

LATVIJAS UNIVERSITĀTE



Agnija Skuja

Promocijas darbs
Doctoral Thesis

**Maksteņu kāpuru (Trichoptera) sabiedrību ekoloģija
Latvijas vidēja lieluma ritrāla tipa upēs**

**Caddisfly (Trichoptera) community ecology in the medium-sized
rhythral type streams in Latvia**

**Doktora zinātniskā grāda iegūšanai bioloģijā
Hidrobioloģijas apakšnozarē**

Darba zinātniskais vadītājs: asoc. prof., Dr. biol. **Voldemārs Spuņģis**

Rīga, 2011

Promocijas darbs izstrādāts Latvijas Universitātes Bioloģijas fakultātes Zooloģijas un dzīvnieku ekoloģijas katedrā, Hidrobioloģijas katedrā un Latvijas Universitātes aģentūras “Bioloģijas institūts” Hidrobioloģijas laboratorijā no 2004. līdz 2010. gadam.

Darbs veikts ar Eiropas Sociālā fonda (ESF) finansiālu atbalstu (līguma nr. 2004/0001/VPD1/ESF/PIAA/04/NP/3.2.3.1/0001/0001/0063 un 2009/0138/IDP/1.1.2.1.2/09/IPIA/VIAA/004).



KOPSAVILKUMS

Veikta maksteņu Trichoptera kāpuru sabiedrību telpiskā sadalījuma izpēte Latvijas vidēja lieluma ritrāla tipa upēs, pielietojot hierarhisku paraugu ievākšanas shēmu un piemērotākās statistiskās metodes. Būtiskas atšķirības konstatētas starp īpatņu blīvumu upju augštecēs un lejtecēs. Vislielākā ietekme uz maksteņu sabiedrībām bija lokālajiem faktoriem un sateces baseina lielumam. Reofilās sabiedrības, upju posmos ar oļu un akmens mikrobiotopiem, atšķīrās no sabiedrībām mikrobiotopos ar smalkas frakcijas minerālajiem substrātiem, bagātiem ar detrītu. Galvenais maksteņu barības avots bija perifitons. Maksteņu driftam raksturīga sezonālā dinamika, nav būtiskas atšķirības starp drifta blīvumu diennakts gaišajā un tumšajā periodā. Straujtecēs nenotika būtisks drifta blīvuma pieaugums. Drifts būtiski ietekmē atsevišķu sugu mikroizplatību.

Atslēgas vārdi: makstenes Trichoptera, vidēja lieluma upes, telpiskais sadalījums, mikrobiotopi, drifts

ABSTRACT

Spatial pattern of caddisfly Trichoptera communities was studied in the medium-sized lowland streams in Latvia, using hierarchical sampling design and appropriate statistical methods. Significant difference was found between the abundance in the upper and the lower stream reaches. Local scale factors and catchment area impacted caddisfly communities the most significantly. Reophilous communities, which inhabit various size lithal microhabitats, differed from the communities in the substrates with smaller grain size and rich with detritus. Periphyton was the main food recourse. Caddisfly drift showed the characteristic seasonal dynamics. Diurnal drift dynamic pattern was not found. The riffles did not contribute to the drift density significantly. Drift influenced the microdistribution of particular caddisfly species.

Key words: caddisflies Trichoptera, medium-sized lowland streams, spatial scale, microhabitats, drift

