterson C.H., Steneck R.S., Tegner M.J., Warner R.R. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293:629-638
- Janssen F., Neumann T., Schmidt M. 2004. Inter-annual variability in cyanobacteria blooms in the Baltic Sea controlled by wintertime hydrographic conditions. *Marine Ecology Progress Series* 275: 59-68
- Jennings S., Pinnegar J.K., Polunin N.V.C., Warr K.J. 2002. Linking size-based and trophic analyses of benthic community structure. *Marine Ecology Progress Series* 26: 67-80
- Johansson G., Eriksson B.K., Pedersén M., Snoeijs P. 1998. Long-term changes of macroalgal vegetation in the Skagerrak area. *Hydrobiologia* 385: 121-138
- Kahru M., Leppanen J.M., Rud O., Savchuk O.P. 2000. Cyanobacteria blooms in the Gulf of Finland triggered by the saltwater inflow in the Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series* 207: 13-18

- Kangro K., Olli K., Tamminen T., Lignell R. 2007. Species-specific responses of cyanobacteria-dominated phytoplankton community to artificial nutrient limitations in the Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series* 336:15-27
- Kanoshina I., Lips U., Leppänen J.M. 2003. The influence of weather conditions (temperature and wind) on cyanobacterial bloom development in the Gulf of Finland (Baltic Sea). *Harmful Algae* 2:29-41
- Karlsson J., Jonsson A., Meili M., Jansson M. 2003. Control of zooplankton dependence on allochthonous organic carbon in humic and clear-water lakes in northern Sweden. *Limnology and Oceanography* 48: 269-276
- Kimor B., Moigis A.G., Dohman V., Stienen C. 1985. A case of mass occurrence of *Prorocentrum minimum* in the Kiel Fjord. *Marine Ecology Progress Series* 27: 209-215
- Koroleff F. 1976. Determination of total phosphorus. In: Grasshoff, K. (ed) *Methods of seawater analysis*. Verlag Chemie, Weinheim: 123-125
- Koshikawa H., Harada S., Watanabe M., Sato K., Akehata K. 1999. Influence of plankton community structure on the contribution of bacterial production to metazooplankton in a coastal mesocosm. *Marine Ecology Progress Series* 21: 1565-1573
- Kotta J., Lauringson V., Martin G., Simm M., Kotta I., Herlük K., Ojaveer H. 2008. Gulf of Riga and Pärnu Bay. *Ecology of Baltic Coastal Waters* 197:217-243
- Kotta J., Simm M., Kotta I., Kanošina I., Kallaste K., Raid T. 2004. Factors controlling long-term changes of the eutrophicated ecosystem of Pärnu Bay, Gulf of Riga. *Hydrobiologia* 514: 259-268
- Kuosa H. 1988. Observations on the taxonomy and ecology of *Monoraphidium* (Chlorophyceae, Chlorococcales) and *Koliella* (Chlorophyceae, Ulotrichales) species in Tvärminne sea area, SW coast of Finland. *Arch Protistenkd* 135: 45-53
- Kuoppo P., Samuelsson K., Lignell R., Sepälä J., Tamminen T., Andersson A. 2003. Fate of increased production in late-summer plankton communities due to nutrient enrichment of the Baltic Proper. *Aquatic Microbial Ecology* 32: 47-60

