



**Latvijas Universitātes Bioloģijas fakultāte
Hidrobioloģijas katedra**

Solvita Strāķe

Promocijas darbs – publikāciju kopsavilkums

**Mezozooplanktona struktūra un funkcionālā
loma Baltijas jūras piekrastes ekosistēmā**

Bioloģijas doktora zinātniskā grāda iegūšanai
hidrobioloģijas apakšnozarē

Darba zinātniskais vadītājs
Asociētais profesors, Dr. biol. Andris Andrušaitis

2008

SATURS

PUBLIKĀCIJU SARAKSTS.....	3
IEVADS	4
I NODAĻA: RĪGAS LĪČA MEZOZOOPLANKTONA CENOZES. INVAZĪVĀS SUGAS <i>CERCOPAGIS PENGOS</i> IZPLATĪBA UN IETEKME UZ MEZOZOOPLANKTONA SABIEDRĪBĀM	
Zooplanktona strukturālie un sezonālie pētījumi Dienvidaustrumbaltijā un Rīgas līcī.....	9
Pētījuma rajoni.....	13
Mezozooplanktona sugu sastāvs, telpiskais sadalījums un sezonālā dinamika Rīgas līča litorālē	16
Publikācijas I un II kopsavilkums un diskusija.....	16
Invazīvās sugas <i>Cercopagis pengos</i> (Ostroumov) populācijas struktūra un ietekme uz mezozooplanktona cenozi Rīgas līcī	23
Publikācijas III kopsavilkums un diskusija.....	23
II NODAĻA: MEZOZOOPLANKTONA FUNKCIONĀLIE PĒTĪJUMI BALTIJAS JŪRĀ	
Mezozooplanktona populāciju funkcionālie pētījumi.....	27
Potenciāli toksisko cianobaktēriju <i>Microcystia aeruginosa</i> un <i>Nodularia spumigena</i> ietekme uz dominējošo Baltijas jūras kopepodu sugu izdzīvotību un olu produkciju.....	29
Publikācijas IV kopsavilkums un diskusija.....	29
Nefekālā materiāla izdalīšanās no kopepoda <i>Acartia tonsa</i> : ietekme uz vertikālo plūsmu un noārdīšanos	33
Publikācijas V kopsavilkums un diskusija	33
SECINĀJUMI	37
PATEICĪBAS.....	39
LITERATŪRAS SARAKSTS	40

PUBLIKĀCIJU SARAKSTS

Doktora disertācijā apkopoti piecu publikāciju materiāli:

I. Strāķe S. 2000. Variations of mesozooplankton species composition, abundance, and biomass in the littoral zone of the Gulf of Rīga, Latvia. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences*, Section B, Vol. 54, No. 5/6, 155 – 159.

II Strake S., Laganovska R., Botva U. 2000. The structure of mesozooplankton communities in the littoral zone of the Gulf of Riga. *Sea & Environment, Klaipeda University*, 2 (4), 59 – 68.

III Strake S. 2002. The contribution of nonindigenous *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) in the mesozooplankton community and its population structure in the Gulf of Riga. *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol.*, 51, 2, 91 - 102.

IV Balode M., Strāķe S. 2004. Effect of potentially toxic cyanobacteria *Microcystis aeruginosa* and *Nodularia spumigena* on the survival and reproductive success of the dominant Baltic copepod species. In: Steidinger K. A., J. H. Landsberg, C. R. Tomas, G. A. Vargo (Eds.) *Harmful Algae 2002*. Florida Fish and Wildlife Conservation Commission, Florida Institute of Oceanography, and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO: 479 – 481.

V Olesen M., Strake S., Andrushaitis A. 2005. Egestion of non-pellet fecal material from copepods in relation to their energetic and potential impact on the pelagic food web. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol. 293: 131 – 142.

IEVADS

Zooplanktonam ir „atslēgas” loma pelagiskajā barība ķēdē nodrošinot organisko vielu apriti starp fotosintezējošu viencūnas aļģi un augstākajiem trofiskās ķēdes līmeņiem kā, piemēram, komerciālajai zvejai svarīgākajām pelagisko zivju sugām. Zooplanktona loma ekonomiskajā perspektīvā kļūst tikpat svarīga kā ekoloģiskajā perspektīvā, jo tā pieejamība pareizajā izmērā, pareizajā vietā un laikā pirmajām zivju kāpuru stadijām tiek uzskatīta kā viena no būtiskākajiem vides faktoriem, kas var kontrolēt zivju krājuma lielumu. Īpaši nozīmīgi ir seklie piekrastes ūdeņi, kur atrodas dažādu bezmugurkaulnieku un komerciāli svarīgu zivju mazuļu barošanās vietas.

Īpatnējais bioloģiskais zooplanktona fenomens ir tā sastopamības mērogi laikā un telpā, respektīvi, nav iespējams uzzināt zooplanktona faktisko izplatību jūrā. Precīzus mērījumus var iegūt tikai konkrētā paraugu ievākšanas stacijā un pārejo papildus informāciju veido laboratorijas eksperimenti, kas palīdz noskaidrot lauka pētījumus, un modelēšana. Tikai integrēta ekoloģisko pētījumu pieeja palīdz saprast zooplanktona populāciju struktūru un dinamiku jūrā.

Zināšanas par zooplanktona cenozes struktūru un tā funkcionēšanu ir saistītas atbildot uz jautājumiem *cik daudz, kas, kur un kad* ir sastopams. Lai gan atsevišķos Baltijas jūras rajonos tiek veikti ilggadīgi zooplanktona novērojumi un analizētas datu rindas, tradicionālie monitoringa novērojumi neatbild uz tādiem ar zooplanktona ekoloģiju saistītiem jautājumiem kā:

- Zooplanktona ekoloģija piekrastē – relatīvi maz pētīta, jo tradicionālajā Baltijas jūras monitoringa staciju tīklā seklākās stacijas atrodas uz 10 m dziļuma izobātas, bet zooplanktona sugu daudzveidība, dominējošo vai reto sugu sastāvs, to skaits un biomasu piekrastes rajonos atšķiras.
- Invazīvās sugas *Cercopagis pengoi* ekoloģija. Detalizētāka izpēte ļautu noskaidrot kā invazīvā suga ietekmē dabiskās planktona cenozes un vai līdzšinējās trofiskajās ķēdēs ir izjaukts pastāvošais līdzsvars.
- Zooplanktona loma jūras biogeoķīmiskajos procesos, kuru noskaidrošanai nepieciešami eksperimenti laboratorijā.

Darba mērķis ir noskaidrot maz pētītus Baltijas jūras mezozooplanktona ekoloģijas jautājumus, lai izprastu tā lomu ekosistēmas funkcionēšanā.

Darba galvenie uzdevumi:

- Detalizēti noskaidrot mezozooplanktona sugu sastāvu, telpisko sadalījumu un sezonālo dinamiku Rīgas līča litorāla zonā (1 m dziļumā), īpašu uzmanību pievēršot kritiskajiem mezozooplanktona cenozes attīstības posmiem – pavasarim un vasarai (Publikācija I; Publikācija II);
- Noskaidrot kāds sugu komplekss veido litorāles mezozooplanktonu, vai pastāv noturīgas ģeogrāfiskā sadalījuma likumsakarības un kā sezonas sukcesijas gaitā mainās mezozooplanktona sugu sastāvs (Publikācija I; Publikācija II);
- Noskaidrot invazīvās mezozooplanktona sugas *Cercopagis pengoi* populācijas struktūru Rīgas līcī, tā sadalījumu laikā un telpā saistībā ar abiotiskajiem un biotiskajiem faktoriem. Novērtēt *Cercopagis pengoi* iespējamo ietekmi uz Rīgas līča mezozooplanktona cenozi (Publikācija III);
- Noskaidrot vai toksiskās cianobaktērijas *Nodularia spumigena* un *Microcystis aeruginosa* var ietekmēt Baltijas jūrā dominējošo airkājvēžu sugu *Eurytemora affinis* un *Acartia bifilosa* izdzīvotību un olu produkciju (Publikācija IV);
- Lai izprastu mezozooplanktona lomu vielu biogeoķīmiskajā apritē Baltijas jūrā, noskaidrot, kā dažādas barības diētas ietekmē airkājvēžu fekālo kapsulu veidošanos, grimšanu un bakteriālo degradāciju (Publikācija V).

Darba novitāte:

- Pirmo reizi iegūta detalizēta informācija par mezozooplanktona cenozes struktūru, sugu daudzveidību, telpisko sadalījumu un sezonālo dinamiku Rīgas līča litorālē;
- Pirmo reizi analizēta invazīvās kladoceras *Cercopagis pengoi* populācijas struktūra un telpiskais sadalījums un izvērtēta tā ietekme uz vietējo Rīgas līča mezozooplanktona cenozi;
- Pirmo reizi veikti pētījumi ar dabiskām Rīgas līča kopepodu sugu *Eurytemora affinis* un *Acartia bifilosa* populācijām analizējot toksisko cianobaktēriju *Nodularia spumigena* un *Microcystis aeruginosa* ietekmi uz to izdzīvotību un olu produkciju;
- Pirmo reizi noskaidrota kopepodu fekālo kapsulu loma organisko vielu transportā un barības vielu reģenerācijā stratificētos piekrastes ūdeņos.

Promocijas darba rezultātu aprobācija:

Pētījuma rezultāti publicēti:

1. **Strāķe S.** 2000. Variations of mesozooplankton species composition, abundance, and biomass in the littoral zone of the Gulf of Rīga, Latvia. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences, Section B, Vol. 54, No. 5/6*, 155 – 159.
2. **Strake S.**, Laganovska R., Botva U. 2000. The structure of mesozooplankton communities in the littoral zone of the Gulf of Riga. *Sea & Environment, Klaipeda University*, 2 (4), 59 – 68.
3. **Strake S.** 2002. The contribution of nonindigenous *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) in the mesozooplankton community and its population structure in the Gulf of Riga. *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol.*, 51, 2, 91 - 102.
4. Balode M., **Strāķe S.** 2004. Effect of potentially toxic cyanobacteria *Microcystis aeruginosa* and *Nodularia spumigena* on the survival and reproductive success of the dominant Baltic copepod species. In: Steidinger K. A., J. H. Landsberg, C. R. Tomas, G. A. Vargo (Eds.) *Harmful Algae 2002*. Florida Fish and Wildlife Conservation Commission, Florida Institute of Oceanography, and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO: 479 – 481.
5. Olesen M., **Strake S.**, Andrushaitis A. 2005. Egestion of non-pellet fecal material from copepods in relation to their energetic and potential impact on the pelagic food web. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol. 293: 131 – 142.
6. Maciej T. Tomczak, Leili Järv, Jonne Kotta, Georg Martin, Atis Minde, Bärbel Müller-Karulis, A. Põllumäe, Arturas Razinkovas, **Solvita Strake**. 2005. Trophic networks and carbon flows in South Eastern Baltic coastal ecosystems. ICES CM 2005/M:01

Par pētījuma rezultātiem ziņots konferencēs:

1. Boikova E., Purina I., Strake S., Botva U., Berzins V. 1998. Seasonal succession patterns and productivity of littoral and sub-littoral plankton communities in the eastern Gulf of Riga. The Gulf of Riga Project 1993-1998 Symposium. Jurmala, Latvia, May 10-14, 1998. Abstracts: 19.
2. Strake S. 1998. Variation of mesozooplankton species composition and biomass in the coastal zone of the Gulf of Riga. The Gulf of Riga Project 1993-1998 Symposium. Jurmala, Latvia, May 10-14, 1998. Abstracts: 105.
3. Strake S. 1999. Variation of mesozooplankton species composition, abundance and biomass in the littoral zone of the Gulf of Riga. 16th Baltic Marine Biologists Symposium. Klaipeda, Lithuania, June 21-26, 1999. Abstracts: 89-90.
4. Strake S., Boikova E., Kondratjeva N. 1999. Meso- and microzooplankton as food resources for fish larvae in the Baltic Sea, Gulf of Riga. Young Scientists Conference on Marine Ecosystem Perspectives. Gilleleja, Denmark, November 20-24, 1999. Abstracts: 37.
5. Strake S. 2001. Possible effect of newcomer *Cercopagis pengoi* on the mesozooplankton community structure in the Gulf of Riga. History of Marine and Freshwater Research in Estonia and Neighbouring Countries. Tallin, Estonia, February 1-2, 2001. Abstract: 31.
6. Strake S., 2001. The behaviour of calanoid copepod *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) in the Gulf of Riga, Baltic Sea. Baltic Sea Science Congress 2001. Stockholm, Sweden, November 25-29, 2001. Abstract Volume: 308.
7. Strake S., Andrushaitis A., Olesen M. 2003. Fecal pellets comprise less than 50% of excreted matter from copepods. 3th International Zooplankton Production Symposium. Gijon, Spain, May 20-23, 2003. Abstracts: 101.

8. Strake S., Ikauniece A. 2003. Distribution patterns of mesozooplankton in the Gulf of Riga. Baltic Sea Science Congress 2003. Helsinki, Finland, August 24-28. Abstract Publication: 249.
9. Strake S., Boikova E., Botva U. 2003. Contribution of metazoan microplankton in the zooplankton community Gulf of Riga. Baltic Sea Science Congress 2003. Helsinki, Finland, August 24-28. Abstract Publication: 250.
10. Balode M., Strake S. 2004. The influence of toxic cyanobacteria on development of Baltic mesozooplankton. International Conference to Commemorate 30 years of the Helsinki Convention. Riga, Latvia, March 22-24. Abstract: 90.
11. Strake S., Ikauniece A., Aispure G. 2004. Distribution features of invasive cladoceran *Cercopagis pengoi* in the Gulf of Riga. Baltic – the Sea of Aliens. Gdynia, Poland, August 25-27. Book of Abstracts: 60-61.
12. Strake S., Mazur-Marzec H., Balode M., Purina I. 2005. Microcystin's diversity in Latvian freshwaters in summer 2002 and 2003: analyzed by HPLC. Hazardous algae – a problem for modern ecology. Gdansk, Poland, May 18.-22. Abstract: 13-14.
13. Strake S., Ikauniece A., Aispure G. 2005. Population biology of the calanoid copepods *Eurytemora affinis* and *Acartia bifilosa* in the Gulf of Riga, Baltic Sea. 9th International Conference on Copepoda. Hammamet, Tunisia, July 11.-19. Abstract Book: 222.
14. Strāķe S., Pöllumäe A., Müller-Karulis B., Margoński P., Demereckiene N. 2007. Factors affecting zooplankton long-term changes in the south-eastern Baltic Sea coastal ecosystems. 4st International Zooplankton Production Symposium „Human and Climate Forcing of Zooplankton Populations”. Hiroshima, Japan, May 25– June 01. Program and Abstracts: 98-99.

I NODAĻA:

RĪGAS LĪČA MEZOZOOPĻANKTONA CENOZES. INVAZĪVĀS SUGAS *CERCOPAGIS PENGOI* IZPLATĪBA UN IETEKME UZ MEZOZOOPĻANKTONA SABIEDRĪBĀM

Zooplanktona strukturālie un sezonālie pētījumi Dienvidaustrumbaltijā un Rīgas līcī

Pirmie Rīgas līča ekosistēmas pētījumi ir datējami ar XX gds. sākumu. 1908. un 1909. gadā O. Grimma vadībā notika ekspedīcija Baltijas jūras vidus- un austrumu daļā ietverot arī Somijas un Rīgas līci (Крабби, 1913a, 1913b). Ekspedīcijas atskaitēs ir apkopotī Rīgas līcī apsekoto novērojumu staciju temperatūras, sāļuma, straumju, skābekļa dati, kā arī pirmie fitoplanktona, zooplanktona, nektobentosa un makrozoobentosa sugu sastāva pētījuma rezultāti.

Detalizētāki Rīgas līča pētījumi sākās 1924. gadā profesoram E. Štrandam nodibinot Latvijas Universitātes Hidrobioloģijas staciju, kas turpināja darboties līdz pat 1940. gadam. Laikā starp 2 pasaules kariem Latvijas zinātnieki Heinrihs Skuja (Skuja 1924, 1926), Bruno Bērziņš (Bērziņš, 1932, 1940, 1943) publicē darbus par Rīgas līča fitoplanktona un zooplanktona sugu sastāvu un to saistību ar vides faktoriem – temperatūru un skābekli.

Nodibinoties Vissavienības zinātniski-pētnieciskajam jūras zivsaimniecības un okeanogrāfijas institūtam (ВНИРО) sākās kompleksi Rīgas līča un Baltijas jūras pētījumi – veikta ūdenī un gruntī dzīvojošo sugu sistematizācija pēc to izcelsmes un attiecībām pret vides faktoriem.

Tā kā Rīgas līcī veiktos mezozooplanktona pētījumus parasti ir grūti nodalīt no kopējiem Baltijas jūras pētījumiem, tad tālāk tie daļēji tiek apskatīti kopā.

Virkne pētījumu (Боднек 1954, Зенкевич 1951, 1963, Николаев и Криевс 1957a, 1960, Николаев 1961a) liecina, ka vispārējās mezozooplanktona sadalījuma likumsakarības telpā nosaka Baltijas jūras reģionālās īpatnības. Vislielākie un savstarpēji daļēji izolētie Baltijas jūras apakšrajoni ir Rīgas līcis, Somu līcis, Botnijas līcis un atklātā Baltijas jūras daļa, kas atšķiras pēc to hidroloģiskā un hidroķīmiskā raksturojuma veidojot atšķirīgus vides apstākļus mezozooplanktona attīstībai. Galvenie mezozooplanktona sadalījuma īpatnības ietekmējošie faktori ir ūdens sāļums, ūdens temperatūra dažādās sezonās un upju notece. Pēdējais no uzskaitītajiem

faktoriem var būtiski ietekmēt mezozooplanktona barības bāzes – fitoplanktona attīstības tendences.