SATURS

| | |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| IEVADS | 6 |
| 1. LITERATŪRAS APSKATS | 12 |
| 1.1. Maksteņu faunas, bioloģijas un funkcionālo grupu raksturojums..... | 12 |
| 1.2. Abiotisko faktoru ietekme uz maksteņu sabiedrībām lotiskajās ekosistēmās..... | 15 |
| 1.3. Maksteņu telpiskais sadalījums mikrobiotopu, upes posmu un baseinu mērogā..... | 20 |
| 1.4. Maksteņu pielietošana bioindikācijā | 21 |
| 1.5. Maksteņu kāpuru drifts..... | 21 |
| 2. MATERIĀLI UN METODEDES..... | 26 |
| 2.1. Maksteņu kāpuru telpiskā sadalījuma izpēte..... | 26 |
| 2.2. Maksteņu kāpuru mikrobiotopu specializācijas izpēte..... | 29 |
| 2.3. Maksteņu kāpuru drifta izpēte..... | 31 |
| 3. REZULTĀTI | 32 |
| 3.1. Maksteņu sabiedrību telpiskais sadalījums upes, upes posma un baseina mērogā un to ietekmējošie vides faktori | 32 |
| 3.2. Maksteņu sabiedrību specializācija mikrobiotopiem | 36 |
| 3.3. Maksteņu kāpuru drifta telpiskā, diennakts un sezonālā dinamika vidēja lieluma upju ritrāla posmos | 46 |
| 4. DISKUSIJA | 52 |
| 4.1. Maksteņu sabiedrību telpiskais sadalījums upes, upes posma un baseina mērogā un to ietekmējošie vides faktori | 52 |
| 4.2. Maksteņu sugu sabiedrību specializācija mikrobiotopiem | 54 |
| 4.3. Maksteņu kāpuru drifta telpiskā, diennakts un sezonālā dinamika vidēja lieluma upju ritrāla posmos | 57 |
| 4.4. Turpmāko pētījumu virzieni..... | 60 |
| 5. SECINĀJUMI | 61 |
| 6. PATEICĪBAS | 64 |
| 7. LITERATŪRAS SARAKSTS | 66 |
| PUBLIKĀCIJAS | 72 |
| I | Influence of environmental factors on the distribution of caddisfly (Trichoptera) communities in medium-sized lowland streams in Latvia |
| II | Biological quality metrics: their variability and appropriate scale for assessing streams |
| III | Microhabitat preference of caddisfly (Trichoptera) communities in a medium-sized lowland stream in Latvia |
| IV | Caddisfly Trichoptera communities in the microhabitats of small streams in Latvia |
| V | Diel, seasonal and spatial drift pattern of the caddisfly (Trichoptera) larvae in two medium-sized lowland streams in Latvia |

IEVADS

Makstenes ir viena no daudzveidīgākajām ūdens kukaiņu kārtām pasaulē (Mackay, Wiggins 1979, Holzenthal et al. 2007, de Moor, Ivanov 2008).

Pateicoties morfoloģiskajai īpatnībai veidot pavedienus, izdalot sekrētu no apakšžokļa dziedzeriem un evolūcijas gaitā izstrādātai uzvedībai veidot “mājiņas” un ķeramtīklus, maksteņu kāpuriem ir izveidojušies daudzveidīgi morfoloģiskie pielāgojumi, tāpēc maksteņu kāpuri spēj ieņemt lielāku ekoloģisko nišu daudzveidību un apdzīvot visdažādāko tipu saldūdens ekosistēmas (Wiggins 2004). Maksteņu kāpuriem raksturīgs arī plašs funkcionālo barošanās tipu spektrs no filtrētājiem līdz plēsējiem (Cummins, Klug 1979, Benke, Wallace 1997).

Maksteņu kāpuri ir būtisks tekošu ūdeņu funkcionālais komponents. Ūdens bezmugurkaulniekiem, un sevišķi maksteņu kāpuriem, ir būtiska ietekme uz vielu aprites cikliem, primāro produkciju, organisko vielu noārdīšanu un substrāta materiālu pārvietošanā (Wallace, Webster 1996). Makstenes ir arī starpposms starp fotosintezējošajiem autotrofiem un plēsējiem, jo makstenes ir nozīmīgs zivju barības avots, piemēram, lašveidīgo zivju mazuļiem (Ruginis 2008), kā arī putniem, piemēram, ūdensstrazdiem (Horváth 2002).

Maksteņu kāpuri plaši tiek pielietoti bioindikācijā, lai raksturotu gan ūdensteču eitrofikācijas pakāpi, gan hidromorfoloģiskās ietekmes (Dohet 2002). Pasaulē ekoloģiskās kvalitātes noteikšanai pielieto arī sugu ekoloģiju raksturojošus parametrus (species traits), piemēram, sugu funkcionālos barošanās tipus, lokomocijas veidus un arī specializāciju mikrobiotopiem. Latvijā šādi indikatori praktiski netiek pielietoti. Lai adekvāti varētu novērtēt upju ekoloģisko kvalitāti pēc makrozoobentosa organismiem, ir jānoskaidro, kāds telpiskais mērogs atbilst šī mērķa īstenošanai (Springe et al. 2006).