- Laamanen M., Kuosa H., 2005. Annual variability of biomass and heterocysts of the N₂-fixing cyanobacterium *Aphanizomenon flos-aquae* in the Baltic Sea with reference to *Anabaena* spp. and *Nodularia spumigena*. Boreal Environmental Research 10: 19-30
- Lagus A., Suomela J., Helminen H., Lehtimähi J.M., Sipura J., Sivonen K., Suominen L. 2007. Interaction effects of N:P ratios and frequency of nutrient supply on the plankton community in the northern Baltic Sea. Marine Ecology Progress Series 332:77-92
- Larsen J., Kuosa H., Ikävalko J., Kivi K., Hällfors S. 1995. A description of *Scrippsiella hangoei* (Schiller) comb. Nov. – a ‘red tide’ dinoflagellate from the northern Baltic. Phycologia 34: 135-144
- Laznik M., Stålnacke P., Grimvall A., Wittgren H.B. 1999. Riverine input of nutrients to the Gulf of Riga – temporal and spatial variations. Journal of Marine Systems 23: 11-25
- Legendre L., Rassoulzadegan F., 1995. Plankton and nutrient dynamic in marine waters. Ophelia 41: 153-172
- Lehtinen S., Sopanen S., Tamminen T. 2010. Community-level and species-specific response of coastal phytoplankton to the presence of two mesozooplanktonic grazers. Marine Biology 157: 1555-1565
- Lignell R., Seppälä J., Kuuppo P., Tamminen T., Andersen T., Grismervik I. 2003. Beyond bulk properties: Responses of coastal summer plankton communities to nutrient enrichment in the northern Baltic Sea. Limnology and Oceanography 48:189-209
- Litover M.J., Lips U., Laaneur J., Liljebladh B. 1998. Flow regime in the Irbe Strait. Aquatic Science 60: 253-256
- Mackiewicz T. 1995. Nanoplankton Zatoki Gdańskiej, Studia i Materiały MIR, seria A, Nr. 32
- Majaneva, M., Autio R., Huttunen M., Kuosa H., Kuparinen J. 2009. Phytoplankton monitoring: the effect of sampling methods used during different stratification

and bloom conditions in the Baltic Sea. *Boreal Environment Research* 14:313–322

Maestrini S.Y., Balode M., Béchemin C., Purina, I. Vérité C. 1997. Nutrients limiting the algal growth potential (AGP) in the Gulf of Riga, eastern Baltic Sea, in spring and early summer 1996. *La mer* 35: 49-68

Maestrini S.Y., Balode M., Béchemin C., Purina I., Botva U. 1999. Nitrogen as the nutrient limiting the algal growth potential for summer natural assemblages in the Gulf of Riga, eastern Baltic Sea. *Plankton Biology and Ecology* 46 (1): 1-7

McQuatters-Gollop A., Gilbert A.J., Mee L.D., Vermant J.E., Artioli Y., Humborg C., Wulff F. 2009. How well do ecosystem indicators communicate the effects of anthropogenic eutrophication. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 82:583-596

MsQuatters-Gollop A., Raitos D.E., Edwards M., Pradhan Y., Mee L.D., Levander S.J., Attrill M.J., 2007. A long-term chlorophyll data set reveals regime shift in North Sea phytoplankton biomass unconnected nutrient trends. *Limnology and Oceanography* 52: 635-648

Meybeck M. 1982. Carbon, nitrogen and phosphorus transport by world rivers. *American journal of science* 282: 401-450

Meier H.E.M. 2006. Baltic Sea climate in the last twenty-first century: a dynamical downscaling approach using two global models and two emission scenarios. *Climate dynamics* 27: 39-68

Menden-Deuer S., Lessard E.J. 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms and other protist plankton. *Limnology and Oceanography* 45(3): 569-579

Merrell J.R., Stoecker D.K. 1998. Differential grazing on protozoan microplankton by development stages of calanoid copepod *Eurytemora affinis* Poppe. *Journal of Plankton research* 20: 289-304

Meyer-Reil L.A., Köster M. 2000. Eutrophication of Marine Waters: Effects on Benthic Microbial Communities. *Marine Pollution Bulletin* 41:255-263