1.tab. Baltijas jūras reģionāli-zonālā struktūra un mezozooplanktona dominējošo sugu sastāvs (Николаев, 1961a).

Galvenie reģionu tipi			
Mezozooplanktona zonālā struktūra vasaras periodā	Atklātās Baltijas mezozooplanktona komplekss	Rīgas, Somu un Botnijas līča mezozooplanktona komplekss	
	Viršējo ūdens slāņu 0-20 (40) m termofilā mezozooplanktona sugu komplekss	<i>Temora longicornis</i> <i>Acartia longiremis</i> <i>Centropages hamatus</i> <i>Pseudocalanus elongatus</i> (juv.) <i>Bosmina o. maritima</i> <i>Evadne nordmanni</i> <i>Podon leuckarti</i> <i>Aurelia aurita</i> <i>Synchaeta baltica</i> <i>Synchaeta monopus</i> <i>Macoma baltica</i> (larvae)	<i>Eurytemora affinis</i> <i>Acartia bifilosa</i> <i>Cyclopina gracilis</i> , <i>Cyclops</i> sp. <i>Bosmina o. maritima</i> <i>Evadne nordmanni</i> <i>Podon polyphemoides</i> <i>Aurelia aurita</i> <i>Synchaeta baltica</i> <i>Synchaeta monopus</i> <i>Keratella quadrata</i> <i>Balanus improvisus</i> (larvae) <i>Macoma baltica</i> (larvae)
	Apakšējo ūdens slāņu 30-40-100 (120) m aukstūdens mezozooplanktona sugu komplekss	<i>Pseudocalanus elongatus</i> <i>Fritillaria borealis</i> <i>Mysis mixta</i> <i>Polychaeta</i> (larvae)	<i>Limnocalanus grimaldii</i> <i>Mysis relicta</i> <i>Mysis mixta</i>
Atklātās Baltijas >50(60) m sāļūdens mezozooplanktona sugu komplekss	<i>Oithona similis</i> <i>Sagitta elegans</i> <i>Paracalanus parvus</i> <i>Oikopleura bioca</i>		

Sāļuma atšķirības Baltijas jūrā nosaka divu reģionālu mezozooplanktona kompleksu sastāvu:

- Rīgas, Somu un Botnijas līču mezozooplanktona komplekss;
- atklātās Baltijas jūras mezozooplanktona komplekss.

Savukārt temperatūras atšķirības Baltijas jūras ūdens slāņos veido divus ekoloģiski-ģeogrāfiskos mezozooplanktona kompleksus:

- boreāli-atlantiskais (termofīlais) mezozooplanktona komplekss;
- aukstūdens-arktiskais mezozooplanktona komplekss (1.tab.).

Mezozooplanktona ģeogrāfiskās izplatības pētījumus papildina tā sezonālo ciklu un vertikālā sadalījuma, skaita un biomasas vērtību raksturojums atklātajā Baltijā un Rīgas līcī (Николаев и Криевс, 1957b, 1961, Николаев, 1957, Николаев, 1963). Baltijas jūras sezonalitāti raksturo divu, laikā skaidri nodalītu, mezozooplanktona kompleksu dominēšana: bioloģiskā pavasara periodā (aprīlis – maijs) ir izteikta aukstūdens – arktiskā mezozooplanktona kompleksa dominante – *Pseudocalanus elongatus*, *Limnocalanus grimaldii*, *Fritillaria borealis*. Savukārt bioloģiskās vasaras periodā (jūlijs – septembris) siltūdens – sājūdeņu mezozooplanktona kompleksa dominante – *Bosmina* sp., *Keratella* sp. piešķir Baltijas jūras plankton sabiedrībai limnisku raksturu. Atšķirības rudens un ziemas periodos mezozooplanktona kompleksos ir mazāk skaidri nodalītas. Bioloģiskais rudens raksturojas ar termofīlo mezozooplanktona formu skaita samazināšanos, kas vēl vairāk ir izteikta bioloģiskās ziemas periodā.

Pieaugot pelagisko zivju – reņģu un brētliņu nozvejai Baltijas jūrā un Rīgas līcī aktualizējas interese par mezozooplanktonu kā nozīmīgu planktonēdāju zivju barības resursu. Saskaņā ar I. Nikolājevu (Николаев, 1958; Николаев, 1961b) pētījumiem Baltijas jūras bioloģiskās struktūras pamatu veido planktons un zivis, kas barībā patērē planktonu. Virsējo slāņu mezozooplanktons un nekto planktons ir svarīgākais zivju barības avots rudenī, savukārt dziļāko slāņu mezozooplanktons – pavasarī nārstojošai reņģei un brētliņai. Prognozējot zivju nozveju, mezozooplanktona produktivitāte tiek minēta kā svarīgākais faktors, kas izraisa daudzgadīgās reņģes un brētliņas skaita un sadalījuma izmaiņām Baltijas jūrā – samazinoties kopējam mezozooplanktona skaitam, nākamajā zvejas sezonā samazinās arī pelagisko zivju skaits. Savukārt mezozooplanktona skaitliskās vērtības un pat tā kvalitatīvais sastāvs ir saistīts ar fitoplanktona attīstības tendencēm. Tā piemēram, gados ar lielu upju noteci pavasara fitoplanktona kompleksā dominē diatomaļģes, kas ir laba mezozooplanktona barības bāze. Gados ar zemu upju noteci augstākas biomasas vērtības sasniedz zilaļģes (cianobaktērijas). Tādējādi mezozooplanktona skaita un biomasas izmaiņas tendences daļēji atspoguļo tā barības bāzes sastāvs.

Pielietojot korelācijas un dispersijas analīzes metodes S. Freimane un M. Vītiņa (Фреймане, 1967; Фреймане, 1968; Фреймане, Витиня, 1970) pētīja Baltijas jūras un Rīgas līča dominējošo mezozooplanktona sugu vertikālā un horizontālā sadalījuma likumsakarības saistībā ar vides faktoriem. Ziemas – pavasara periodā konstatēta izteikta korelācija starp gaisa vidējo diennakts temperatūru un *Eurytemora affinis*, *Acartia bifilosa*, *Centropages hamatus*, *Temora longicornis*, *Pseudocalanus elongatus* īpatņu skaitu. Tomēr, populāciju skaita dinamika tika analizēta ņemot vērā arī citus vides faktoros – ūdens temperatūru, sāļumu, diennakts gaišās daļas ilgumu. Par piemēru ņemot Rīgas līča monociklisko airkājvēža *Limnocalanus grimaldii* skaita sadalījumu dažādos ūdens slāņos un rajonos, un šīs sugas daudzgadīgo dinamiku, autores min, ka teorētisko varbūtības metožu pielietojums perspektīvā varētu ļaut prognozēt mezozooplanktona kā zivju barības bāzes skaita un biomasas sadalījumu laikā un telpā.

Aktualizējoties Baltijas jūras piekrastes rajonu piesārņojuma un eitrofikācijas problēmām, 20. Gs. 70-jos un 80-jos gados tika veikti detalizēti mezozooplanktona sastāva, sezonālās dinamikas, skaita un biomasas pētījumi Baltijas jūras piekrastes rajonos. Rīgas līcī pastiprināta uzmanība tika pievērsta tā dienviddaļai: triju lielāko upju – Daugavas, Lielupes un Gaujas – grīvu rajonam (Лагановская, 1974; Лагановская, Берзиня, 1979; Лагановская, Берзиня, 1987; Кице, Лагановская, Берзиня, 1982; Кице, Берзиня, Лагановская, 1984). Savstarpēji salīdzinot dažādus Baltijas jūras rajonus – Gotlandes ieplaku un Arkonas ieplakas, Pomerānijas, Gdaņskas un Rīgas līci, kā arī jūras akvatoriju iepretī Klaipēdai, konstatēts, ka visos rajonos dominējošo mezozooplanktona sugu sastāvs vasaras sezonā ir līdzīgs – *Keratella quadrata*, *Synchaeta baltica*, *Synchaeta monopus*, *Bosmina o. maritima*, *Podon polyphemoides*, *Eurytemora affinis*, *Acartia bifilosa*, taču organismu kopējā skaita un biomasas vērtības ir atšķirīgas. Rīgas līcis šajos pētījumos izdalīts kā rajons, kurā mezozooplanktons visbiežāk sasniedz Baltijas jūrā konstatētās skaita un biomasas maksimālās vērtības, tad seko Pomerānijas līcis un jūras apgabals pretī Klaipēdai.

Divedesmitā gadsimta 90-jos gados tika konstatētas ievērojamas izmaiņas Rīgas līča ekosistēmā, kas tika saistītas gan ar pakāpeniskām klimata izmaiņām, gan ar antropogēno ietekmi (Ojaver et al. 1999). Uzkrātās daudzgadīgo mezozooplanktona novērojumu datu rindas pētījumi liecina, ka 1980-jos gados Rīgas līča mezozooplanktona skaits un biomasas bija ievērojami palielinājusies salīdzinot ar

1960-jiem gadiem (Line, Sidrevics, 1995). Visizteiktākā mezozooplanktona skaita un biomasas palielināšanās tika konstatēta pavasara sezonā, nedaudz mazāk izteikta vasaras un rudens sezonās. Raksturīgi, ka dažādām mezozooplanktona sugām īpatņu skaita pieaugums ir bijis atšķirīgs, tā piemēram, 1980-tajos gados *Bosmina sp.* skaits bija palielinājies 20.8 reizes, *Podon sp.* - 2.4 reizes, *Eurytemora sp.* – 3.3 reizes, bet *Keratella sp.* – 3.4 reizes salīdzinot ar 1950-jiem gadiem. Savukārt izteikts skaita samazinājums – 5.4 reizes ir konstatēts glaciālajam reliktam *Limnocalanus grimaldii* (Line, Sidrevics, 1995).

Veicot, Baltijas jūras centrālajā daļā ievākto, ilggadīgo mezozooplanktona datu daudzfaktoru analīzi atklājās atsevišķu mezozooplanktona sugu starpgadu biomasas izmaiņu saistība ar periodiskām klimatisko apstākļu svārstībām (Ziemeļatlantijas oscilāciju, ZAO). Statistiski nozīmīgas korelācijas tika konstatētas ar *Acartia sp.*, *Evadne sp.*, *Podon sp.*, *Synchaeta sp.* un *Temora sp.* sugām, savukārt ar *Bosmina sp.*, *Centropages sp.*, *Pseudocalanus sp.* sugu biomasu korelācijas ar klimatisko apstākļu svārstībām netika atrastas (Dippner et. al, 2000).

Rīgas līcī mezozooplanktona skaita, sezonālās dinamikas un biomasas pētījumi tika plaši izvērsti līdz 90-tajiem gadiem (Лагановская, 1974; Лине 1979; Лагановская, Берзиня, 1983; Лагановская, Берзиня, Кице, 1984; Simm, 1995; Ikaunieca, Ceitliņa, 1998), tomēr pētījumi galvenokārt tika veikti Rīgas līča atklātajā daļā. Tikai atsevišķi autori (Кице, Лагановская, Берзиня, 1982; Strāķe, 2000; Strake, Laganovska, Botva, 2000) apskata mezozooplanktona strukturālo un sezonālo sadalījumu litorālē (1m dziļumā).

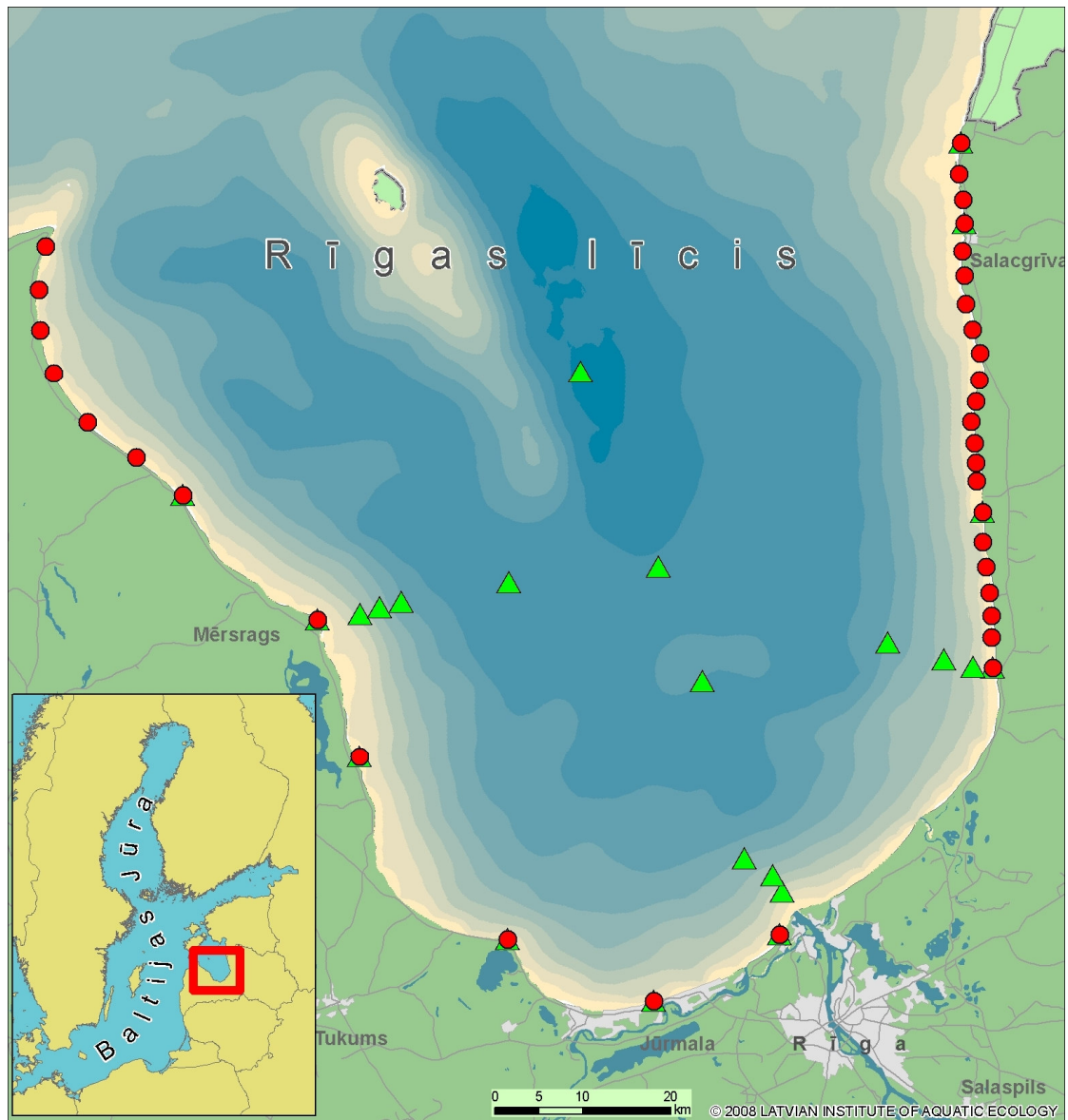
Pētījuma rajoni

Rīgas līcis atrodas Baltijas jūras dienviddaļā, kuru no atklātās daļās norobežo Igaunijas salu grupa: Sāremā, Hiumā, Muhu, Vormsi. Ūdens apmaiņa ar Baltijas jūru notiek caur Irbes jūras šaurumu rietumdaļā un Muhu jūras šaurumu ziemeļdaļā.

Rīgas līcī ieplūstošās upes, no kurām lielākās ir Daugava, Lielupe, Gauja, būtiski ietekmē tā ekosistēmu. Upju ūdeņu ieplūde gadā sasniedz 9% no kopējā līča tilpuma (Laznik u.c., 1999) un 86% upju ūdens ieplūst līča dienviddaļā (Berzinsh, 1995). Rīgas līcī ieplūstošie upju ūdeņi ir vissvarīgākais barības vielu transportētājs, tādēļ līča dienvidaustrumdaļa, kas saņem līdz pat 80% no kopējā N un P ieplūdes, ir viens no viseitroficētajiem līča rajoniem (Laznik u.c., 1999). Neskatoties uz vienkāršo

ģeomorfoloģisko formu, Rīgas līci nevar uzskatīt par homogēnu ūdenstilpi. Pēc morfometriskajām īpatnībām, stratifikācijas režīma un saldūdens ieplūdes tas iedalāms vairākos rajonos – Irbes šaurums, rietumu rajons, dienvidaustrumu rajons ar trim – dienvidu, austrumu un centrālās daļas apakšrajoniem, ziemeļu daļa ar dziļūdens un seklūdens zonām, Pērnavas līcis (Berzinsh, 1995), kā rezultātā arī barības vielu koncentrācijas dažādos Rīgas līča rajonos ir atšķirīgas (Tamminen, Seppala, 1999).

Publikācijā I un Publikācijā II aprakstītajos pētījumos analizēts mezozooplanktona sugu sastāvs, telpiskais sadalījums un sezonālā dinamika saistībā ar abiotiskajiem faktoriem Rīgas līča litorāles (1m dziļuma) stacijās, kas dažādās sezonās ievākta no 1991. līdz 1999. gadam. Mezozooplanktona cenozes struktūras īstermiņa raksturojums veikts pēc novērojumiem 34 Rīgas līča litorāla stacijās (1. zīm.) pavasara un vasaras sezonās 1991. gada aprīlī, 1991. gada jūlijā, 1997. gada jūnijā, 1997. gada augustā. Mezozooplanktona populāciju sezonālā dinamika detalizētāk analizēta divās Rīgas līča litorāles stacijās laika periodā no 1995. gada aprīļa līdz 1996. martam. **Publikācijā III** analizēta Rīgas līča mezozooplanktona cenoze, īpašu uzmanību pievēršot *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) populācijas struktūrai, tā sadalījumama laikā un telpā, vasaras un rudens sezonās laika periodā no 1997. līdz 1999. gadam. Pētījums veikts 23-jās dažāda dziļuma stacijās (1. zīm.), kur iegūti arī temperatūras un sāļuma dati.