Sugu daudzveidība, it īpaši tāda, kas pārstāv dažādas trofiskās grupas, veicina sabiedrību stabilitāti un samazina arī sugu izzušanas iespējas (Mackay, Wiggins 1979). Antropogēnās darbības rezultātā samazinās maksteņu sugu daudzveidība, izmainot arī upju funkcionēšanu. Tāpēc, ir būtiski aizsargāt gan maksteņu sugas, gan to apdzīvotos biotopus.

Galvenās ekoloģisko nišu dimensijas ir telpa, barības avoti un laiks (Mackay, Wiggins 1979), telpiskā sadalījuma izpēte ir fundamentāls ekoloģisko pētījumu virziens. Makrozoobentosa un maksteņu telpiskais sadalījums un specializācija mikrobiotopiem pasaulē ir plaši pētīta, piemēram, Galbraith et al. (2008), Wiberg-Larsen et al. (2000),

Urbanič et al. (2005), taču klimatisko un upju tipoloģisko atšķirību dēļ pētījumu rezultātus nevar pilnībā attiecināt Baltijas ekoreģiona un Latvijas apstākļiem.

Drifta fenomens ir plaši pētīts (piemēram, Waters 1972, Brittain, Eikeland 1988), taču tā mehānisms vēl joprojām nav pilnīgi skaidrs. Driftam ir nozīmīga loma ūdens kukaiņu ekoloģijā, jo, piemēram, tādējādi notiek kāpuru izplatīšanās un jaunu barības avotu meklēšana.

Makstenes, salīdzinot ar citiem ūdens kukaiņiem, Latvijā ir ilgstoši pētītas. O. Kačalova galvenokārt pētījusi maksteņu kāpurus lielajās upēs (Kačalova 1972) un Z. Spuris – pieaugušo maksteņu faunu ezeros (Спурис 1967), taču salīdzinoši maz ekoloģisku pētījumu līdz šim veikts strautos, mazajās un vidēja lieluma upēs un temporālajās ūdenstilpēs. Ritrāla tipa upes ir raksturīgas ar lielu biotopu daudzveidību un heterogenitāti, tās apdzīvo specializētas reofilo ūdens organismu sabiedrības. Upju straujtecēm ir būtiska loma upju pašattīrīšanās procesā un vielu apritē, tās ir īpaši aizsargājams biotops Eiropas Savienībā.

Promocijas darba **mērķis** ir izpētīt maksteņu Trichoptera kāpuru sabiedrības upes sateces baseina, upes, upes posma un mikrobiotopu telpiskajā mērogā, maksteņu drifta struktūru un to ietekmējošos faktoros Latvijas vidēja lieluma ritrāla tipa upēs.

Darbam tika izvirzīti trīs galvenie **uzdevumi**:

1. izpētīt maksteņu telpisko sadalījumu upes posma, upes un upes sateces baseina telpiskajā mērogā, atkarībā no būtiskākajiem vides faktoriem;
2. izpētīt maksteņu sugu sabiedrības mikrobiotopu telpiskajā mērogā, noskaidrojot sugu sabiedrību specializāciju mikrobiotopiem un saistību ar lokālajiem vides faktoriem;
3. izpētīt maksteņu drifta telpisko, sezonālo un diennakts dinamiku, kā arī drifta lomu maksteņu sugu sabiedrību veidošanās procesā.

Aizstāvamās tēzes:

1. Lokālie vides parametri būtiskāk ietekmē vidēja lieluma ritrāla tipa upju maksteņu sabiedrības kā reģionālie faktori un sateces baseina ģeogrāfiskais novietojums Baltijas ekoreģiona Latvijas apstākļos. Upes baseina, upes posma un upes telpiskajam mērogam nav būtiskas ietekmes uz maksteņu taksonu skaitu, kāpuru blīvums būtiski atšķiras tikai upju augštecēs un lejtecēs.