- Moestrup Ø., Lindberg K., Daugbjerg N. 2009. Studies on woloszynskioid dinoflagellates IV: The genus *Biecheleria* gen. nov. *Phycologia Research* 57: 203-220
- Moisander P.H., Steppe T.F., Hall N.S., Kuparinen J., Paerl H.W. 2003. Variability in nitrogen and phosphorus limitation for Baltic Sea phytoplankton during nitrogen-fixing cyanobacterial blooms. *Marine Ecology Progress Series* 262:81-95
- Moutin T., Thingstad T.F., Van Wambeke F., Marie D., Slawyk G., Raimbault P., Claustre H. 2002. In the predominance of cyanobacteria *Synechococcus* related to competition for phosphate at nanomolar level? *Limnology and Oceanography* 47: 1562-1567
- Mullin M.M. 1969. Production of zooplankton in the ocean: the present status and problems. *Oceanography and Marine Biology. Ann.Rev:*7: 293-310
- Møller E.F. 2005. Sloppy feeding in marine copepods: prey-size-dependent production of dissolved organic carbon. *Journal of Plankton Research* 27 (1): 27-35
- Nakazima M. 1965. Studies on the source of shellfish poisons in Lake Hamana. I. Relation of the abundance of a species of dinoflagellate *Prorocentrum* sp. to shellfish toxicity. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* 31: 198-203
- Okaichi T., Imatomi Y. 1979. Toxicity of *Prorocentrum minimum* var. *mariae-lebouriae* assumed to be causative agent of short-necked calm poisoning. In: Taylor D.L., Seliger H.H. (Eds.), *Toxic Dinoflagellate Blooms*. Elsevier/North-Holland, New York: 385-388
- Olenina I., Hajdu S., Andersson A., Edler L., Wasmund N., Busch S., Göbel J., Gromisz S., Huseby S., Jaanus A., Kokkonen P., Ledaine I., Niemkiewicz E. 2006. Biovolumes and size-classes of phytoplankton in the Baltic Sea. *Baltic Sea Environmental Proceedings* 106:1-144
- Olenin S., Minchin D., Daunys D. 2007. Assessment of biopollution in aquatic ecosystems. *Marine Pollution Bulletin* 55: 379-394
- Olli K. 1999. Diel vertical migration of migration of phytoplankton and heterotrophic flagellates on the Gulf of Riga. *Journal of Marine Systems* 23:145-163

- Olli K., Heiskanen A.S. 1999. Seasonal changes of phytoplankton community structure and sinking loss in the Gulf of Riga. *Journal of Marine Systems* 23:165-184
- Olli K., Trunov K. 2010. Abundance and distribution of vernal bloom dinoflagellate cyst in the Gulf of Riga and Gulf of Riga (the Baltic Sea). *Deep-Sea Research II* 57: 235-242
- Paerl H.W., Huisman J. 2008. Blooms Like it Hot. *Science* 320:57-58
- Panosso R., Granéli E. 2000. Effects of dissolved organic matter on growth of *Nodularia spumigea* (Cyanophyceae) cultivated under N or P deficiency. *Marine Biology* 136: 331-336
- Paoli A., Celussi M., Del Negro P., Umani S.F., Talarico L. 2008. Ecological advantages from light adaptation and heterotrophic-like behaviour in *Synechococcus* harvested from the Gulf of Trieste (northern Adriatic Sea). *FEMS Microbiology Ecology* 64: 219-229
- Pastors A. 1975. Baltijas jūra un Rīgas jūras līcis. *Latvijas PSR Ģeogrāfija*, 2. izd., Rīga: 54-74
- Peers G.M., Milligan A.J., Harrison P.J. 2000. Assay optimization and regulation of urease activity in two marine diatoms. *Journal of Phycology* 36: 523-528
- Persson L. 1999. Trophic cascades: abiding heterogeneity and the trophic level concept at the end of road. *Oikos* 85: 385-397
- Porter K.G., Fleig Y.S. 1980. The use of DAPI for identifying and counting microflora. *Limnology and Oceanography* 25: 943-948
- Pertola S. 2006. Diffusive and ship-mediate spread of dinoflagelates in the Baltic Sea with a *Prorocentrum minimum* special case. Doctoral dissertation. University of Helsinki, Faculty of Bioscience, Department of Biological and Environmental Science and Finnish Institute of Marine Research
- Pertola S., Kuosa H., Olsonen R. 2005. Is the invasion of *Prorocentrum minimum* (Dinophyceae) related to the nitrogen enrichment of the Baltic Sea? *Harmful Algae* 4: 481-492