1. zīm. Mezozooplanktona paraugu ievākšanas vietas Rīgas līča litorālē un atklātajā daļā laika periodā no 1991. – 1999. gadam: sarkanie aplīši – Publikācijā I un Publikācijā II analizētās litorāles stacijas (1991. – 1997. gads), zaļie trīsstūrīši – Publikācijā III analizētās stacijas (1997. – 1999. gads).

Mezozooplanktona sugu sastāvs, telpiskais sadalījums un sezonālā dinamika Rīgas līča litorālē

Publikācijas I un II kopsavilkums un diskusija

Litorāle tā klasiskajā izpratnē Baltijas jūrā un, tajā skaitā, arī Rīgas līcī nav sastopama (Шурин, 1953), bet saskaņā ar minēto pētījumu Rīgas līcī ir skaidri nodalāmi sekojoši biotopi:

1. pseidolitorāle – zona no maksimālās viļņu apskalotās joslas līdz zemākajai pludmali atsedzošajai līnijai;
2. sublitorāle – zona no 0m līdz 15-20m dziļumam, kas tālāk iedalās virsējā horizontā no 0-3m dziļumam, vidējā horizontā no 3-10m dziļumam un apakšējā horizontā no 10m līdz 15-20m dziļumam;
3. eulitorāle – zona no 15-20m līdz 40m dziļumam, kas sīkāk iedalās virsējā horizontā no 15-20m līdz 30m dziļumam un apakšējā horizontā no 30-40m dziļumam;
4. pseidoabisāle – zona no 40m līdz maksimālajam 50-60m dziļumam.

Pseudolitorāle un sublitorāles virsējais horizonts (0-3m dziļums) – tālāk tekstā apzīmēts kā litorāle – ir specifisks jūras piekrastes biotops, kurā biotiskās sabiedrības dzīves apstākļus nosaka abiotisko vides faktoru kopums, kas atšķiras gan no ūdenstilpes atklātās daļas, gan arī no piekrastes dziļākās zonas: litorālē neveidojas ūdens stratifikācija un ir raksturīga ļoti augsta ūdens masu dinamika – spēcīgas straumes, viļņu iedarbība, krasta apvelings. Litorāles zonā viļņu fiziskā iedarbība sajūtama līdz pat gultnei, veicinot grunts uzduļķošanu un transportu, kā rezultātā notiek patstāvīga organisko vielu izskalošana. Temperatūras un sāļuma režīma ziņā litorāles ūdens masām raksturīga daudz izteiktāka mainība un neviendabība salīdzinot ar atklāto daļu. Ūdens iesilšana pavasarī notiek „pulsējošā” režīmā, kad salīdzinoši straujas ūdens iesilšanas periodus nomaina apvelinga izraisīta krasa temperatūras pazemināšanās. Saldūdens ieplūde no sateces baseina vispirms ietekmē piekrastes apgabalus un litorāli, tādēļ ūdens sāļums šajā zonā parasti ir zemāks nekā atklātajā daļā.

Vislielākā sugu daudzveidība litorāles biotiskajā sabiedrībā ir vērojama pavasara – vasaras sezonā, kad gar visu krasta līniju sastopami peldoši makrofīti, kuri atrāvušies no cietā substrāta. Makrofītu sakopojumi var sasniegt ievērojamus izmērus, kuros

masveidā ir sastopami tādi vēžveidīgie organismi kā *Gammarus locustra*, *Praunus inermis*, *Praunus flexuosus*, *Neomysis vulgaris*, *Leptocheirus pilosus* u.c. (Шурин, 1953). Specifiski izveidojusies apdzīvojamā dzīves telpa un bagātīgā barošanās vieta ir viens no galvenajiem iemesliem eksistējošajām vertikālajām un horizontālajām augstākminēto vēžveidīgo organismu migrācijām. Papildus, sekojot saviem barības objektiem, uz piekrasti migrē arī sīkās zivis, tajā skaitā reņģes, tūbītes, butes, jūras grunduļi u.c. (Шурин, 1953). Sekojoši litorāles mezozooplanktona struktūra, telpiskais sadalījums un dinamika ir uzskatāma par svarīgāko faktoru, kas nosaka augstākminēto organismu sastopamību un izplatību. Tomēr informācija par litorāles mezozooplanktona ekoloģiju ir pārsteidzoši fragmentāra, kas izskaidrojams ar to, ka šajā zonā nenotiek regulāri novērojumi (monitorings).

Uzsverot, ka nepilnīgā materiāla dēļ nav pietiekošas informācijas par seklo piekrastes ūdeņu mezozooplanktona attīstību, Kice u.c. (Кице, Лагановска, Берзиня, 1982) min, ka litorāles zonas mezozooplanktona sugu sastāvs un atšķirīgās ekoloģiskās grupas – jūras, sāļūdens un saldūdens – liek domāt par sarežģītu ūdens hidroloģisko režīmu un īslaicīgu piekrastes zoocenozes eksistenci. Kā rezultātā, piekrastes seklūdens rajonos mezozooplanktona sadalījumā vērojama neviendabība – līča piekrastes dienviddaļā tā produkcija ir augstāka lielāka piesārņojuma dēļ, savukārt atsevišķi Rīgas līča piekrastes seklūdens rajoni gan rietumu, gan austrumu daļā ilglaicīgi izceļas ar īpaši nabadzīgu mezozooplanktona sugu sastāvu, kura cēlonis var būt nelabvēlīgi vides apstākļi (Кице, Лагановска, Берзиня, 1982).

Šīs pētījuma daļas uzdevums ir noskaidrot, kāds sugu komplekss veido litorāles mezozooplanktonu, vai pastāv noturīgas ģeogrāfiskā sadalījuma likumsakarības un kā sezonas sukcesijas gaitā mainās mezozooplanktona sugu sastāvs.

Mezozooplanktona sugu daudzveidības un telpiskā sadalījuma pētījumiem materiāls dažādās sezonās iegūts laika periodā no 1991. līdz 1999. gadam.

Pētījuma perioda laikā Rīgas līča litorālē tika konstatēta 41 mezozooplanktona suga (2. tab.) no kurām 71% identificēto mezozooplanktona sugu veido saldūdens pārstāvji, 24% - sāļūdens pārstāvji un tikai 5% veido jūras sugas. *Rotatoria* un *Copepoda* ir dominējošās mezozooplanktona klases, kuras dažādās sezonās atšķiras ar atsevišķu sugu skaita maksimumiem un sadalījuma attiecībām mezozooplanktona cenozē. Pavasara sezonā (aprīlis) mezozooplanktona sugu daudzveidība ir zema, un ir vērojamas izteiktas atšķirības starp līča litorāles austrumu un rietumu daļas mezozooplanktona cenozēm. Rīgas līča litorāles austrumu daļā dominē virpotāji –

Synchaeta baltica un *Keratella quadrata* sastādot līdz pat 95% no kopējā mezozooplanktona skaita, bet savukārt litorāles rietumu daļā dominē airkājvēži – *Acartia bifilosa* un *Eurytemora affinis* veidojot 80 – 95% no kopējā mezozooplanktona skaita.

2. tab. Mezozooplanktona sugu sastāvs Rīgas līča litorāles zonā

Mezozooplanktona sugas, ģintis	Izplatība	
	Rīgas līča austrumu krasts	Rīgas līča rietumu krasts
Copepoda		
<i>Acartia bifilosa</i> **	+	+
<i>Eurytemora affinis</i> **	+	+
<i>Limnocalanus macrurus</i> **	+	+
<i>Cyclops sp.</i> *	+	+
Cladocera		
<i>Bosmina obtusirostris maritima</i> **	+	+
<i>Bosmina longirostris</i> **	+	
<i>Podon intermedius</i> **		+
<i>Pleopsis polyphemoides</i> **	+	+
<i>Evadne nordmanni</i> ***	+	+
<i>Daphnia sp.</i> *	+	
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> *	+	
<i>Cercopagis pengoi</i> ***	+	
<i>Alona rectangula</i> *		+
<i>Chydorus sphaericus</i> *		+
Rotatoria		
<i>Keratella quadrata</i> *	+	+
<i>Keratella cochlearis</i> *	+	+
<i>Keratella cruciformis</i> *	+	+
<i>Synchaeta baltica</i> **	+	+
<i>Synchaeta monopus</i> **	+	+
<i>Synchaeta fennica</i> **	+	+
<i>Brachionus calyciflorus</i> *	+	+
<i>Brachionus quadridentatus</i> *	+	+
<i>Brachionus urceus</i> *	+	
<i>Brachionus angularis</i> *		+
<i>Brachionus sp.</i> *		+
<i>Euchlanis dilatata</i> *	+	+
<i>Euchlanis sp.</i> *	+	+
<i>Kellicottia longispina</i> *	+	
<i>Filinia longiseta</i> *	+	
<i>Trichicerca sp.</i> *	+	
<i>Lecane sp.</i> *	+	+
<i>Asplanchna priodonta</i> *	+	
<i>Asplanchna herricki</i> *	+	

<i>Ascomorpha ecaudis</i> *	+	
<i>Proales sp.</i> *	+	
<i>Polyarthra euryptera</i> *	+	
<i>Notommata copeus</i> *	+	
<i>Notholca squamula</i> *	+	
<i>Notholca labis</i> *	+	
<i>Notholca acuminata</i> *	+	+
<i>Notholca sp.</i> *	+	+

* saldūdens sugas

** sāļūdens sugas

** * jūras sugas

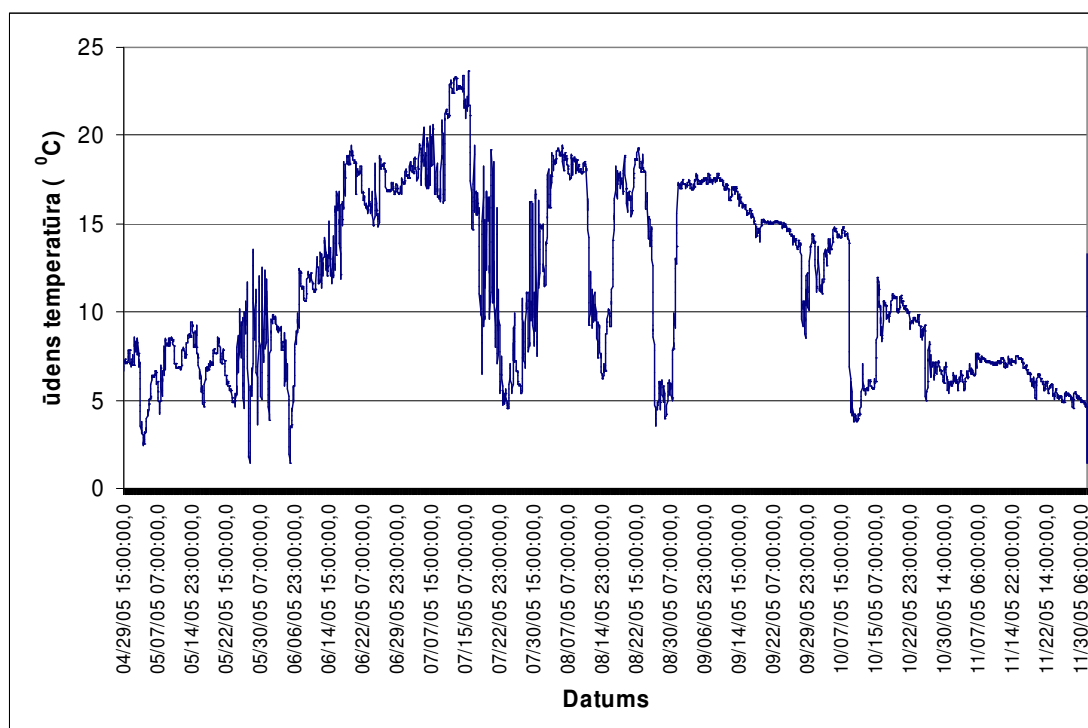
Vasaras sezona (jūnijs, jūlijs, augusts) raksturojas ar augstu mezozooplanktona sugu daudzveidību litorālē – *Rotatoria* klasē identificētas 27 sugas, *Copepoda* klasē – 4 sugas, *Cladocera* kārtā – 10 sugas. Jau agrākos pētījumos uzsvērts, ka Rīgas līcī mezozooplanktona sugu daudzveidība piekrastē palielinās salīdzinot ar līča atklāto daļu (Лагановская, 1974; Line, Sidrevics 1995; Ojaveer u.c. 1998), tomēr vasaras sezonā atsevišķos līča piekrastes rajonos ir vērojams neparasti nabadzīgas zooplanktona cenozes: šai parādībai gan ir lokāls raksturs (Кице, Лагановская, Берзиня, 1982). Rīgas līča litorāla mezozooplanktona pētījumi 1991. – 1999. gadā liecina, ka litorāles austrumu daļā rajons pret Salacgrīvu un rietumu daļā rajons pret Mērsragu raksturojas ar vislielāko sugu daudzveidību, kur augstas skaita vērtības sasniedz tādas saldūdens virpotāju sugas kā *Brachionus calyciflorus*, *Brachionus quadridentatus*, *Euchlanis dilatata*, *Notholca acuminata*, *Notholca sp.* un saldūdens *Cladocera* kārtas sugas kā *Alona rectangula* un *Chydorus sphaericus*. Līdzīgi kā Kuršu jomā (Gasiunaite 2000) arī Rīgas līča litorālē mezozooplanktona sugu daudzveidības palielināšanās cieši saistīta ar sāļuma izmaiņām – rajonā pret Salacgrīvu jūtama Salacas upes ietekme, savukārt rajonā pret Mērsragu – Engures ezera ietekme.

Detalizētāki mezozooplanktona sugu sastāva, sezonālās dinamikas, skaita un biomasas pētījumi Rīgas līča atklātajā un dienvidaustrumdaļas rajonā norāda, ka virpotāju loma virzienā uz piekrasti pakāpeniski palielinās (Лагановская, 1974; Лине 1979; Лагановская, Берзиня, 1983; Лагановская, Берзиня, Кице, 1984; Line, Sidrevics, 1995; Simm, 1995; Ikauniece, Ceitliņa, 1998), kas tālāk liek domāt, ka vasaras sezonā sekļajos piekrastes ūdeņos mezozooplanktona cenzē dominē *Rotatoria* klases pārstāvji un atšķirības starp Rīgas līča litorāles austrumu un rietumu

daļu varētu būt nelielas. Līdzīgi arī citos Baltijas jūras piekrastes rajonos mezozooplanktona cenzē samazinās airkājvēžu un pieaug virpotāju dominance (Johansson, 1983; Heerkloss u.c., 1991; Witek u.c. 1993; Telesh u.c., 1999; Jozefczuk u.c. 2003; Feike u.c., 2007). Tā, piemēram, Gdaņskas līča *Rotatoria* klases pārstāvji gada laikā vidēji veido 64%, bet *Copepoda* klases pārstāvji 21 – 30% no kopējās mezozooplanktona cenozes litorālē (Jozefczuk u.c. 2003). Pētījuma rezultāti parāda, ka noturīgāka virpotāju dominance vasaras sezonā ir konstatēta Rīgas līča litorāles rietumu daļai, kamēr litorāles austrumu daļā atsevišķos rajonos (Ainaži, Tūja, Melluži) mezozooplanktona cenzē dominē airkājvēži veidojot 80 – 100% no kopējā skaita. Lai gan pētījuma periodā skaitliskāka un sugām daudzveidīgāka ir *Rotatoria* klase, tomēr proporcionāli lielāku biomasu veido *Copepoda* klases suga *Eurytemora affinis*, kas ir viena no dominējošām sugām Rīgas līcī (Line, Sidrevics 1995; Ojaveer u.c. 1998). Rezultātā vidējās mezozooplanktona biomasas vērtības vasaras sezonā ir lielākas Rīgas līča litorāles austrumu daļā, attiecīgi 535.42 mg m⁻³ (jūnijs) un 645.37 mg m⁻³ (augusts) salīdzinot ar līča litorāles rietumu daļu 442.64 42 mg m⁻³ (jūnijs) un 305.61 mg m⁻³ (augusts). Savukārt *Cladocera* kārtā ar dominējošām sājūdens sugām *Bosmina sp.*, *Podon polyphemoides* un jūras sugu *Evadne nordmanni* veidoja tikai 6 – 8% no kopējā mezozooplanktona skaita. Mezozooplanktona struktūra pētāmajā litorāles rajonā atspoguļo ekosistēmas hidroloģiskā režīma izmaiņas – ūdens temperatūra un sāļums ir svarīgākie abiotiskie faktori, kas ietekmē mezozooplanktona sadalījumu laikā un telpā (Viitasalo u.c. 1990; Viitasalo u.c. 1994; Jeppesen u.c., 2007; Feike u.c., 2007; Martens, van Beusekom 2008). Reģistrētās ūdens temperatūras svārstības no 5°C – 25°C (2. zīm.) norāda, ka Rīgas līča litorāles zona vasaras sezonā ir pakļauta apvelingiem, kā rezultātā aukstais un sāļais ūdens ietekmē mezozooplanktona cenozes struktūru dotajā rajonā.

Atsevišķas Rīgas līcī masveidā sastopamās mezozooplanktona sugas kā *Synchaeta baltica*, *Keratella quadrata*, *Eurytemora affinis*, *Acartia bifilosa* ir spējīgas pielāgoties dažādiem vides apstākļiem, bet to vairošanās intensitāte, īpatņu vecuma struktūra, mātīšu skaits ar olu maisiem liecina par dzīvei piemērotiem vides apstākļiem (Кице, Лагановска, Берзиня, 1982). Pētījumi divās intensīvās litorāles zonas stacijās – rajonā pret Mellužiem un Saulkrastiem rāda, ka mezozooplanktona cenzē piekrastes sekļajā daļā noris secīga savairošanās no minimāla organismu daudzuma ziemas sezonā (novembris, decembris, janvāris) līdz bagātīgam visā veģetācijas periodā (maijs – oktobris) ar spēcīgu kulmināciju maija un jūlija mēnešos.