2. Noteiktas maksteņu sabiedrības specializējušās minerālajiem substrātiem ar lielu straumes ātrumu, savukārt, citas – substrātiem ar augstu detrita saturu un relatīvi mazu straumes ātrumu. Lielāka taksonu daudzveidība un mazāka maksteņu īpatņu blīvuma izkliede ir stabilos, heterogēnos mikrobiotopos ar lielu straumes ātrumu, lielākām minerālajām daļiņām, detrita, makrofītu un ūdenssūnu substrātiem, salīdzinot ar nestabilajiem akumulācijas mikrobiotopiem lēnos straumes apstākļos.

3. Mikrobiotopiem ar atšķirīgu substrāta sastāvu un straumes ātrumu izdalīti tos raksturojošie maksteņu taksoni. Makstenes, kas apdzīvo mikrobiotopus ar lēnu straumes ātrumu, ir biežāk sastopamas kā reofilās. Dominējošās funkcionālās barošanās grupas – fitofāgi un skrāpētāji, liecina, ka maksteņu kāpuru galvenais barības avots pētītajos upju posmos ir perifitons un mazāk būtisks ir detrits (rupjš un smalks sadalījies organiskais materiāls (CPOM un FPOM)), kas atbilst upes nepārtrauktības principa koncepcijai vidēja lieluma upēm.

4. Maksteņu kāpuru drifta taksonomiskais sastāvs ir līdzīgs dažādās vidēja lieluma rītrāla tipa upēs, bet drifta blīvums ir atšķirīgs. Drifta blīvumam raksturīga sezonālā dinamika, savukārt, diennakts dinamika ir vāji izteikta. Pieaugot straumes ātrumam lejpus straujtecēm, drifta blīvums būtiski nepieaug.

Pētījuma zinātniskā novitāte

Pirmo reizi kompleksi pētītas maksteņu sabiedrības vidēja lieluma upēs atkarībā no biotiskajiem, abiotiskajiem un hidroloģiskajiem faktoriem mikrobiotopu, upes posmu, upju un upju sateces baseinu telpiskajā mērogā Baltijas ekoreģiona Latvijas apstākļos. Noskaidrota sugu specializācija mikrobiotopiem. Noskaidrotas galvenās maksteņu kāpuru drifta sezonālās, diennakts un telpiskās likumsakarības.

Pētījuma praktiskā nozīmība

Rezultātus par maksteņu telpisko sadalījumu upes sateces baseina, upes, upes posma un mikrobiotopu mērogā var pielietot, lai risinātu jautājumus, kas saistīti ar tekošu ūdeņu ekoloģiskās kvalitātes noteikšanu (sevišķi 3. tipa upēm pēc Latvijas virszemes ūdeņu klasifikācijas saskaņā ar ES Ūdeņu Struktūrdirektīvu), izmantojot bentiskos bezmugurkaulniekus, tipoloģisko jautājumu risināšanu ES Ūdeņu Struktūrdirektīvas prasību ieviešanai Latvijā, kā arī makrozoobentosa paraugu ievākšanas un apstrādes standartmetodes izstrādei (ES direktīva 2000). Drifta pētījuma rezultāti ir pielietojami

lašveidīgo zivju mazuļu barošanās ekoloģijas izpētē un mazo HES ietekmes novērtēšanā uz upju makrozoobentosu.

Pētījuma aprobācija

Promocijas darba galvenie zinātniskie rezultāti publicēti piecās publikācijās, arī pārējās trīs publikācijas ir par vidēja lieluma upju ekoloģiju. Pētījuma rezultāti ir ziņoti 19 starptautisku un sešu vietējo konferenču referātos.