- Probyn T.A., Waldron H.N., James A.G. 1990. Size-fractionated measurements of nitrogen uptake in aged upwelling waters – implications for pelagic food web. *Limnology and Oceanography* 35: 202-210
- Purina I., Balode M., Béchemin C., Pöder T., Vérité C., Maestrini S. 2004. Influence of dissolved organic matter from terrestrial origin on the changes of dinoflagellate species composition in the Gulf of Riga, Baltic Sea. *Hydrobiologia* 514: 127-137
- Pöder T., Maestrini S.Y., Balode M., Lips U., Béchemin C., Andrushaitis A., Purina I. 2003. The role of inorganic and organic nutrients on the development of phytoplankton along the transect from Daugava River mouth to the Open Baltic in spring and summer 1999. *ICES Journal of Marine Science* 60:827-835
- Rassoulzadegan F., Sheldon R.W. 1986. Predatory-prey interactions of nanozooplankton and bacteria in an oligotrophic marine-environment. *Limnology and Oceanography* 31: 1010-1021
- Redfield A.C., 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist* 46: 205-221
- Reise K., Olenin S., Thielges D.W. 2006. Are alien threatening European aquatic coastal ecosystems? *Helgoland Marine research* 60(2): 106-112
- Reuman D.C., Cohen J.E. 2004. Trophic links' length and slope in the Tuesday Lake food web with species' body mass and numerical abundance. *Journal of Animal Ecology* 73: 852-866
- Rydin E., Hyenstrand P., Gunnerhed M., Blomqvist P. 2002. Nutrient limitation of cyanobacterial bloom: an enclosure experiment from coastal zone of the NW Baltic Proper. *Marine Ecology Progress Series* 239:31-36
- Samuelsson K., Andersson A. 2003. Predation limitation in the pelagic microbial food web in an oligotrophic aquatic systems. *Aquatic Microbial Biology* 30: 239-250
- Seip K.L., Reynolds C.S. 1995. Phytoplankton functional attributes along trophic gradient and season. *Limnology and Oceanography* 40:589-597

- Seitzinger S.P., Sanders R.W. 1997 Contribution of dissolved organic nitrogen from rivers to estuarine eutrophication. *Marine Ecology Progress Series* 159: 1-12
- Sellner K.G., Lacouture R.V., Parrish C.R. 1988. Effects of increasing salinity on cyanobacteria bloom in the Potomac River estuary. *Journal of Plankton Research* 10: 49-61
- Sepälä J. Balode M. 1999. Spatial distribution of phytoplankton in the Gulf of Riga during spring and summer stages. *Journal of Marine Systems* 23: 51-67
- Sherr E.B., Sherr B.F. 2002. Significance of predation by protists in aquatic microbial food webs. *Antonie Van Leeuwenhoek* 81: 293-308
- Silvia-Santos P., Pardal M.Â., Lopes J.R., Múrias T., Cabral A.J. 2006. A Stochastic Dynamic Methodology (SDM) to the modelling of trophic interactions, with a focus on estuarine eutrophication scenarios. *Ecological Indicators*, Volume 6, Issue 2, pp. 394-408
- Simon M., Azam F. 1989. Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria. *Marine Ecology Progress Series* 51: 201-213
- Smayda T.J. 1990. Novel and nuisance phytoplankton blooms in the sea: evidence for a global epidemic. In: Granéli E., Sundström E., Edler L., Anderson D.M. (Eds.), *Toxic Marine Phytoplankton*. Elsevier, New York: 29-40
- Smayda T.J., Reynolds C.S. 2003. Strategies of marine dinoflagellate survival and some rules of assembly. *Journal of Sea Research* 49: 95-106
- Smetacek V., Passow U. 1990. Spring bloom initiation and Sverdrup's critical-depth model. *Limnology and Oceanography* 35: 228-234
- Smith G.B. 1975. Phytoplankton blooms and reef kills in the mid-eastern Gulf of Mexico. *Florida Marine Research Publications* 8: 8
- Smith D.C., Azam F. 1992. A simple, economical method for measuring bacterial protein synthesis rates in seawater using ^3H -leucin. *Marine Microbial Food Webs* 6: 107-114