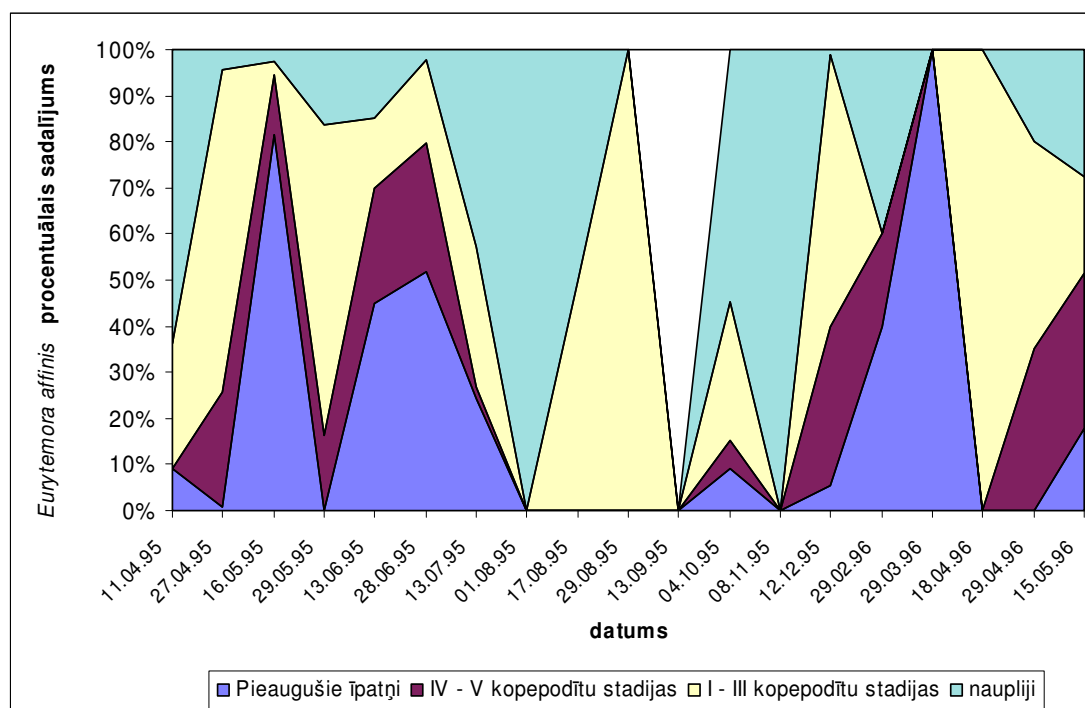
Kulmināciju periodos mezozoplanktona organismu kopskaits bija robežās no 131 833 līdz 2 764 000 eks. m⁻³, kas liecina, ka litorāles zonā esošās organiskās vielas netieši ar barības objektu starpniecību izteikti pozitīvi ietekmē tādu mezozoplanktona sugu savairošanos kā *Synchaeta baltica*, *Keratella quadrata*, *Keratella cochlearis*. Baktērijas un vienšūņi, kas organiskās vielas pārveido augstākiem organismiem pieejamā biomasā, veido daļu no virpotāju barības rationa (Colmenarejo u.c., 1997).



2. zīm. Reģistrētā ūdens temperatūra (°C) uz 5m dziļuma stacijas Lapmežciemā laika periodā no 29.04.2005. – 29.11.2005. (LZRA, A. Minde nepublicēti materiāli)

Eurytemora affinis un *Acartia bifilosa* ir dominējošās airkājvēžu sugas Rīgas līcī un mezozoplanktona cenožē ir sastopamas visu gadu (Line, Sidrevics 1995). Arī mūsu pētījumi liecina, ka *Eurytemora affinis* seklaajos piekrastes rajonos ir sastopama visās sezonās (3. zīm.) un līdzīgi kā Rīgas līča atklātajā daļā arī litorāles zonā ir vērojami labvēlīgi apstākļi to attīstībai. Tā piemēram, maijā, litorāles zonā pret Saulkrastiem, 81% no *Eurytemora affinis* populācijas veido pieaugušie īpatņi (52% mātītes un 48% tēviņi), 13% kopepodītu IV-V stadijas, 3% kopepodītu I-III stadijas un 3% naupliji. Praktiski visas *Eurytemora affinis* mātītes ir ar olu maisiem, kur vidēji atradās 24 – 33 olas. Lai gan ir zināms, ka Rīgas līcī aktīva *Eurytemora affinis* reprodukcija sākas

aprīlī un kulmināciju sasniedz maijā (Лине, 1979), citās litorāles stacijās netika kontaktēta tik augsta pieaugušo īpatņu procentuālā daļa populācijā un mātītes ar olu maisiem. Pietiekoši sarežģītā *Eurytemora affinis* attīstības bioloģija lauku pētījumos neļauj izsekot konkrētas populācijas attīstībai un novērtēt katras attīstības stadijas dzīves ilgumam, tomēr izteiktus skaita maksimumus varētu tulkot kā jaunu paaudžu veidošanos. Dienvidbaltijā Darss-Zingst estuārijā ir novērotas līdz pat 11 *Eurytemora affinis* ģenerācijām, no kurām trīs līdz piecas ir visproduktīvākās (Arndt, 1989), savukārt Rīgas līcī varētu būt vērojamas 7 ģenerācijas (Кице, 1982).



3. zīm. *Eurytemora affinis* populācijas struktūra litorāles rajonā pret Saulkrastiem laika periodā no 11.04.1995. – 15.05.1996. gadam.

Mezozooplanktona sugu sastāvu Rīgas līča seklūdens zonā veido saldūdens un sāļūdens sugu kompleksi. Pētījuma perioda laikā īpaši izdalās rajons pret Salacgrīvu, kur augstas skaita un biomasas vērtības sasniedz saldūdens virpotāju sugas *Brachionus calyciflorus*, *Brachionus quadridentatus*, *Euchlanis dilatata*, *Notholca acuminata*, *Notholca sp.* Lai gan agrāk veiktajos pētījumos (Лагановская, 1974) minēts, ka lielāka sugu daudzveidība galvenokārt sastopams rajonos pret lielajām upju grīvām un tālāk no tām pakāpeniski samazinās, mūsu rezultāti parāda, ka arī rajonā pret Mērsragu atsevišķos periodos mezozooplanktona cenožē dominē saldūdens sugu

komplekss un sugu daudzveidība ir lielāka kā pārejos Rīgas līča seklūdens rajonos. Acīmredzot saldūdens ietekme šajā rajonā ir lokāla un epizodiska, saistīta ar ūdens līmeni un tā izplūdi no Engures ezera, un tāpēc agrākajos darbos nav konstatēta. Mūsu pētījuma rezultāti liecina, ka kopumā mezozooplanktona cenozes struktūra Rīgas līča austrumdaļā ir vairāk fragmentārāka salīdzinot ar rietumu daļu: vasaras sezonā austrumdaļā virpotāju dominānce mijas ar airkājvēžu dominānces rajoniem, kamēr litorāles rietumu daļa raksturojas ar patstāvīgāku virpotāju dominānci. Izskaidrojums varētu būt saistīts ar apvelinga biežumu līča austrumdaļā, kā rezultātā mezozooplanktona struktūra ir nepastāvīgāka, tomēr šeit ir vajadzīgi turpmāki pētījumi.

Invazīvās sugas *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) populācijas struktūra un ietekme uz mezozooplanktona cenozi Rīgas līcī

Publikācijas III kopsavilkums un diskusija

Kopš 1820. gada Baltijas jūrā ir ienākušas vairāk kā 100 jaunas sugas no kurām aptuveni 2/3 veido dzīvotspējīgas populācijas (Gollasch, Leppākoski, 1999; Leppākoski u.c., 2002). Lai gan dzīvei Baltijas jūrā piemērojušās desmitiem nevietēju fitoplanktona, zivju un bentisko organismu sugas (Leppākoski, 1984; 1991), plašāk pētītas ir tikai atsevišķas ne-vietējas mezozooplanktona sugas, kā piemēram, kalanoīdu kopepods *Acartia tonsa* (Leppākoski, 1984), kladoceras *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) (Ojaveer, Lumberg, 1995) un *Evadne anonyx* (Pöllupüü u.c., 2008). Ziemeļamerikas daudzartārps *Marezzelleria viridis* ir piemērs, cik ļoti strauji nevietēja suga var izplatīties Baltijas jūrā – pirmo reizi 1985. gadā atrasta Dienvidbaltijā pie Vācijas krastiem tā 1996. gadā jau ir kļuvusi par neatņemamu bentiskās faunas sastāvdaļu (Leppākoski & Olenin, 2000). Rīgas līcī atsevišķi *Marezzelleria viridis* īpatņi pirmo reizi atrasti 1988. gadā rajonā pretī Daugavas upes iztekai (Lagzdins, Pallo, 1994), bet jau 1993. gadā tas bija sastopams visā akvatorijā, augstus skaita un biomasas maksimumus veidojot pretī Daugavas, Lielupes, Gaujas un Salacas iztekām (Jermakovs & Cederwall, 2003). 1990.-jos gados jaunu sugu konstatēšana Rīgas līcī turpinās – *Leimia* ģints harpaktikoīds rajonā pret Daugavas grīvu (Pallo u.c., 1998), dinoflagelāts *Prorocentrum scutellum* Pērnavas līča piekrastē (Tenson, 1995).

Rīgas līcis ir Baltijas jūras rajons, kur 1992. gadā pirmo reizi konstatēti atsevišķi *Cercopagis pengoi* īpatņi (Ojaveer, Lumberg, 1995), kas 90-to gadu beigās jau mezozooplanktona cenozē ir kļuvusi par dzīvotspējīgu populāciju (Strake, 2002).

Šīs pētījumu daļas uzdevums ir noskaidrot invazīvās mezozooplanktona sugas *Cercopagis pengoi* populācijas struktūru Rīgas līcī, tā sadalījumu laikā un telpā saistībā ar abiotiskajiem un biotiskajiem faktoriem kā arī novērtēt *Cercopagis pengoi* iespējamo ietekmi uz Rīgas līča mezozooplanktona cenozi.

Materiāls pētījumam iegūts vasaras un rudens sezonās 23 dažāda dziļuma stacijās Rīgas līcī laika periodā no 1997. – 1999. gadam.

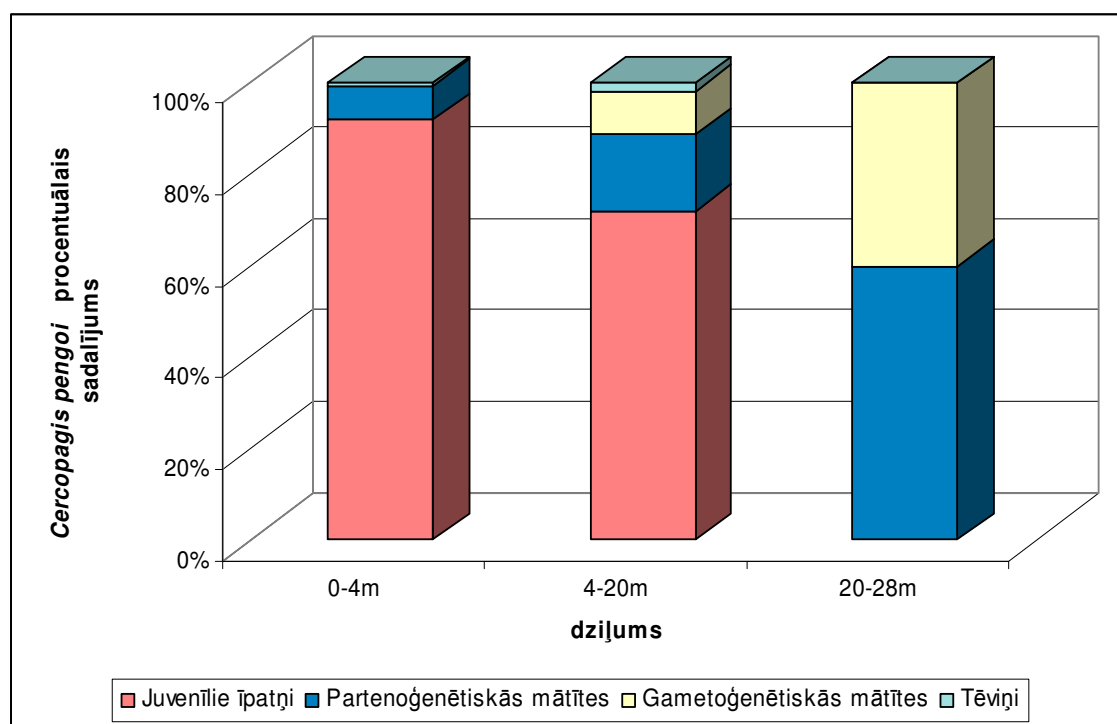
Pētījuma perioda laikā *Cercopagis pengoi* tika konstatēts 60% no visām Rīgas līcī apsekotajām stacijām. 1997. gada jūlijā vidējais *Cercopagis pengoi* skaits Rīgas līča atklātās daļas stacijās sasniedza 68 eks. m⁻³ virs termoklīna un 10 eks. m⁻³ zem termoklīna. Galveno *Cercopagis pengoi* populācijas daļu veido juvenīlie īpatņi: 64 – 76% no īpatņu skaita, 24 – 31% veido partenogēnētiski vairojošās mātītes, bet tēviņi – mazāk par 10%. Atsevišķās stacijās juvenīlie īpatņi var veidot pat 94% no visas populācijas. 1997. gada oktobrī *Cercopagis pengoi* skaits bija zems – tas nepārsniedza 10 eks. m⁻³.

1998. gada augustā vidējais *Cercopagis pengoi* skaits svārstījās 1 – 474 eks. m⁻³ robežās. Lai gan īpatņi bija sastopami visā ūdens stabā, to sadalījums nebija vienmērīgs. Augstākā skaita un biomasas vērtība - 474 eks. m⁻³ un 142.2 mg m⁻³ tika konstatēta virsējā 0 – 4 m slānī kur 92% no populācijas veido juvenīlie īpatņi un 8% partenogēnētiskās mātītes. Palielinoties dziļumam palielinās pieaugušo īpatņu proporcija populācijā. Dziļākajā slānī (20 – 28m) to veido tikai *Cercopagis pengoi* mātītes (67% partenogēnētiskās un 33% gametogēnētiskās) (4. zīm).

Maksimālās Rīgas līcī reģistrētā *Cercopagis pengoi* skaita un biomasas vērtība – 5700 eks. m⁻³ un 1737 mg m⁻³ tika konstatēta 1999. gada 7. jūlijā piekrastes seklūdens daļā rajonā pret Tūju. *Cercopagis pengoi* sastopamība šajā stacijā bija augstākā tolaik novērotā Baltijas jūrā. Līdzīgi arī citos Baltijas jūras rajonos konstatēts, ka vidēji *Cercopagis pengoi* skaits svārstās no 300 – 305 eks. m⁻³ Somu līča Nevas estuārijā (Krylov u.c., 1999), Zviedrijas piekrastes rajonā (Himmerfjärden) līdz 420 eks. m⁻³ (Gorokhova u.c., 2000), bet atsevišķās novērojumu stacijās to skaits vairākas reizes pārsniedz vidējo vērtību. Tā piemēram, maksimālā novērotā *Cercopagis pengoi* skaita vērtība Somu līcī 1997. gada septembrī bija ap 1800 eks. m⁻³ (Uitto u.c., 1999), Gdaņskas līča seklajos piekrastes rajonos 1999. gada jūlijā – 1369 ind. m⁻³ (Bielecka

u.c., 2000), bet Vistulas lagūnā 2000. gada maijā tā pārsniedza Rīgas līcī konstatēto un sasniedz pat 7000 eks. m⁻³ (Polunina, 2005).

Augstākminētie pētījumi rāda, ka pie labvēlīgiem barošanās apstākļiem un partenogētiskajai reprodukcijai optimālas ūdens temperatūras *Cercopagis pengoi* var strauji veidot lielu biomasu un tādējādi ietekmēt pārejo mezozooplanktona cenozi.

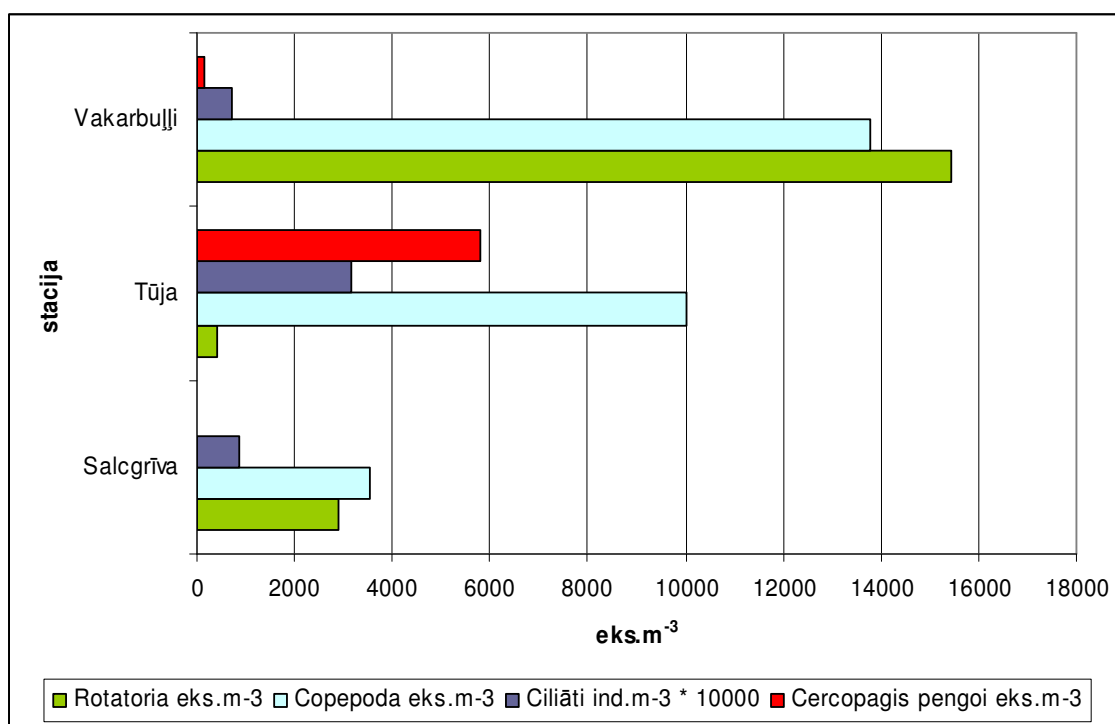


4. zīm. *Cercopagis pengoi* populācijas struktūras vertikālais sadalījums Rīgas līcī rajonā pret Saulkrastiem uz 30m dziļuma stacijas.