Publikācijas

1. **Skuja A.**, Spuņģis V. 2010. Influence of environmental factors on the distribution of caddisfly (Trichoptera) communities in medium-sized lowland streams in Latvia. *Estonian Journal of Ecology*, 59 (3), 197–215.
2. Springe G., Sandin L., Briede A., **Skuja A.** 2006. Biological quality metrics: their variability and appropriate scale for assessing streams. *Hydrobiologia*, 566, 153–172.
3. **Skuja A.** 2010. Microhabitat preference of caddisfly (Trichoptera) communities in a medium-sized lowland stream in Latvia. – In: Majecka K., Majecki J., Morse J. (eds.). *Proceedings of the 13th International Symposium on Trichoptera. Zoosymposia*, 5, (in press).
4. **Skuja A.** 2005. Caddisfly Trichoptera communities in the microhabitats of small streams in Latvia. *Proceedings of the Internat. Assoc. of Theoretical and Applied Limnology*, Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 29, 1107–1109.
5. **Skuja A.** 2010. Diel, seasonal and spatial drift pattern of the caddisfly (Trichoptera) larvae in two medium-sized lowland streams in Latvia. *Latvijas Entomologs*, 49, 14–27.

Citas publikācijas

- Skuja A.**, Ozoliņš D., Poppels A. 2009. Seasonal and diel pattern of mayfly (Ephemeroptera) drift in Korge stream in Latvia. *Aquatic Insects: International Journal of Freshwater Entomology*, 1744–4152, 31, Issue 1, Supplement 1, 293 – 299.
- Briede A., Springe G., **Skuja A.** 2006. Role of environmental factors in structuring stream biodiversity in Latvia. *XXIV Nordic Hydrological Conference*, Nordic Association for Hydrology, NHP report No. 49, Vingsted, Denmark, 55–63.
- Briede A., Springe G., **Skuja A.** 2005. The influence of hydromorphological feature on the quality of stream in Latvia. *Proceedings of the Internat. Assoc. of Theoretical and Applied Limnology*, Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 29, 1075–1079.

Konferences

Tēzes starptautiskās konferencēs

- Skuja A.**, Ozoliņš D. Macroinvertebrate drift in the lowland streams in Latvia. – In: IXth European Congress of Entomology, 22–27 August, 2010, Budapest, Hungary, Programme and Book of Abstracts, 98.
- Skuja A.**, Ozolins D., Briede A. 2010. Seasonal and diurnal variation of current velocity in macroinvertebrate drift study in Latvian lowland streams. – In: Hydrology: from research to water management. XVI Nordic Hydrological conference. Nordic association for Hydrology, NHP Report No. 51, August 9–11, 2010, Riga, Latvia, 60.
- Skuja A.** Longitudinal gradient of caddisfly (Trichoptera) species distribution at medium sized lowland streams in Latvia. – In: XXVIII Nordic Baltic Congress of Entomology, Abstract book. 2–7 August, 2010, Birstonas, Lithuania, 70.
- Ozolins D., **Skuja A.** 2010. The seasonal pattern of the macroinvertebrate drift in the Strikupe stream in Latvia. – In: XXVIII Nordic Baltic Congress of Entomology, Abstract book. 2–7 of August, 2010, Birstonas, Lithuania, 61.