- Sommer U., Stibor H., Katchikis A., Sommer F., Hansen T. 2002. Pelagic food web configurations at different levels of nutrient richness and their implications for the ratio fish production: Primary production. *Hydrobiologia* 484: 11-20
- Steiner C.F. 2001. The effects of prey heterogeneity and consumer identity on the limitation of trophic-level biomass. *Ecology* 82: 2495-2506
- Stepanauskas R., Jørgensen N.O.G., Eigaard O.R., Zvikas A., Tranvik L.J., Leonardson L. 2002. Summer inputs of riverine nutrients to the Baltic Sea: Bioavailability and eutrophication relevance. *Ecological Monographs* 72: 579-597
- Stepanauskas R., Leonardson L., Tranvik L.J. 1999 Bioavailability of wetland-derived DON to freshwater and marine bacterioplankton. *Limnology and Oceanography* 16: 44: 1477-1485
- Stiebriņš O., Vāling P., 1996. Bottom sediments of the Gulf of Riga. Geological Survey of Latvia. Geological Survey of Estonia. Riga. 53 lpp. un katre
- Stipa T., Vepsäläinen J. 2002. The fragile climatological niche of the Baltic Sea. *Boreal Environment Research* 7: 335-342
- Straile D. 1997. Gross growth efficiencies of protozoan and metazoan zooplankton and their dependence on food concentration, predator-prey weight ratio, and taxonomic group. *Limnology and Oceanography* 42: 1375-1385
- Stoecker D.K., Li A., Coast D.W. Gustafson D.E. Nannen M.K. 1997. Mixotrophy in the dinoflagellate *Prorocentrum minimum*. *Marine Ecology Progress Series* 152: 1-12
- Stolte W., Riegman R. 1996. A model approach for size selective competition of marine phytoplankton for fluctuating nitrate and ammonium. *Journal of Phycology* 32: 732-740
- Suikkanen S., Laamanen M., Huttunen M. 2007. Long-term changes in summer phytoplankton communities of the open northern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71:580-592

- Sundström A.M., 2010. Differentiation of morphologically similar similar spring bloom dinoflagellates in the Baltic Sea. Departement of Systems Ecology, Stockholm University. Licentiate in Philosophy Thesis 2010:2 in Marine Ecology
- Sundström A.M., Kremt A., Daugbjerg N., Moestrup Ø., Ellegaard M., Hansen R., Hajdu S. 2009. *Gymnodinium corollarium* sp. nov. (Dinophyceae) – A new cold-water dinofagellate responsible for cyst sedimentation events in the Baltic Sea. *Journal of Phycologia* 45: 938-952
- Tambi H., Fonnes Flaten G.A., Egge J.K., Bødtker G., Jacobsen A.J., Thingstad T.F. 2009. Relationship between phosphate affinities and cell size and shape in various bacteria and phytoplankton. *Aquatic Microbial Ecology* 57: 311-320
- Thamm R., Schernewski G., Wasmund N., Neumann T. 2004. Spatial phytoplankton pattern in the Baltic Sea. In: Schernewski G., Wielgat M. eds. *Baltic Sea Typology. Coastline Reports* 4: 85-109
- Tamminen T., Seppälä J. 1999. Nutrient pools, transformations, ratios, and limitation in the Gulf of Riga, the Baltic Sea, during four successional stages. *Journal of Marine Systems* 23:83-106
- Tanaka T., Rassoulzadegan F., Thingstad T.F. 2003. Measurements of phosphate affinity constants and phosphorus release from the microbial food web in Villefrance Bay, north western Mediterranean. *Limnology and Oceanography* 48: 1150-1160
- Thingstad T.F., Cuevas L.A. 2010. Nutrient pathways through the microbial food webs: principles and predictability discussed based on five different experiments. *Aquatic Microbial Ecology* 61: 249-260
- Thingstad T.F., Lignell R. 1997. Theoretical models for the control of bacterial growth rate. Abundance, diversity and carbon demand. *Aquatic Microbial Ecology* 13: 19-27