Cercopagis pengoi ir plēsējs, kam par barības avotu ir citi mazāka izmēra (< 200 μm) zooplanktona organismi – virpotāji, kladoceras un airkājvēžu jaunākās attīstības stadijas (Laxson u.c., 2003; Gorokhova u.c., 2005). Rezultātā šāda papildus plēsēja „top-down” ietekme var būtiski izmainīt esošo barības ķēdes struktūru. Tā piemēram, Somu līcī Uitto u.c. (1999) novēroja, ka stacijā, kur ir vislielākais *Cercopagis pengoi* skaits - 1800 ind. m⁻³, ir viszemākā airkājvēžu un kladoceru biomasu salīdzinot ar blakus stacijām.

Līdzīgi arī mūsu pētījumā Rīgas līča seklūdens piekrastes stacijā, kur tika konstatēts *Cercopagis pengoi* īpatņu maksimālais skaits 5700 ind. m⁻³, virpotāju *Keratella sp.* un kopepodu naupliju skaits bija 55 reizes zemāks salīdzinot ar blakus esošajām novērojumu stacijām. Turklāt ciliātu skaits šajā stacijā bija gandrīz 10 reizes lielāks

salīdzinot ar blakus stacijām (5. zīm.). Pastarpināti *Cercopagis pengoi* ir radījis pozitīvu efektu uz ciliātu cenozi, kuru savukārt Baltijas jūrā kontrolē mezozooplanktona skaits (Kivi u.c., 1993). Jāatzīmē, ka mezozooplanktona horizontālais un vertikālais sadalījums ir nevienmērīgs, kā rezultātā arī plēsēju – *Cercopagis pengoi* ietekme uz mezozooplanktona cenozi var būt nevienmērīga.



5. zīm. Mikro- un mezozooplanktona – ciliātu, virpotāju, airkājvēžu un *Cercopagis pengoi* skaits Rīgas līča sekļajos piekrastes ūdeņos 1999. gada 7. jūlijā.

Mūsu pētījuma rezultāti rāda, ka vasaras sezonā *Cercopagis pengoi* populācijas struktūra visā ūdens slānī nav viendabīga – virsējā siltajā ūdens slānī līdz pat 92% no *Cercopagis pengoi* populācijas skaita veido juvenīlie īpatņi, bet palielinoties dziļumam populācijā palielinās pieaugušo īpatņu proporcija. Augstākas skaita un biomasas vērtības *Cercopagis pengoi* sasniedz sekļajos piekrastes ūdeņos, kā rezultātā radot būtisku ietekmi uz barības ķēdes struktūru.

II NODAĻA:

MEZOOOPLANKTONA FUNKCIONĀLIE PĒTĪJUMI BALTIJAS JŪRĀ

Mezozooplanktona populāciju funkcionālie pētījumi

Barošanās ir galvenais enerģijas un materiāla transportēšanas ceļš starp populācijām no zemāka uz augstāku trofisko līmeni, bez tam patērējot citu populāciju īpatņus konsumenti regulē to lielumu un struktūru, tādēļ barošanās ir „atslēgas” faktors kad tiek pētīta mijiedarbība starp dažādiem trofiskajiem līmeņiem. Barība nodrošina arī materiālu un enerģiju mezozooplanktona aktivitātei un produkcijai, tādēļ barošanās uzvedība ir fundamentāls priekšnosacījums lai saprastu procesu mijiedarbību.

Relatīvi viegli ir atrast sakarības starp mezozooplanktona barošanās īpatnībām un barības objektu fizikālajiem parametriem, kas raksturo barības pieejamību – izmēru, formu, daudzumu, peldēšanas ātrumu, bet tomēr tas ne vienmēr izskaidro dotā barības veida nozīmīgumu konkrētajam planktona vēzītim. Airkājvēžiem raksturīga augsti selektīva barošanās. Noteicošs faktors, kādēļ airkājvēži izvēlas vai ignorē to vai citu potenciālo barības objektu var būt barības kvalitāte vai tās toksiskums.

Barības pieejamība un koncentrācija dabiskajā vidē ir būtisks nosacījums airkājvēžu olu produkcijas lielumam un to tālākajai attīstībai (Kiorboe & Nielsen, 1994; Hirche u.c., 1997; Andersen & Nielsen, 1997; Rodriguez u.c. 1995; Ban 1994; Koski & Kuosa, 1999). Tomēr vēl svarīgāka par fitoplanktona koncentrāciju var būt tā kvalitāte kā, piemēram, pavasarī dominējot kramaļģei *Skeletonema costatum*, olu produkcija Baltijas jūras Pomerānijas līcī ir augsta lai arī fitoplanktona koncentrācija dažādos tā rajonos nav vienāda (Schmidt u.c., 1998). Dažādu fitoplanktona taksonomisko grupu uztura vērtība ir atšķirīga. Kramaļģes var būt svarīgs oglekļa un slāpekļa avots mezozooplanktonam (Houde & Roman, 1987; Kiorboe, 1989; Fry & Wainright, 1991), bet tomēr airkājvēžu olu produkcija var būt atšķirīga, ja viena un tā pati kramaļģu suga ir augusi dažādos vides apstākļos un kā rezultātā ir mainījies tās ķīmiskais sastāvs (Kiorboe, 1989). Interesanti, ka augstāka airkājvēžu olu produkcija, kas tiek lietota kā kritērijs barības kvalitātei, ir novērota barības maisījumā ko veido kramaļģes kopā ar cianobaktērijām, lai gan cianobaktērijas bieži tiek uzskatītas par uzturvērtības ziņā nabadzīgu barību (Schmidt & Jonasdottir, 1997).

Baltijas jūras fitoplanktona cenožē ir sastopamas gan netoksiskas, gan toksiskas fitoplanktona sugas (Hajdu u.c., 2007). Saistība starp toksiskajām aļģēm un

mezozooplanktonu ir sarežģīta. Turklāt dabīgā cenoze vienas un tās pašas toksiskās fitoplanktona sugas celmi var atšķirties pēc savas toksiskuma pakāpes un pat būt pilnīgi netoksiski (Barreiro u.c., 2006; Barreiro u.c., 2007). Laboratorijas eksperimenti liecina, ka dažādām mezozooplanktona sugām ir dažāda fizioloģiskā jutība pret toksisko fitoplanktona sugu *Microcystis aeruginosa* un *Nodularia spumigena* hepatotoksīniem mikrocistīnu-LR un nodularīnu – kopepods *Diaptomus birgei* ir daudz jutīgāks un tā mirstība augstāka kā *Daphnia pulicaria*, kuras izdzīvotība un mirstība bija zemāka (DeMott u.c., 1991). Samazināta izdzīvotība un olu produkcija konstatēta arī airkājvēzim *Eurytemora affinis*, ja piedāvātā pamatbarība bija toksiskā cianobaktērija *Nodularia sp.* (Koski u.c., 1999a; Ojaveer u.c., 2003). Tomēr dabā toksisko aļģu ietekme uz ikvienu mezozooplanktona populāciju ir saistīta ar konkrētu vietu un vēsturiski izveidojušos toksisko aļģu „ziedēšanas” periodiskumu. Daudz augstāka izturība – spēja baroties un producēt olas ir konstatēta kopepodu *Acartia hudsonica* populācijas īpatņū daļai, kura vēsturiski apdzīvo reģionu ar biežu toksisko dinoflagellātu *Aleksandrium sp.* „ziedēšanu”, nekā populācijas daļai kura apdzīvo reģionu, kur „ziedēšana” ir reta vai nav novērota vispār (Colin, Dam, 2002). Jāatzīmē, ka toksiskās aļģes var saturēt svarīgas barības vielas, kas nepieciešamas pilnvērtīgai organismu funkcionēšanai, ja piedāvātā pamatbarība ir „zemas” kvalitātes. Tā piemēram, augstāka olu produkcija airkājvēzītim *Eurytemora affinis* ir konstatēta ja barībā ir gan zaļāļģe *Brachiomonas submarina*, gan toksiskā *Prymnesium patelliferum*, nekā tikai tīra zaļāļģu kultūra. (Koski u.c., 1999b).

Arvien vairāk pētījumu liecina, ka dažādas mezozooplanktona sugas spēj izdzīvot un vairoties patērējot Baltijas jūrā plaši izplatītās toksiskās cianobaktērijas *Nodularia spumigena*, kā rezultātā notiek pakāpeniska toksīnu akumulēšana to organismā (Koski u.c., 2002; Schmidt u.c., 2002; Kozlowsky-Suzuki u.c., 2003). Tādējādi aļģu toksīni tiek pārnesti uz augstākajiem trofiskajiem līmeņiem. Cianobaktēriju toksīni ir atrasti gan Baltijas jūras mizīdās *Mysis relicta*, gan trīsdatu stagaros *Gasterosteus aculeatus* (Engström-Öst u.c., 2002). Vēl vairāk, pētījumi Ziemeļatlantijas okeānā liecina, ka nopietni var kļūt apdraudēta Ziemeļatlantijas vaļu populācijas barošana uzvedība un pat reprodukcijas spējas, jo tie tiek pakļauti regulārai neirotoksīnu iedarbībai barojoties ar zooplanktonu kuru organismā ir uzkrājušies dinoflagellātu toksīni (Durbin u.c., 2002).

Apēsto, bet neasimilēto barību mezozooplanktons pārstrādā t.s. fekālajās kapsulas vai arī tā nonāk ūdenī smalkas suspensijas vai izšķīdušu vielu veidā, kā rezultātā

zooplanktons veic būtisku lomu oglekļa apritē jūras ekosistēmā. Fekālās kapsulas ir kompaktas paciņas, kurām ir ātrāks grimšanas ātrums kā fitoplanktona šūnām (Bienfang 1980, Fowler & Knauer 1986). Kopepodu fekālās kapsulas var būt galvenā sastāvdaļa daļiņu vertikālajā plūsmā no virsējiem uz dziļākajiem ūdens slāņiem (Andreassen u.c., 1996), sastādot vidēji pat vairāk kā 87% no kopējā oglekļa, kas nonāk sedimentos (González & Smetacek, 1994). Tomēr konstatētais fekālo kapsulu daudzums eksperimentālos sedimentu ķērājos ir relatīvi zems, kas izraisa jautājumu par kopepodu fekālo kapsulu lomu vertikālajā organisko vielu transportā (Smetacek 1980, Bathmann u.c., 1987, Peinert u.c., 1989, Lampitt u.c., 1990, Ayukai & Hattori 1992, Lane u.c., 1994, Landry u.c., 1994, Olesen & Lundsgaard 1995, Viitasalo u.c., 1999, Wassmann u.c., 1999, González u.c., 2000).

Fekālo kapsulu straujais grimšanas ātrums un relatīvi nelielais daudzums sedimentu ķērājos liecina domāt, ka tās virsējā sajauktā slānī strauji noārdās. Izšķīdušās organiskās vielas no fekālajām kapsulām apkārtējā ūdenī var nonāk difūzijas un baktēriju degradācijas rezultātā, kas atsevišķā pētījumā tika konstatēta kā būtiska organisko vielu plūsma (Hygum u.c., 1997), savukārt citi pētījumi šos novērojumus neapstiprina (Strom u.c., 1997; Xu & Wang, 2003). Fekālo kapsulu degradēšanas īpatnējais ātrums, barojoties ar dabiskas koncentrācijas fitoplanktonu pie 18°C temperatūras, ir novērtēts starp 0.03 un 0.3 dienā (Hansen u.c., 1996), un tam tomēr nevajadzētu pilnīgi noārdīt kapsulas tām grimstot cauri sajauktajam slānim. Alternatīvs izskaidrojums varētu būt pašu fekālo pelešu patērēšana (koprofāģija) (González & Smetacek, 1994), bet vēl joprojām nav skaidrs, vai šī parādība varētu izskaidrot vielu apriti (Turner, 2002).

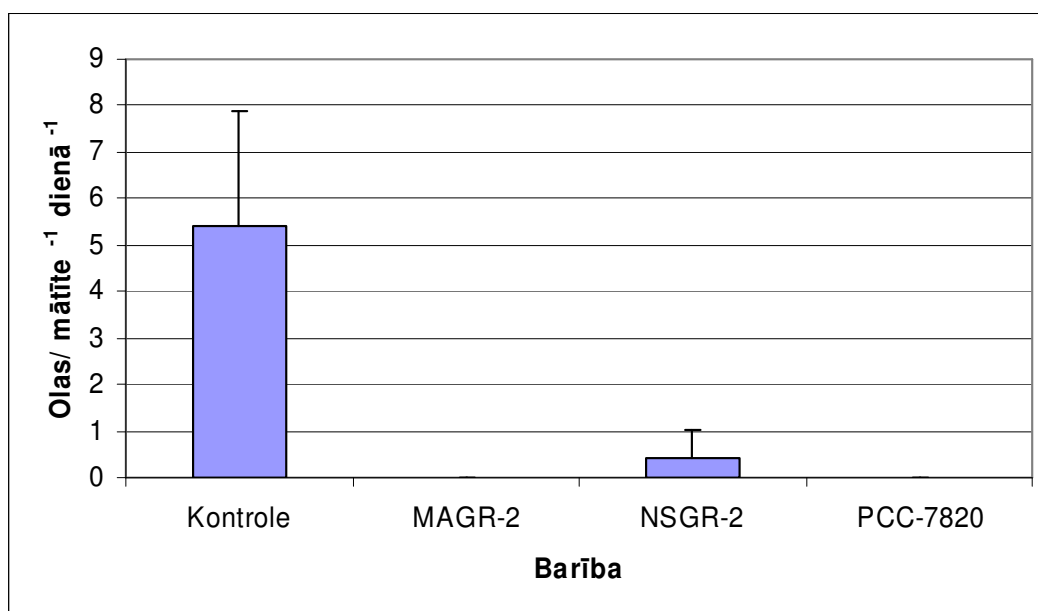
Potenciāli toksisko cianobaktēriju *Microcystia aeruginosa* un *Nodularia spumigena* ietekme uz dominējošo Baltijas jūras kopepodu sugu izdzīvotību un olu produkciju

Publikācijas IV kopsavilkums un diskusija

Cianobaktēriju „ziedēšana” dažādos Baltijas jūras reģionos ir plaši izplatīts fenomens (Sivonen u.c., 1989; Balode & Purina, 1996; Kononen u.c., 1996; Kankaanpää u.c., 2001; Kanoshina u.c., 2003). Barības pieejamība un kvalitāte ir svarīgi faktori, kas ietekmē mezozooplanktona olu produkciju (Schmidt u.c., 1998) un izdzīvotību (Koski u.c., 1999b; Ojaveer u.c., 2003). Ir zināms, ka toksisko aļģu ietekme uz ikvienu

mezooplanktona populāciju ir saistīta ar konkrētu vietu un vēsturiski izveidojušos toksisko aļģu „ziedēšanas” periodiskumu (Colin, Dam, 2002). Toksisko cianobaktēriju ietekme uz dominējošo Baltijas jūras kopepodu sugas *Eurytemora affinis* un *Acartia bifilosa* barošanas, olu produkciju un izdzīvotību galvenokārt ir pētīta Somu un Botnijas līcī (Koski u.c., 1999; Koski u.c., 2002; Kozlowsky-Suzuki u.c., 2003), bet citos Baltijas jūras rajonos pētījumi salīdzinoši maz.