- Ozoliņš D., **Skuja A.** 2009. Potential climate change impact on macroinvertebrate drift in Korge stream. – In: 3rd International Conference, Environmental science and education in Latvia and Europe: Education and science for climate change mitigation, conference proceedings, October 23, 2009, Ministry of Environment, Riga, Latvia, 70–71.
- Skuja A.** 2009. Drift and microhabitat preference of caddisflies Trichoptera in Tumsupe stream. – In: 13th International Symposium on Trichoptera, Program & Abstracts. 22–27 June, 2009, Bialowieza, Poland, 34.
- Skuja A.** 2008. Caddisfly Trichoptera community structure in the periphyton of small streams in Latvia. – In: International scientific and practical conference, Book of abstracts, “Fouling and periphyton: theory and practice”, 22–25 October, 2008, St.-Petersburg, Russia, Zoological Institute, RAS, 81.
- Druvietis I., Poppels A., Parele E., **Skuja A.** 2008. Ecological peculiarities of periphytic communities of attached micro- and macro-algae and macroinvertebrates in Latvia's small and medium sized lowland streams. – In: International scientific and practical conference, Book of abstracts, “Fouling and periphyton: theory and practice”, 22–25 October, 2008, St.-Petersburg, Russia, Zoological Institute, RAS, 31.
- Skuja A.**, Ozolins D. 2008. The impact of the environmental factors on the mayfly (Ephemeroptera) drift in the Korge stream in Latvia. – In: International Joint Meeting on Ephemeroptera and Plecoptera, Programme and Abstract Book, 8–14 June, 2008, Stuttgart, Germany, Staatliches Museum für Naturkunde, 80–81.
- Ozolins D., **Skuja A.** 2008. The seasonal dynamics of the mayfly (Ephemeroptera) drift in the Strikupe stream in Latvia. – In: International Joint Meeting on Ephemeroptera and Plecoptera, Programme and Abstract Book, 8-14 June, 2008, Stuttgart, Germany, Staatliches Museum für Naturkunde, 79.
- Skuja A.** 2008. Drift and microhabitat preference of caddisflies Trichoptera in the Tumsupe stream in Latvia. – In: Abstracts of the 50th International Scientific Conference of Daugavpils University, 15–16 May, 2008, Daugavpils University, Daugavpils, Latvia, 5.
- Skuja A.** 2008. Spatial distribution of caddisfly Trichoptera communities in the small streams of Latvia. – In: Entomologisk Tidskrift, 129 (4), Evolutionary Biology Centre, Uppsala, Sweden, July 29 – August 4, 2007, 234.
- Skuja A.** 2007. Caddisfly Trichoptera drift characterisation in the dominating habitats of small streams in Latvia (preliminary results). – In: Fifth Symposium for European Freshwater Sciences (SEFS 5). Programme and abstracts. Palermo, Italy, 250.
- Briede A., Springe G., **Skuja A.** 2007. High quality stream habitats in Latvia and role of environmental factors for benthic macroinvertebrates. – In: Fifth Symposium for European Freshwater Sciences (SEFS 5). Programme and abstracts. Palermo, Italy, 185.
- Skuja A.** 2005. Caddisfly Trichoptera community structure in the lithal microhabitats of the streams in Latvia. – In: Fourth Symposium for European Freshwater Sciences (SEFS 4). Programme and abstracts. Krakow, Poland, 136.