- Thingstad T.F., Sakshaug E. 1990. Control of phytoplankton growth in nutrient recycling ecosystems. Theory and terminology. Marine Ecology Progress Series 96: 261-272
- Turner M.A., Sigurdson L.J., Findlay D.L., Howell T., Robinson G.G.C., Brewster J.F. 1995. Growth characteristics of bloom-forming filamentous green algae in the littoral zone of an experimentally acidified lake. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 52:2251-2263
- Tyler M.A., Seiliger H.H. 1978. Annual subsurface transport of a red tide dinoflagellate to its bloom area: water circulation pattern and organism distribution in the Chesapeake Bay. Limnology and Oceanography 23: 227-246
- Tyler M.A., Seiliger H.H. 1981. Selection for a red tide organisms: physiological response to the physical environment. Limnology and Oceanography 26: 310-324
- Utermöhl H. 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. Mitt int. Verein Theor Angew Limnol 9:1-38
- Vahtera E., Conley D.J., Gustafsson B.G., Kuosa H., Pitkanen H., Savchuk O.P., Tamminen T., Viitasalo T., Wasmund N., Wulff f. 2007. Internal ecosystem feedbacks enhance nitrogen-fixing cyanobacteria blooms and complicate management in the Baltic Sea. Ambio 36: 186-194
- Vahtera E., Laamanen M., Rintala J.M. 2007. Use of different phosphorus source by the bloom-forming cyanobacteria *Aphanizomenon flos-aquae* and *Nodularia spumigena*. Aquatic Marine Ecology 46:225-237
- Vargas C.A., Gonzalez H.E. 2004. Plankton community structure and carbon cycling in a coastal upwelling system. I. Bacteria, microzooplankton and phytoplankton in the diet of copepods and appendicularians. Aquatic Microbial Ecology 34: 151-164
- Vuorio K., Lagus A., Lehtimäki J.M., Suolela J., Helminen H. 2005. Phytoplankton community responses to nutrient and iron enrichments under different nitrogen to phosphorus ratios in the northern Baltic Sea. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 322:39-52

- Wasmund N., Nausch G., Matthäus W. 1998. Phytoplankton spring bloom in the southern Baltic Sea-spatio-temporal development and long-term trends *Journal of Plankton Research* 20:1099-1117
- Wasmund N., Zalewski M., Busch S. 1999. Phytoplankton in large river plumes in the Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science* 56: 23-32
- Wassmann P. 1993. Regulation of vertical export of particulate organic matter from the euphotic zone by planktonic heterotrophs in eutrophicated aquatic environments. *Marine Pollution Bulletin* 26: 636-643
- Weijerman G.R., Lindeboom H, Zuur A. 2005. Regime shifts in marine ecosystems of the North Sea and Wadden Sea, *marine Ecology Progress Series* 298: 21-39
- Weisse T. 1991. The annual cycle of heterotrophic freshwater nanoflagellates – role of bottom-up versus top-down control. *Journal of Plankton Research* 13: 167-185
- Weisse T. 2002. The significance of inter- and intraspecific variation bacterivorous and herbivorous protists. *Antonie Van Leeuwenhoek* 81: 327-341
- White P.A., Kalff J., Rasmussen J.B., Gasol J.M. 1991. The effect of temperature and algal biomass on bacterial production and specific growth rate in freshwater and marine habitats. *Microbial Ecology* 21: 99-118
- Wikner J., Hagström Å. 1988. Evidence for a tightly coupled nanoplanktonic predator-prey link regulating the bacterivores in the marine-environment. *Marine Ecology Progress Series* 50:137-145
- Willén T., 1962. Studies on the phytoplankton of some lakes connected with or recently isolated from the Baltic. *Oikos*. 13: 169-199
- Witek B., Pliński M. 2000. The first recorded bloom of *Prorocentrum minimum* (PAVILLARD) SCHILLER in the coastal zone of the Gulf of Gdansk. *Oceanologia* 42: 29-36
- Wiltshire K.H., Malzahn A.M., Wirtz K., Greve W., Janisch S., Magnelsdorf P., Manly B.F.J., Boersma M. 2008. Resilience of North Sea phytoplankton spring bloom dynamics: An analysis of long-term data at Helgoland Roads. *Limnology and Oceanography* 53: 1294-1302

- Yoshiyama K., Sharp J.H. 2006. Phytoplankton response to nutrient enrichment in an urbanized estuary: Apparent inhibition of primary production by overeutrophication. *Limnology and Oceanography* 51: 424-434
- Yurkovskis A. 2004. Long - term land - based and internal forcing of the nutrient state of the Gulf of Riga (Baltic Sea). *Journal of Marine Systems* 50:181-197
- Yurkovskis A., Kostrichina E., Ikauniece A. 1999. Seasonal succession and growth in the plankton communities of the Gulf of Riga in relation to long-term nutrient dynamics. *Hydrobiologia* 393:83-94
- Петров В. С. 1979. Гидробаланс и водообмен между Рижским заливом и Балтийским морем. Сборник работ рижской гидрометеорологической обсерватории, Рига, 6: 88-95
- Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений. 1980, Гидрометеоиздат, Л.