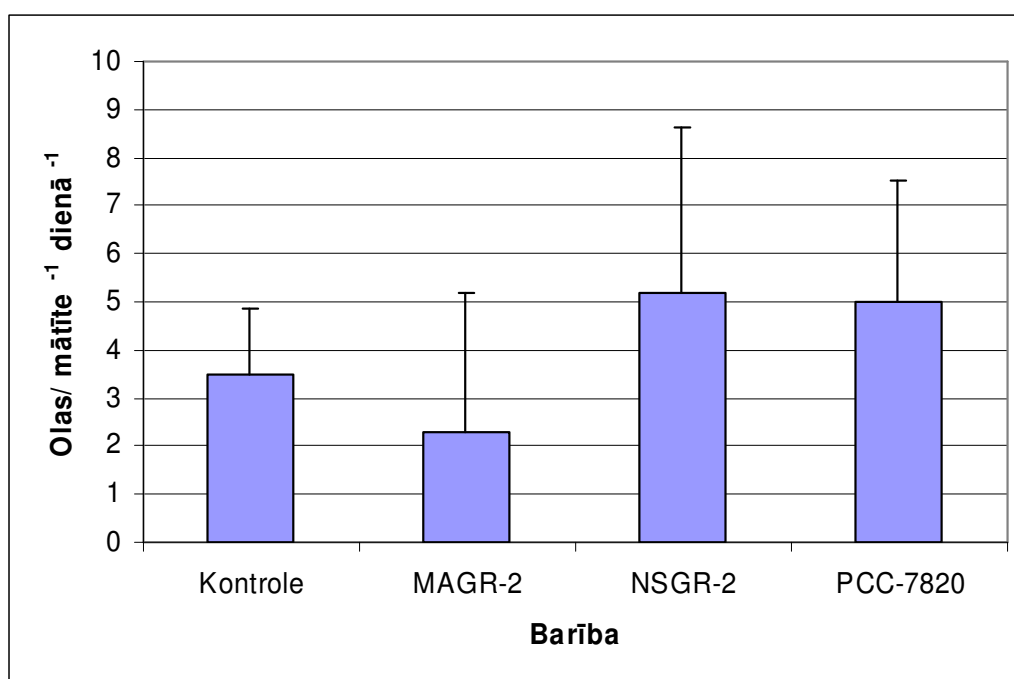
Pirmo reizi veikts laboratorijas eksperiments, lai noskaidrotu kā toksiskās cianobaktērijas *Microcystia aeruginosa* un *Nodularia spumigena* ietekmē dominējošo Rīgas līča kopepodu sugu *Eurytemora affinis* un *Acartia bifilosa* olu produkciju un izdzīvotību (Balode & Strāķe, 2004). Pētījums veikts ar kopepodiem no dabiskajām *Eurytemora affinis* un *Acartia bifilosa* populācijām, kas ievākti Rīgas līcī un laboratorijā adaptēti eksperimenta apstākļiem. Par barību tika izmantoti toksisko cianobaktēriju celmi *Nodularia spumigena* NSGR-2 un *Microcystis aeruginosa* MAGR-2 (izolēti no Baltijas jūras dienviddaļas) un PCC-7820 (izolēts no Brazīlijas). Nodularīna koncentrācija *Nodularia spumigena* kultūrā bija $0.1 \mu\text{g mg}^{-1}$ sausā svara; mikrocistīna koncentrācija *Microcystis aeruginosa* kultūrās MAGR-2 un PCC-7820 bija attiecīgi 0.2 un $5.0 \mu\text{g mg}^{-1}$ sausā svara.



6. zīm. *Eurytemora affinis* olu produkcija dažādās toksisko aļģu eksperimenta kultūrās: MAGR-2 – *Microcystis aeruginosa* celms izolēts no Baltijas jūras, PCC-

7820 – *Microcystis aeruginosa* celms izolēts no Brazīlijas, NSGR-2 – *Nodularia spumigena* celms izolēts no Baltijas jūras.

Eurytemora affinis olu produkcija ir zema – vidēji 0.4 olas mātītei dienā – ja vēzīši barojas ar *Nodularia spumigena*. Savukārt, ja kā barība tika piedāvāti abi *Microcystis aeruginosa* celmi, *Eurytemora affinis* vispār pārstāja producēt olas (6. zīm.). Savukārt *Acartia bifilosa* turpināja vairoties arī patērējot stipri toksiskas cianobaktērijas. Salīdzinoši augstu olu produkcija tika konstatēta ar visiem piedāvātajiem barības veidiem (7. zīm.).

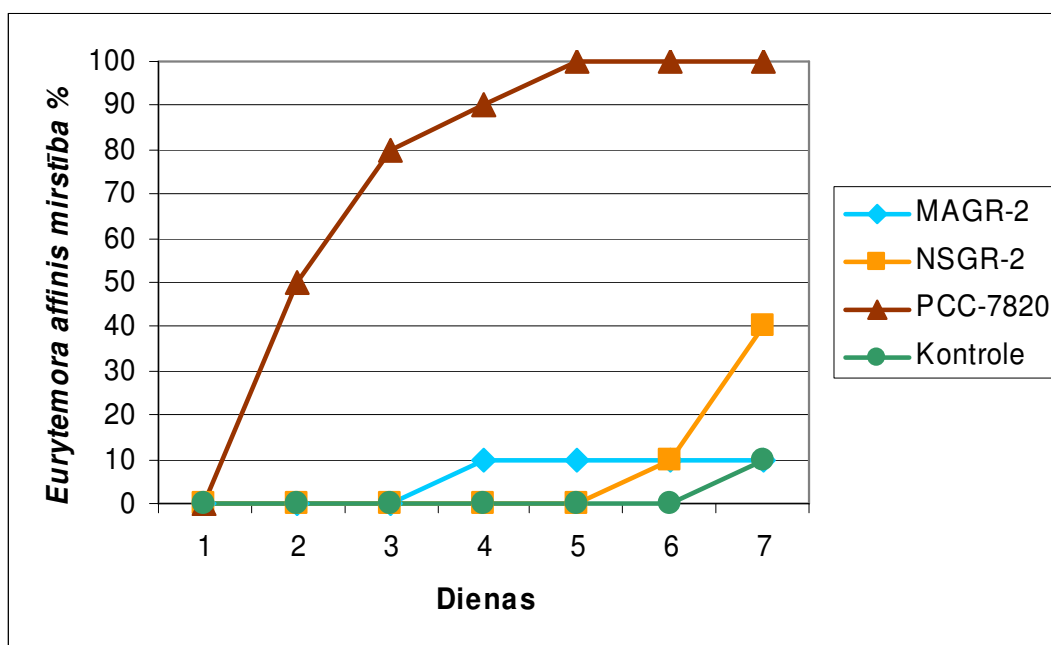


7. zīm. *Acartia bifilosa* olu produkcija dažādās toksisko aļģu eksperimenta kultūrās.

Eurytemora affinis un *Acartia bifilosa* barojas ar toksisko cianobaktēriju *Nodularia spumigena* pat tad, ja barībā ir pieejamas citas aļģes (Koski u.c., 2002; Kozlowsky-Suzuki u.c., 2003), tomēr mūsu eksperimenta rezultāti liecina, ka kopepodu olu produkcija būtiski atšķiras starp abām sugām. Līdzīgi rezultāti iegūti arī Baltijas jūras ziemeļaustrumdaļā, kur *Eurytemora affinis* olu produkcija piedāvājot barībā *Nodularia spumigena* bija 0.52 olas mātītei dienā (Kozlowsky-Suzuki u.c., 2003).

Acartia bifilosa bija spējīga producēt olas visās piedāvātajās eksperimenta kultūrās. Kultūrā ar toksisko cianobaktēriju *Nodularia spumigena* *Acartia bifilosa* olu

produkcija bija vidēji 5 olas mātītei dienā, kas ir līdzīgi kā citos eksperimentālajos pētījumos (Koski u.c., 2002; Kozlowsky-Suzuki u.c., 2003). Savukārt ar *Microcystis aeruginosa* lielāka olu produkcija ir konstatēta ar toksisko PCC-7820 celmu nekā ar mazāk toksisko MAGR-2 celmu. Daļēji to varētu skaidrot ar *Acartia bifilosa* mātīšu iespriekšējo fizioloģisko stāvokli, jo eksperimentam lietota lauka apstākļos iegūta zooplanktona populācija, nevis kultūra, kas audzēta laboratorijā un līdz ar to atbildes reakcija ir daudz svārstīgāka. Mūsu eksperimentā netika pētīta olu dzīvotspēja, bet pozitīvs efekts uz olu produkciju var neatspoguļot to dzīvotspēju un šķilšanos. Barības avots, kas ir adekvāts olu produkcijai var būt nepietiekams olu dzīvotspējai un to tālākajai attīstībai, kas liecina, ka šie parametri var būt savstarpēji nesaistīti (Turner u.c., 2001).



8. zīm. *Eurytemora affinis* mirstība dažādās toksisko cianobaktēriju kultūrās.

Toksisko cianobaktēriju klātbūtnē *Eurytemora affinis* bija labāka izdzīvotība kā *Acartia bifilosa*. *Nodularia spumigena* kultūrā pēc 120 h *Eurytemora affinis* uzrādīja 100% izdzīvotību (8. zīm.), kamēr *Acartia bifilosa* tikai 50%.

Līdzīgi kā citos Baltijas jūras rajonos, pētījuma rezultāti liecina, ka Rīgas līča *Eurytemora affinis* un *Acartia bifilosa* populācijas spēj producēt olas un izdzīvot toksisko cianobaktēriju klātbūtnē, lai arī to producēšanas un izdzīvotības spējas atšķirās starp sugām ir mazākas kā apstākļos, kad būtu pieejama labas kvalitātes barība.

Nefekālā materiāla izdalīšanās no kopepoda *Acartia tonsa*: ietekme uz vertikālo plūsmu un noārdīšanos

Publikācijas V kopsavilkums un diskusija

Mezozooplanktons veic būtisku lomu oglekļa apritē jūras ekosistēmā. Kopepodu fekālās kapsulas var būt galvenā sastāvdaļa daļiņu vertikālajā plūsmā no virsējiem uz dziļākajiem ūdens slāņiem (Andreassen u.c., 1996), sastādot vidēji pat vairāk kā 87% no kopējā oglekļa, kas nonāk sedimentā (González & Smetacek, 1994).

Kopepodu fekālo kapsulu loma organisko vielu transportā, it īpaši stratificētos piekrastes ūdeņos vēl nav līdz galam noskaidrota. Joprojām nav skaidras atbildes kāpēc tikai salīdzinoši neliels kopepodu fekālo kapsulu daudzums nonāk ūdens zemākajos slāņos. Laboratorijas eksperiments veikts, lai izprastu sakarības starp kopepodu barošanu ar dažādām aļģu diētām un to izdalījumiem, izdalītā materiāla grimšanu un degradāciju.

Laboratorijas eksperiments veikts ar plaši izplatītu kopepodu *Acartia tonsa* un divām dažādu veida barībām – autotrofo nanoflagellātu *Rhodomonas salina* un kramaļģi *Skeletonema costatum*. Pētījuma pirmā daļa veikta kā nedēļu ilgs eksperiments četros 100 l konteineros, kur veikta vienmērīga ūdens sajaukšana un ievietoti sedimentu „ķērāji”, kuras mērķis ir sekot olu produkcijai un izdalītam materiālam – fekālajām kapsulām dažādās aļģu barībās. Otrā pētījuma daļa veikta kā „iezīmētais” eksperiments ar mērķi sekot iezīmētās barības - *Rhodomonas salina* un *Skeletonema costatum* liktenim.

Kopepodu olu produkcija un izdalītais materiāls ar dažādām aļģu barībām būtiski atšķīrās. Kopepodi barojoties ar kramaļģēm *Skeletonema costatum* vidēji producēja 3.5 fekālās kapsulas h^{-1} bet barojoties ar nanoflagellātiem *Rhodomonas salina* tikai 1.0 fekālās kapsulas h^{-1} (3. tab.). Tāpat arī fekālo kapsulu tilpums bija gandrīz 50% lielāks ar *Skeletonema* barību nekā ar *Rhodomonas* barību (4. tab.).

Savukārt kopepodu olu produkcija bija pretēja konstatētajam fekālo kapsulu trendam: ar *Skeletonema* barību mātītes producēja 0.25 olas/mātīte/h bet ar *Rhodomonas* 0.56 olas/mātīte/h (3. tab.). Attiecību starp naupliju daudzumu un olu produkcijas ātrumu, kas izteikta kā šķīlšanās veiksmē bija 34% ar *Rhodomonas* barību un 25% ar *Skeletonema* barību.

3. tab. Fekālo kapsulu, olu un naupliju specifiskā produkcija (vidējais \pm SE) ar *Rhodomonas salina* (R+) un *Skeletonema costatum* (S+) barībām. cop. kopepodī; n, novērojumu skaits

	R+	n	S+	n
Fekālo kapsulu produkcija (kapsulas cop ⁻¹ h ⁻¹)	0.96 \pm 0.02	8	3.45 \pm 0.42	6
(μ g C cop ⁻¹ h ⁻¹)	0.0043 \pm 0.0001		0.0227 \pm 0.0027	
Olu produkcija (olas mātīte ⁻¹ h ⁻¹)	0.56 \pm 0.04	9	0.25 \pm 0.05	9
Šķilšanās (nauplijs mātīte ⁻¹ h ⁻¹)	0.19 \pm 0.02	9	0.06 \pm 0.01	6

4. tab. Jaunveidotu *Acartia tonsa* fekālo kapsulu izmērs un tilpums (vidējais \pm SE) barojoties ar *Rhodomonas salina* and *Skeletonema costatum*.

	<i>R. salina</i>	<i>S. costatum</i>
Fekālo kapsulu mērījumi	93	83
Fekālo kapsulu garums (μ m)	102 \pm 2.9	117 \pm 3.8
Fekālo kapsulu platums (μ m)	24 \pm 0.7	28 \pm 0.5
Fekālo kapsulu tilpums ($\times 10^5 \mu$ m ³)	0.52 \pm 0.04	0.77 \pm 0.05

Neskatoties uz fekālo kapsulu izmēru atšķirībām, grimšanas ātrums abu tipu kapsulām bija līdzīgs 4.5 un 5.1 m/dienā ar *Skeletonema* un *Rhodomonas*, attiecīgi (5. tab.). Olu, hlorofila a un feopigmentu grimšanas ātrums arī ir līdzīgs abos barības veidos (5. tab.). Eksperimentā iezīmējot ar ¹⁴C abus barības veidus – autotrofo nanoflagellātu *Rhodomonas salina* un kramaļģi *Skeletonema costatum* – tika noskaidrots, ka fekālās kapsulas ar abām barībām sastādīja tikai vienu trešo daļu no kopējiem izdalījumiem. Atlikušās divas trešdaļas veidoja amorfas daļiņas bez apvalka membrānas. Cik mums zināms, nekad iepriekš nav ticis aprakstīts fakts, ka kopepodu izdalīto materiālu var veidot daļiņas bez membrāna apvalka. Iegūtie rezultāti saskan ar pašreizējiem *Acartia* bioenerģētiskajiem pētījumiem, kuros fekālo kapsulu produkcija salīdzināta ar uzņemtās barības daudzumu (Besiktepe & Dam, 2002; Xu & Wang, 2003).

5. tabula. Dažādu daļiņu un dažādu vielu grimšanas ātrums (vidējais \pm SE) konteinerā ar *Rhodomonas salina* (R+) un *Skeletonema costatum* (S+).

	R+	S+
Fekālās kapsulas ($m\ d^{-1}$)	5.1 ± 0.3	4.5 ± 0.5
Olas ($m\ d^{-1}$)	11.2 ± 2.3	9.1 ± 1.7
Hlorofils <i>a</i> ($m\ d^{-1}$)	0.56 ± 0.31	0.57 ± 0.12
Feopigmenti ($m\ d^{-1}$)	1.85 ± 0.41	2.25 ± 0.37
Suspendētais organiskais ogleklis ($m\ d^{-1}$)	0.59 ± 0.14	0.22 ± 0.05
Organiskā slāpekļa daļiņas ($m\ d^{-1}$)	0.65 ± 0.10	0.15 ± 0.03

Minēto autoru pētījumos vēzīšu producēto fekālo kapsulu daudzums šķiet pārāk zems salīdzinot ar uzņemtās barības daudzumu. Tā piemēram, Besiktepe un Dam (2002) konstatēja, ka *Acartia tonsa* fekālo kapsulu produkcija ir mazāka kā 10% no uzņemtās barības daudzuma ar 3 no 5 dažādām aļģu diētām. Tas nesaskan ar asimilācijas efektivitāti kopepodiem, kura reti kad pārsniedz 66% no uzņemtās barības (Kjørboe u.c., 1985; Størtrup & Jensen, 1990). Mūsu pētījumā kopējais izdalītais materiāls salīdzinot ar uzņemto barības daudzumu bija 18% ar *Rhodomonas* barību un 27% ar *Skeletonema* barību. Šie skaitļi saskan ar asimilācijas efektivitāti *Acartia* sugai (Mauchline, 1998). Tādējādi, tas ir apliecinājums iegūtajiem rezultātiem, kuri parāda, ka līdz pat 66% no izdalītā materiāla var būt mazas daļiņas kuras nav pārklātas ar membrāna apvalku. Ne-fekālu kapsulu materiāla izdalīšanās ir konstatēta arī pelaģiskajam vēžveidīgajam garnelei *Palaemonetes pugio*, kurai vairāk kā 50% no izdalītā materiāla veido DOC (Johannes & Satomi, 1967).

Barojoties ar nanoflagellātu *Rhodomonas baltica* fekālo kapsulu degradācija notiek straujāk salīdzinot ar fekālo kapsulu degradācijas ātrumu, kad kopepodu barībā ir kramaļģe *Thalassiosira weissflogii* (Hansen u.c., 1996). Līdzīgi kā autoru minētajā pētījumā, arī mūsu rezultāti rāda, ka uzturā patērējot kramaļģi *Thalassiosira baltica* fekālo kapsulu degradācija notiek lēnāk. Analizējot un salīdzinot iegūtos datus ar literatūras avotā minētajiem ir novērota sakarība starp fekālo kapsulu virsmas:tilpuma attiecību un to sadalīšanās ātrumu – tilpumā vienādas kapsulas sadalās ātrāk ja to laukums ir lielāks. Straujāka fekālo kapsulu degradācija notika vidē ja tur atradās arī kopepodi, tad kapsulu degradācija bija par 50% ātrāka nekā vidē bez kopepodiem.

Iegūtie pētījuma rezultāti ļauj saprast kopepodu fekālo kapsulu un organisko vielu aprites sakarības. Uzskatot, ka sajauktais ūdens slānis ir 15m, pie fekālo kapsulu grimšanas ātruma 5 m d^{-1} virs piknoklīna dienā sadalās 33% no kopējās fekālo kapsulu produkcijas. Savukārt, ņemot vērā arī pārejo izdalītā fekālā materiāla produkciju, eifotiskajā slānī ir jāsadalās daudz lielākam izdalītā materiāla daudzumam, jo mazās daļiņas grimst daudz lēnāk. Tādējādi, ja vērēsim *Acartia* amorfu daļiņu izdalījumi sastāda divas trešdaļas no kopējā izdalījuma daudzuma, tad līdz pat 90% no visa kopējā fekālā materiāla daudzuma sadalīsies sajauktajā ūdens slānī. Salīdzinot “potenciālo fekālo kapsulu produkciju” ar izanalizēto kopepodu, galvenokārt *Acartia* spp., skaitu Baltijas jūrā, Viitasalo u.c. (1999) aprēķināja, ka 99% no fekālā materiāla noārdās virsējā ūdens slānī. Izskaidrojums šādam augstam izrēķinātam aprites ātrumam var būt tikai tad, ja lielākā daļa kopepodu izdalītā materiāla sastāv no izkliedētām daļiņām.

SECINĀJUMI

1. Mezooplanktona sugu sastāvu Rīgas līča seklūdens zonā veido saldūdens un sāļūdens sugu kompleksi. Pētījuma perioda laikā īpaši izdalās rajons pret Salacgrīvu, kur augstas skaita un biomasas vērtības sasniedz saldūdens virpotāju sugas *Brachionus calyciflorus*, *Brachionus quadridentatus*, *Euchlanis dilatata*, *Notholca acuminata*, *Notholca sp.* un rajons pret Mērsragu, kur atsevišķos periodos mezooplanktona cenozē dominē saldūdens sugu komplekss *Brachionus quadridentatus*, *Brachionus angularis*, *Alona rectangula*, *Chydorus sphaericus* un kopējā sugu daudzveidība ir lielāka kā pārējos Rīgas līča seklūdens rajonos.
2. Mezooplanktona cenozes struktūra vasaras sezonā Rīgas līča litorāles zonas austrumdaļā ir laikā un telpā neviendabīgāka salīdzinot ar rietumu daļu: austrumdaļā virpotāju dominance mijas ar airkājvēžu dominances rajoniem, kamēr litorāles rietumu daļa raksturojas ar patstāvīgāku virpotāju dominanci. Atšķirības ir skaidrojamas ar apvelinga biežumu līča litorāla zonas austrumdaļā, kā rezultātā mezooplanktona struktūra ir nepastāvīgāka.
3. Rīgas līcī ne-vietējās kladoceru sugas *Cercopagis pengoi* populācijas struktūra vasaras sezonā visā ūdens slānī nav viendabīga – virsējā siltajā ūdens slānī līdz pat 92% no *Cercopagis pengoi* populācijas skaita veido juvenīlie īpatņi, bet palielinoties dziļumam populācijā palielinās pieaugušo īpatņu proporcija. Augstākas skaita un biomasas vērtības *Cercopagis pengoi* sasniedz seklajos piekrastes ūdeņos – maksimālā reģistrētā skaita un biomasas vērtība 5700 eks. m⁻³ un 1737 mg m⁻³, attiecīgi.
4. Atšķirības barības ķēdes struktūrā ir vērojamas, kad mezooplanktona cenozē dominē *Cercopagis pengoi* – proporcionāli samazinās virpotāju un vēzīšu jaunāko attīstības stadiju naupliju skaits un palielinās ciliātu skaits.
5. Rīgas līča kopepodi *Eurytemora affinis* un *Acartia bifilosa* spēj producēt olas un izdzīvot toksisko cianobaktēriju klātbūtnē, lai arī to producēšanas un izdzīvotības spējas atšķirās starp sugām un ir mazākas kā apstākļos, kad barībā

pieejams netoksisks fitoplanktons. Barojoties ar toksisko cianobaktēriju *Nodularia spumigena* vēzīša *Eurytemora affinis* olu produkcija vidēji ir 0.4 olas mātītei dienā, bet *Acartia bifilosa* – vidēji 5 olas dienā. Toksisko cianobaktēriju *Nodularia spumigena* klātbūtnē pēc 120 h *Eurytemora affinis* uzrādīja 100% izdzīvotību, bet *Acartia bifilosa* tikai 50%.

6. Barojoties ar kramaļģēm *Skeletonema costatum* kopepodi *Acartia tonsa* vidēji producē 3.5 fekālās kapsulas h^{-1} , bet barojoties ar nanoflagellātiem *Rhodomonas salina* tikai 1.0 fekālās kapsulas h^{-1} . Neskatoties uz fekālo kapsulu izmēru atšķirībām – ar *Skeletonema* barību fekālo kapsulu tilpums ir par aptuveni 50% lielāks ar nekā ar *Rhodomonas* barību – grimšanas ātrums abu tipu kapsulām ir līdzīgs 4.5 un 5.1 $m\ d^{-1}$.
7. Barojoties ar nanoflagellātiem *Rhodomonas salina* un kramaļģēm *Skeletonema costatum*, tikai vienu trešo daļu kopepodu *Acartia tonsa* ekskrementu veido fekālās kapsulas, pārējais izdalītais materiāls ir mazas daļiņas kuras nav pārklātas ar membrāna apvalku. Šis novērojums izskaidro iepriekšējos pētījumos konstatēto nesakritību starp kopepodu uzņemtās barības / defekācijas attiecību un maksimālo asimilācijas efektivitāti (66%).

PATEICĪBAS

Šī ilgā un sarežģītā darba tapšanas gaitā ir saņemts atbalsts, uzmundrinājums un nenovērtējama palīdzība no kolēģiem, draugiem un ģimenes. Es gribētu pateikties visiem tiem, kuru līdzdalība man ir bijusi svarīga un ir palīdzējusi sasniegt šī darba gala rezultātu.

Vislielākais paldies zinātniskajam darba vadītājam asoc. prof. Andrim Andrušaitim par vērtīgajiem padomiem un nenovērtējamo atbalstu darba grūtākajā tapšanas posmā. Paldies kolēģiem no LU Bioloģijas institūta – Dr. Elmīrai Boikovai par ievirzīšanu specialitātē un sākotnējās doktorantūras darba tēmas izvēlē, Dr. Zintai Seisumai, Irīnai Kuļikovai, Uldim Botvam par brīnišķīgajām ekspedīcijām un neaizmirstamo zinātniskā darba atmosfēru laboratorijā.

Paldies visiem kolēģiem no Latvijas Hidroekoloģijas institūta un it īpaši Dr. Maijai Balodei par interesantiem eksperimentālajiem darbiem ar toksiskām aļģēm, Ingrīdai Puriņai, Vadimam Jermakovam, Santai Purviņai, Mārītei Pfeiferei par kopā pavadīto laiku ekspedīcijās un laboratorijā, par diskusijām saistītām ar darba izstrādi. Paldies Dr. Jurim Aigaram un Dr. Andai Ikaunieci par uzmundrinājumu un jautājumu „Kad būs gatava disertācija?”. Paldies Bārbelei Müller-Karulis un Mikum Rankam par atbalstu un palīdzību darba noformēšanā.

Liels paldies Kopenhāgenas Universitātes asoc. prof. Mihaelam Olesenam par vērtīgo iespēju strādāt Jūras bioloģijas laboratorijā Helsingērā, diskusijām par zinātņi un dzīvi.

Īpašs paldies vecākiem – mammai, kura rūpējās, lai es garajās darba rakstīšanas dienās būtu paēdusi un tētīm, kuram vienmēr ir bijusi pārliecība, ka es spēšu darbu uzrakstīt un pabeigt, kaut man pašai tādas bieži pietrūka. Paldies ģimenei – vīram un dēlam par izturību un sapratni, un vīra tēvam par uzskatu, ka jūras pētniecība ir svarīga un darbs ir jāraksta. Paldies māšai par atbalstu un humora izjūtu.

Paldies Jums visiem!

Promocijas darbs izstrādāts ar Eiropas Sociālā Fonda finansētā projekta Nr. 2004/0001/VPD1/ESF/PIAA/04/NP/3.2.3.1/0001/0001/0063 „Doktorantu un jauno zinātnieku pētniecības darba atbalsts LU” atbalstu.

LITERATŪRAS SARAKSTS

- Andersen C., Nielsen T., 1997. Hatching rate of the egg-carrying marine copepod *Eurythemora affinis*. Marine Ecology Progress Series, Vol. 160: 283 – 289.
- Andreassen I., Nöthing E. M., Wassmann P. 1996. Vertical particle flux on the shelf off northern Spitsbergen, Norway. Marine Ecology Progress Series, Vol 137: 215 – 228.
- Arndt H., 1989. Zooplankton production and its consumption by planktivores in a Baltic inlet. Proceedings of the 21st EMBS Gdansk, 14-19 September 1986: 205 – 214.
- Ayukai T., Hattori H. 1992. Production and downward flux of zooplankton fecal pellets in the anticyclonic gyre off Shikoku, Japan. Oceanol. Acta 15: 163 – 172.
- Ban S. 1994. Effect of temperature and food concentration on post-embryonic development, egg production and adult body size of calanoid copepod *Eurytemora affinis*. Journal of Plankton Research, Vol 16, no. 6: 721 – 735.
- Balode M., Purina I. 1996. Harmful phytoplankton in the Gulf of Riga (the Baltic Sea). In: Yasumoto T., Oshima Y., Fukuo Y. (eds.) IOC of UNESCO, Paris. Proceedings of the Seventh International Conference on Toxic Phytoplankton, 12-16 July 1995, Sendai, Japan: 69 – 72.
- Barreiro A., Guisande C., Frangópulos M., González-Fernández A., Muñoz S., Pérez D., Magadán S., Maneiro I., Riveiro I., Iglesias P. 2006. Feeding strategies of the copepod *Acartia clausi* on single and mixed diets of toxic and non-toxic strains of the dinoflagellate *Alexandrium minutum*. Marine Ecology Progress Series, Vol 316: 115 – 125.
- Barreiro A., Guisande C., Maneiro I., Vergara A. R., Riveiro I., Iglesias P. 2007. Zooplankton interactions with toxic phytoplankton: Some implications for food web studies and algal defence strategies of feeding selectivity behaviour, toxin delution and phytoplankton population diversity. Acta Oecologica, 32: 279 – 290.
- Bathmann U. V., Noji T., Voss M., Peinert R. 1987. Copepod fecal pellets: abundance, sedimentation and content at a permanent station in the Norwegian Sea in May/June 1986. Mar. Ecol. Prog. Ser. 38: 45 – 51.
- Berzinsh V. 1995. Hydrology. Ecosystem of the Gulf of Riga Between 1920 and 1990. Ojaveer E. (ed.). Estonian Academy Publishers, Tallin: 7 – 31.
- Besiktepe S., Dam H. G. 2002. Coupling of ingestion and defecation as a function of diet in the calanoid copepod *Acartia tonsa*. Marine Ecological Progress Series, Vol 229: 151 – 164.

Bērziņš B. 1932. Das Plankton der lettischen Terminfahrt im Frühjahr 1928 (Rigascher Meerbusen und Baltisches Meer). Folia Zool. Hydrobiol., Vol. 4, N 1.: 68 – 102.

Bērziņš B. 1940. *Acartia tonsa* Dana in the Gulf of Riga. Folia Zool. Hydrobiol., Vol. 10, N 2: 484 – 487.

Bērziņš B. 1943. Systematisch-faunistisches Material über Rotatorien Lettlands. Folia Zool. Hydrobiol., Vol. 12, N 1: 218 – 244.

Bielecka, L., Zmijewska, M. I. & Szymborska, A. 2000. A new predatory cladoceran *Cercopagis (Cercopagis) pengoi* (Ostroumov 1891) in the Gulf of Gdansk. Oceanologia, 42, 371 – 374.

Bienfang P. K. 1980. Herbivore diet affects fecal pellets sinking. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37: 1352 – 1357.

Colin S. P., Dam H. G. 2002. Latitudinal differentiation in the effects of the toxic dinoflagellate *Alexandrium* spp. on the feeding and reproduction of populations of the copepod *Acartia hudsonica*. Harmful Algae, 1: 113 – 125.

Colmenarejo M. A., Garcia M. G., Bustos A., Borja R., Banks C. J. 1997. The influence of wastewater type and organic loading on the protozoan and metazoan population of a peat bed filter. J. Environ. Sci. Health A Environ. Sci. Eng. Toxic Hazard Subst. Control, 32: 145 – 152.

DeMott W. R., Zhang Q.-X., Carmichael W. W. 1991. Effects of toxic cyanobacteria and purified toxins on the survival and feeding of a copepod and three species of *Daphnia*. Limnol. Oceanogr., 36(7): 1346 – 1357.

Dippner J. W., Kornilovs G., Sidrevics L. 2000. Long-term variability of mesozooplankton in the Central Baltic Sea. Journal of Marine Systems, 25: 23 – 31.

Durbin E., Teegarden G., Campbell R., Cembella A., Baumgartner M. F., Mate B. R. 2002. North Atlantic right whales, *Eubalaena glacialis*, exposed to paralytic shellfish poisoning (PSP) toxins via a zooplankton vector, *Calanus finmarchicus*. Harmful Algae 1: 243 – 251.

Engström-Öst J., Lehtiniemi M., Green S., Kozlowsky-Suzuki B., Viitasalo M. 2002. Does cyanobacterial toxin accumulate in mysid shrimps and fish via copepods? Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 276: 95 – 107.

Feike M., Heerkloss R., Rieling T., Schubert H. 2007. Studies on the zooplankton community of a shallow lagoon of the Southern Baltic Sea: long-term trends, seasonal changes, and relations with physical and chemical parameters. Hydrobiologia, 577: 95 – 106.

Fowler S. W., Knauer G. A. 1986. Role of large particles in the transport of elements and organic compounds through the oceanic water column. Prog. Oceanogr. 16: 147 – 194.

- Fry B., Wainright S. C. 1991. Diatom sources of ^{13}C -rich carbon in marine food webs. *Marine Ecology Progress Series*, Vol 76, 149 – 157.
- Gasiunaite Z. R. 2000. Coupling of the limnetic and brackishwater plankton crustaceans in the Curonian Lagoon (Baltic Sea). *International Review of Hydrobiology*, 85, Issue 5-6: 653 – 661.
- Gollasch, S. & Leppäkoski, E. 1999. Risk assesment of alien species in Nordic coastal waters. Nord, Copenhagen, 244.
- Gonzáles H. E., Smetacek V. 1994. The possible role of the cyclopoid copepod *Oithona* in retarding vertical flux of fecal material. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 113: 233 – 246.
- Gonzáles H. E., Ortiz V. C., Sobarzo M. 2000. The role of faecal material in the particulate organic carbon flux in the northern Humboldt Current, Chile (23° S), before and during 1997-1998 El Niño. *J. Plankton Res.* 22: 499 – 529.
- Gorokhova, E., Aladin N. & Dumont, H. I. 2000. Further expansion of the genus *Cercopagis* (Crustacea, Brachiopoda, Onychopoda) in the Baltic Sea, with notes on the taxa present and their ecology. *Hydrobiologia*, 429, 207 – 218.
- Gorokhova E., Hansson S., Högländer H., Andersen C. M. 2005. Stable isotopes show food web changes after invasion by the predatory cladoceran *Cercopagis pengoi* in a Baltic Sea bay. *Oecologia* 143: 251 – 259.
- Hajdu S., Högländer H., Larsson U. 2007. Phytoplankton vertical distribution and composition in Baltic Sea cyanobacterial blooms. *Harmful Algae*, Vol 6, Issue 2: 189 – 205.
- Hansen B., Fotel F. L., Jensen N. J., Madsen S. D. 1996. Bacteria associated with a marine planktonic copepod in culture. II. Degradation of faecal pellets produced on a diatom, a nanoflagellate or a dinoflagellate diet. *J. Plankton Res.* 18: 257 – 273.
- Heerkloss R., Schnese W., Adamkiewicz-Chojnacka B. 1991. Seasonal variation in the biomass of zooplankton in two shallow coastal water inlets differing in their stage of eutrophication. *Int. Revue ges. Hydrobiologia*, 76: 397 – 404.
- Hirche H. J., Meyer U., Niehoff B., 1997. Egg production of *Calanus finmarchicus*: effect of temperature, food and season. *Mar. Biology*, 127: 609 – 620.
- Houde S. E. L., Roman M. R. 1987. Effects of food quality on the functional ingestion response of the copepod *Acartia tonsa*. *Marine Ecology Progress Series*, Vol 40, 69 – 77.
- Hygum B. H., Petersen J. E., Søndergaard M. 1997. Dissolved organic carbon released by zooplankton grazing activity – a high-quality substrate pool for bacteria. *J. Plankton Res.* 19: 97 – 101.

Ikauniece A., Ceitlina M., 1998. Long – term dynamics of zooplankton environmental risk zones of the Gulf of Riga. Proc. Latvian Acad. Sci., Section B, Vol 52: 62 – 67.

Jeppesen E., Sondergaard M., Pedersen A. R., Jürgens K., Strzelczak A., Lauridsen T. L., Johansson L. S. 2007. Salinity induced regime shift in shallow brackish lagoons. *Ecosystems*, 10: 47 – 57.

Jermakovs V., Cederwall H. 2003. Distribution and morphological parameters of the polychaete *Marenzelleria viridis* population in the Gulf of Riga. ICES Cooperative Research Report 257: 21 – 28.

Johannes R. E., Satomi M. 1967. Measuring organic matter retained by aquatic invertebrates. *J. Fish. Res. Board. Can.* 24: 2467 – 2471.

Johansson S. 1983. Annual dynamics and production of rotifers in an eutrophication gradient in the Baltic Sea. *Hydrobiologia* 104, 335 – 340.

Jozefczuk A., Guzera E., Bielecka L. 2003. Short-term and seasonal variability of mesozooplankton at two coastal stations (Gdynia, Sopot) in the shallow zone of the Gulf of Gdansk. *Oceanologia*, 45 (2): 317 – 336.

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.

Kankaanpää H. T., Sipiä V. O., Kuparinen J. S., Ott J. L., Carmichael W. W. 2001. Nodularin analyses and toxicity of a *Nodularia spumigena* (Nostocales, Cyanobacteria) water-bloom in the western Gulf of Finland, Baltic Sea, in August 1999. *Phycologia*, Vol 40 (3): 286 – 274.

Kjørboe T. 1989. Phytoplankton growth rate and nitrogen content: implications for feeding and fecundity in a herbivorous copepod. *Marine Ecology Progress Series*, Vol 55, 229 – 234.

Kjørboe T., Møhlenberg F., Hamburger K. 1985. Bioenergetics of the planktonic copepod *Acartia tonsa*: relation between feeding, egg production and respiration, and composition of specific dynamic action. *Marine Ecology Progress Series*, Vol 26: 85 – 97.

Kjørboe T., Nielsen T. G. 1994. Regulation of zooplankton biomass and production in a temperate, coastal ecosystem. 1. Copepods. *Limnol. Oceanogr.* 39 (3): 493 - 507.

Kivi K., Kaitala S., Kuosa H., Kuparinen J., Leskinen E., Lignell R., Marcussen B., Tamminen T. 1993. Nutrient limitation and grazing control of Baltic plankton community during annual succession. *Limnology and Oceanography* 38: 893 – 905.

Kononen K., Kuparinen J., Mäkelä K., Laanemets J., Pavelson J., Nömmann S. 1996. Initiation of cyanobacterial blooms in a frontal region at the entrance to the Gulf of Finland, Baltic Sea. *Limnol. Oceanogr.* 41 (1): 98 – 112.

Koski M., Kuosa H., 1999a. The effect of temperature, food concentration and female size on the egg production of the planktonic copepod *Acartia bifilosa*. J. Plankton Res., Vol. 21, no. 9: 877 – 890.

Koski M., Engstrom J., Viitasalo M., 1999b. Reproduction and survival of the calanoid copepod *Eurytemora affinis* fed with toxic and non-toxic cyanobacteria. Mar. Ecol. Prog. Ser., Vol. 186: 187 – 197.

Koski M., Rosenberg M., Viitasalo M., Tanskanen S., Sjölund U. 1999.b Is *Prymnesium patelliferum* toxic for copepods? – Grazing, egg production, and egestion of the calanoid copepod *Eurytemora affinis* in mixtures of „good” and „bad” food. ICES Journal of Marine Science, 56 Supplement: 131 – 139.

Koski M., Schmidt K., Engström-Öst J., Viitasalo M., Jónasdóttir S., Repka S., Sivonen K. 2002. Calanoid copepods feed and produce eggs in the presence of toxic cyanobacteria *Nodularia spumigena*. Limnol. Oceanogr., 47 (3): 878 – 885.

Kozłowski-Suzuki B., Karjalainen M., Lehtiniemi M., Engström-Öst J., Koski M., Carlsson P. 2003. Feeding, reproduction and toxin accumulation by the copepods *Acartia bifilosa* and *Eurytemora affinis* in the presence of the toxic cyanobacterium *Nodularia spumigena*. Marine Ecology Progress Series, Vol 249: 237 – 249.

Krylov, P. I., Bychenkov, D. E., Panov, V. E., Rodionova, N. V. & Telesh, I. V. 1999. Distribution and seasonal dynamics of the Ponto-Caspian invader *Cercopagis pengoi* (Crustacea, Cladocera) in the Neva Estuary (Gulf of Finland). Hydrobiologia, 393, 227 – 232.

Lagzdins, G. & Pallo, P. 1994. *Marezzelleria viridis* (Verrill) (Polichaeta, Spinoidae) – a new species for the Gulf of Riga. Proc. Latvian Acad. Sci., Section B, 43, 184 – 188.

Lampitt R. S., Noji T., Bodungen B. V. 1990. What happens to zooplankton fecal faecal pellets? Implications for material flux. Mar. Biol. 104: 437 – 457.

Landry M. R., Lorenzen C. J., Peterson W. K. 1994. Mesozooplankton grazing in the Southern California Bight. II. Grazing impact and particulate flux. Mar. Ecol. Prog. Ser. 115: 73 – 85.

Lane P. V. Z., Smith S. L., Urban J. L., Biscave B. E. 1994. Carbon flux and recycling associated with zooplankton fecal pellets on the shelf of the Middle Atlantic Bight. Deep-Sea Res. II. 41: 437 – 457.

Laxson C. L., Mcphedran K. N., Makarewicz J. C., Telesh I. V., Macisaac H. J. 2003. Effects of the non-indigenous cladoceran *Cercopagis pengoi* on the lower food web of Lake Ontario. Freshwater Biology, 48, 2094 – 2106.

Leppäkoski, E. J. 1984. Introduced species in the Baltic Sea and its coastal ecosystems. *Ophelia*, 3, 123 – 135.

- Leppäkoski, E. J. 1991. Introduced species – Resource or threat in brackish – water seas? Examples from the Baltic and the Black Sea. *Mar. Poll. Bull.*, **23**, 219 – 223.
- Leppäkoski, E., Olenin S. 2000. Non-native species and rates of spread: lessons from brackish Baltic Sea. *Biological Invasions* 2: 151 – 163.
- Leppäkoski E., Gollasch S., Gruszka P., Ojaveer H., Olenin S., Panov V. 2002. The Baltic – a sea of invaders. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **59**: 1175 – 1188.
- Line R., Sidrevics L. 1995. Zooplankton of the Gulf of Riga. Ecosystem of the Gulf of Riga Between 1920 and 1990. Ojaveer E. (ed.). Estonian Academy Publishers, Tallin: 175 – 187.
- Martens P., van Beusekom J. E. E. 2008. Zooplankton response to a warmer northern Wadden Sea. *Helgol. Mar. Res.*, accepted.
- Mauchline J. 1998. The biology of calanoid copepods. *Adv. Mar. Biol.* **33**: 1 – 710.
- Ojaveer H., Lankov A., Eero M., Kotta J., Kotta I., Lumberg A. 1999. Changes in the ecosystem of the Gulf of Riga from the 1970s to the 1990s. *ICES Journal of Marine Science*, **56** Supplement: 33 – 40.
- Ojaveer, H. & Lumberg, A. 1995. On the role of *Cercopagis (Cercopagis) pengoi* (Ostroumov) in Parnu Bay and the NE part of the Gulf of Riga ecosystem. *Proc. Estonian Acad. Sci. Ecol.*, **5**, 20 – 25.
- Ojaveer E., Lumberg A., Ojaveer H., 1998. Highlights of zooplankton dynamics in Estonian waters (Baltic Sea). *ICES Journal of Marine Science*, **55**: 748 – 755.
- Ojaveer E., Simm M., Balode M., Purina I., Suursaar Ü. 2003. Effect of *Microcystis aeruginosa* and *Nodularia spumigena* on survival of *Eurytemora affinis* and the embryonic and larval development of the Baltic herring *Clupea harengus membras*. *Environmental Toxicology*, Vol 18, 4: 236 – 242.
- Olesen M., Lundsgaard C. 1995. Seasonal sedimentation of autochthonous material from the euphotic zone of a coastal system. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* **14**: 545 – 555.
- Pallo, P., Windboum, B. & Olafsson, E. 1998. A quantitative survey of the benthic meiofauna in the Gulf of Riga (Eastern Baltic Sea), with special reference to the structure of nematode assemblages. *Ophelia*, **49**: 117 – 139.
- Peinert P., Bodungen B., Smetacek V. 1989. Food web structure and loss rates. In: Berger W. H., Smetacek V., Wefer G. (eds) *Productivity of the ocean: present and past*. John Wiley & Sons, Chichester: 35 – 48.
- Polunina J. J., 2005. Populations of two predatory cladocerans in the Vistula lagoon – the native *Leptodora kindtii* and the non-indigenous *Cercopagis pengoi*. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, Vol. XXXIV, Suppl. 1: 249 – 260.

- Põllupüü M., Simm M., Põllumäe A. & Ojaveer H. 2008. Successful establishment of the Ponto-Caspian alien cladoceran *Evadne anonyx* G.O. Sars 1897 in low-salinity environment in the Baltic Sea. *Journal of Plankton Research*,
- Rodriguez V., Guerrero F., Bautista B. 1995. Egg production of individual copepods of *Acartia grani* Sars from coastal waters: seasonal and diel variability. *Journal of Plankton Research*, Vol. 17, no 12: 2233 – 2250.
- Schmidt K., Jonasdottir S. 1997. Nutritional quality of two cyanobacteria: How rich is 'poor' food? *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 151: 1 – 10.
- Schmidt K., Kahler P., Bodungen B., 1998. Copepod egg production rates in the Pomeranian Bay (Southern Baltic Sea) as a function of phytoplankton abundance and taxonomic composition. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol. 174: 183 – 195.
- Schmidt K., Koski M., Engström-Öst J., Atkinson A. 2002. Development of Baltic Sea zooplankton in the presence of a toxic cyanobacterium: a mesocosm approach. *Journal of Plankton Research*, Vol 24, Number 10: 979 – 992.
- Simm M. 1995. Zooplankton in the northeastern part of the Gulf of Riga. *Ecosystem of the Gulf of Riga Between 1920 and 1990*. Ojaveer E. (ed.). Estonian Academy Publishers, Tallin: 175 – 187.
- Sivonen K., Kononen K., Carmichael W. W., Dahlem A. M., Rinehart K. L., Kiviranta J., Niemelä S. I. 1989. Occurrence of the hepatotoxic cyanobacterium *Nodularia spumigena* in the Baltic Sea and structure of the toxin. *Appl. Environ. Microbiol.*, 55: 1990 – 1995.
- Skuja H. 1924. Mērsraga – Ragaciema piekrastes algas. *Acta Univ. Latviensis*, Vol. 10: 337 – 392.
- Skuja H. 1926. Vorarbeiten zur einer Algenflora von Lettland, 3. *Acta horti Bot. Univ. Latviensis*, Vol. 1.
- Smetacek V. 1980. Zooplankton standing stock, copepod faecal pellets and particulate detritus in Kiel Bight. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 11: 477 – 490.
- Strom S. L., Benner R., Ziegler S., Dagg M. J. 1997. Planktonic grazers are a potentially important source of marine dissolved organic carbon. *Limnol. Oceanogr.* 42: 1364 – 1374.
- Støttrup J., Jensen J. 1990. Influence of algal diet on feeding and egg production of the calanoid copepod *Acartia tonsa* Dana. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 141: 87 – 105.
- 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.
- Tenson, J. 1995. Phytoplankton of the Parnu Bay. In *Ecosystem of the Gulf of Riga between 1920 and 1990* (Ojaveer, E., ed.), Estonian Academy of Sciences, 105 – 126.

- Telesh I. V., Alimov A. F., Golubkov S. M. et al. 1999. Response of aquatic communities to anthropogenic stress: a comparative study of Neva bay and the eastern Gulf of Finland. *Hydrobiologia*, 393: 95 – 105.
- Turner J.T., Ianora A., Miralto A., Laabir M., Esposito F. 2001. Decoupling of copepod grazing rates, fecundity and egg-hatching success on mixed and alternating diatom and dinoflagellates diets. *Marine Ecology Progress Series*, 220: 187 – 199.
- Turner J. T. 2002. Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms. *Marine Ecology Progress Series*, 27: 57 – 102.
- Uitto A., Gorokhova E., Välipakka P. 1999. Distribution of the non-indigenous *Cercopagis pengoi* in the coastal waters of the eastern Gulf of Finland. *ICES Journal of Marine Science*, 56, Supplement: 49 – 57.
- Viitasalo M., Vuorinen I., Ranta E. 1990. Changes in crustacean mesozooplankton and some environmental parameters in the Archipelago Sea (Northern Baltic) in 1976-1984. *Ophelia*, 31: 207 – 217.
- Viitasalo M., Katajisto T., Vuorinen I. 1994. Seasonal dynamics of *Acartia bifilosa* and *Eurytemora affinis* (Copepoda: Calanoida) in relation to abiotic factors in the northern Baltic Sea. *Hydrobiologia* 00: 1 – 8.
- Viitasalo M., Rosenberg M., Heiskanen A. S., Koski M. 1999. Sedimentation of copepod fecal pellets in the coastal northern Baltic Sea: where did all the fecal pellets go? *Limnol. Oceanogr.* 44: 1388 – 1399.
- Wassmann P., Hansen L., Andreassen I. J., Riser C. W., Urban-Rich J. 1999. Distribution and sedimentation of faecal pellets on the Nordvestbanken shelf, northern Norway, in 1994. *Sarsia* 84: 239 – 252.
- Witek Z. 1993. Structure and function of marine ecosystem in the Gdansk Basin on the basis of studies performed in 1987. *Marine Biology*, 9: 68 – 76.
- Xu Y., Wang W. X. 2003. Fates of diatom carbon and trace elements by the grazing of a marine copepod. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 254: 225 – 238.
- Боднек В. М. 1954. Зоопланктон средней и южной части Балтийского моря и Рижского залива. Тр. ВНИРО, т. 26, стр.
- Зенкевич Л. А. 1951. Моря СССР их фауна и флора. Москва, 424 с.
- Зенкевич Л. А. 1963. Биология морей СССР. Москва, 739 с.
- Кице М. Р., Лагановская Р. Ю., Берзиня И. Я., 1982. Зоопланктон как биоиндикатор качества воды прибрежной мелководной зоны Рижского залива. Среда и гидробиоценозы Рижского залива. Рига, Зинатне, стр. 167 – 180.

Кице М. Р., 1982. Характер внутригодовых изменений *Eurytemora hirundoides* в β-мезосапробной среде Рижского залива. Среда и гидробиоценозы Рижского залива. Рига, Зинатне, стр. 150 – 166.

Крабб А. И. 1913. Отчет о планктоне, собранном Балтийской экспедицией в июле, августе и ноябре 1909 г. Тр. Балт. экспедиции, СПб, Вып. 2, стр. 103 – 132.

Крабб А. И. 1913. Планктон Балтийского моря экспедиции 1908 г. Тр. Балт. экспедиции, СПб, Вып. 2, стр. 1 – 36.

Лагановская Р. Ю., 1974. Видовой состав зоопланктона Рижского залива. Биология Балтийского моря. Рига, Зинатне, стр. 199 - 217.

Лагановская Р. Ю., Берзиня И. Я., 1979. Летний зоопланктон Балтийского моря в зонах различной трофности и солоности. Изучение и освоение водоемов Прибалтики и Белоруссии. Рига, Зинатне, стр. 157 – 159.

Лагановская Р. Ю., Берзиня И. Я., 1983. Распределение коловраток в открытой части Рижского залива. Биоценозы различных трофических уровней. Рига, Зинатне, стр. 118 – 146.

Лагановская Р. Ю., Берзиня И. Я., 1987. Зоопланктон прибрежной части Балтийского моря, Рижского и Финского заливов и его распределение по условно расграниченным районам. Гидрохимическая и гидробиологическая характеристика и районирование прибрежной части Балтийского моря, Рижского и Финского заливов. Рига, Зинатне, стр. 96 – 163.

Лагановская Р. Ю., Берзиня И. Я., Кице М. Д., 1984. Региональные и локальные особенности распределения зоопланктона Балтийского моря летом 1978 года. Гидробиология Рижского залива. Рига: Зинатне, с. 149 - 215.

Лине Р. Я., 1979. Некоторые наблюдения по плодовитости и циклу развития основных видов зоопланктона Балтийского моря и Рижского залива. В кн.: Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига, с. 3 – 10.

Николаев И. И. 1957. Биологические сезоны Балтийского моря. Тр. Латвийского отделения ВНИРО, т. II, стр. 115 – 140.

Николаев И. И. 1958. О многолетних колебаниях численности балтийской кильки в связи с колебаниями продуктивности планктона. Тр. ВНИРО, т. XXXIV, стр. 133 – 153.

Николаев И. И. 1961а. Краткая количественная характеристика планктона Балтийского моря. Тр. БалтНИРО, Вып. 7, стр. 78 – 98.

Николаев И. И. 1961б. Влияние планктона на распределение салаки и балтийской кильки. Тр. НИИРХ СНХ Латв. ССР, Вып. 3, Рига, стр. 201 – 225.

Николаев И. И. 1963. Вертикальные зоны планктона Балтийского моря. Гидробиология и ихтиология внутренних водоемов Прибалтики, т. 7, стр. 95 – 101.

Николаев И. И., Криевс Х. К. 1957а. Количественная характеристика планктона Балтийского моря в 1955 – 1956 гг. Тр. Латвийского отделения ВНИРО, т. II, стр.

Николаев И. И., Криевс Х. К. 1957б. Продуктивность и условия развития планктона в центральной Бальтике и в Рижском заливе в 1955 – 1956 гг. Тр. Латвийского отделения ВНИРО, т. II, стр. 39 – 83.

Николаев И. И., Криевс Х. К. 1960. Количественная характеристика планктона Балтийского моря в 1957 г. Тр. Латвийского отделения ВНИРО, т. 3, стр.

Николаев И. И., Криевс Х. К. 1961. Количественная характеристика планктона в центральной Бальтики и в Рижского залива в 1957 году. Тр. НИИРХ СНХ Латв. ССР, Вып. 3, Рига, стр. 225 – 273.

Фреймане С. О., 1967. Изучение закономерностей динамики численности зоопланктона Балтийского моря и Рижского залива с применением корреляционного метода. Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига, № 3, стр. 77 – 96.

Фреймане С. О., 1968. Применение дифференциального закона и числовых характеристик распределения для изучения биологии и динамики численности зоопланктона. Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига, № 4, стр. 46 – 60.

Фреймане С. О., Витиня М. П., 1970. Многолетняя и пространственная изменчивость некоторых числовых характеристик представителей зоопланктона Рижского залива. Тр. БалтНИИРХ, Рига, № 4, стр. 53 – 67.

Шурин А. Т. 1953. Донная фауна Рижского залива. Тр. Латвийского отделения ВНИРО, Вып. 1, Рига, стр. 77 – 113.