- Springe G., Sandin L., Briede A., **Skuja A.** 2005. A comparison of different biological quality elements used for assessing the ecological status of streams: the importance of spatial scale variability. – In: Fourth Symposium for European Freshwater Sciences (SEFS 4). Programme and abstracts. Krakow, Poland, 139.
- Skuja A.** 2005. Trophic groups of Caddisfly Trichoptera communities in the lithal microhabitats of the streams in Latvia. – In: 3rd International Conference “Research and conservation of biological diversity in Baltic Region”, University, Daugavpils, Latvia, 2005, 111.
- Skuja A.**, Eglite L., Briede A. 2004. Caddisfly Trichoptera communities in the microhabitats of small streams in Latvia. – In: SIL XXIX Congress, Book of Abstracts, Lahti, Finland, 192.
- Briede A., Springe G. and **Skuja A.** 2004. The influence of hydromorphological features to the quality of rivers in Latvia. – In: SIL XXIX Congress, Book of Abstracts, Lahti, Finland, 66.

Tēzes vietējās konferencēs

- Skuja A.**, Ozoliņš D. 2010. Makrozoobentosa drifta diennakts un sezonālās dinamikas raksturojums Korgē, Strīkupē un Tumšupē. – Latvijas Universitātes 68. Zinātniskā konference, Klimata mainība un ūdeņi, rakstu krājums, Latvijas Universitāte, Rīga, 96–97.
- Druvietis I., Konošonoka I., Ozoliņš D., Parele E., Poppels A., **Skuja A.** 2010. Salacas upes lejteces un tās pieteku perifona īpatnības. – Latvijas Universitātes 68. Zinātniskā konference, Klimata mainība un ūdeņi, rakstu krājums, Latvijas Universitāte, Rīga, 49–52.
- Skuja A.**, 2006. Maksteņu Trichoptera sugu sabiedrības Latvijas mazajās upēs ar atšķirīgu ekoloģisko kvalitāti. – Latvijas Universitātes 64. Zinātniskā konference, Ģeogrāfija, Ģeoloģija, Vides zinātne, referātu tēzes, Rīga, 287–288.
- Skuja A.** 2005. Maksteņu Trichoptera sugu sabiedrības dominējošajos Latvijas mazo upju mikrobiotopos. – Latvijas Universitātes 63. Zinātniskā konference, Ģeogrāfija, Ģeoloģija, Vides zinātne, referātu tēzes, Rīga, 214.
- Briede A., Springe G., **Skuja A.** 2005. Upes vides stāvokļa novērtējums un tā ietekme uz upju kvalitāti. – Latvijas Universitātes 63. Zinātniskā konference, Ģeogrāfija, Ģeoloģija, Vides zinātne, referātu tēzes, Rīga, 18.
- Springe G., Briede A., **Skuja A.** 2005. Vides faktoru ietekme uz upju biocenožu struktūru. – Latvijas Universitātes 63. Zinātniskā konference, Ģeogrāfija, Ģeoloģija, Vides zinātne, referātu tēzes, Rīga, 215.

Promocijas darba struktūra

Promocijas darbs ir tematiski vienota publikāciju kopa, galvenie darba rezultāti izklāstīti piecās publikācijās, kas atspoguļo trīs pētījuma tēmas. Darbā iekļauts arī literatūras apskats.

1. LITERATŪRAS APSKATS

1.1. Maksteņu faunas, bioloģijas un funkcionālo grupu raksturojums

Makstenes ir viena no daudzveidīgākajām ūdens kukaiņu kārtām pasaulē (Mackay, Wiggins 1979, Holzenthal et al. 2007, de Moor, Ivanov 2008). Ziemeļeiropā sastopamas apmēram 250 maksteņu sugas (Solem, Gullefors 1996). Latvijā konstatētas 188 sugas (Spuris 1989), taču varētu būt sastopamas arī citas Ziemeļeiropai raksturīgās sugas.

Makstenes, salīdzinot ar citiem ūdens kukaiņiem, Latvijā ir ilgstoši un detalizēti pētītas. O. Kačalova ir pētījusi maksteņu kāpuru barošanos, maksteņu kāpurus kā zivju barības bāzi ezeros (Kačalova 1953, Kačalova и др.1955) un maksteņu kāpurus lielo upju biotopos (Kačalova 1961, 1972). Z. Spuris ir veicis plašus pieaugušo ezeru maksteņu faunas pētījumus (Спурис 1967) un sastādījis Latvijas maksteņu sugu sarakstu (Spuris 1989). Līdz šim salīdzinoši maz ekoloģisku pētījumu veikts strautos, mazajās un vidēja lieluma upēs. Makstenes kopā ar citiem makrozoobentosa taksoniem tiek pielietotas upju ekoloģiskās kvalitātes noteikšanā, galvenokārt pēc saprobitātes indeksa (Cimdiņš et al. 1995). Analizēts arī maksteņu indivīdu relatīvais blīvums un biomasa, taču mērķtiecīgi maksteņu sabiedrību ekoloģiskie pētījumi Latvijā nav veikti.

Makstenes ir holometaboliski ūdens kukaiņi (Ward 1992), kuru attīstība notiek ar pilnīgo metamorfozi, ietverot četras attīstības stadijas – ola, kāpurs, kūniņa un imago. Kāpura attīstībā izdala piecas attīstības stadijas.

Pateicoties kāpuru fizioloģiskajai īpatnībai veidot pavedienus, izdalot sekrētu no apakšžokļa apakšlūpas dziedzeriem un veidot ķeramtīklus, slēptuves vai „mājiņas” jeb makstis no organiskas un neorganiskas izcelsmes materiāliem, maksteņu kāpuriem evolūcijas gaitā ir izveidojušies daudzveidīgi morfoloģiskie pielāgojumi. Tāpēc, piemēram, atšķirībā no viendienīšu Ephemeroptera un strauteņu Plecoptera kāpuriem, maksteņu kāpuri spēj ieņemt lielāku ekoloģisko nišu daudzveidību un apdzīvot visdažādāko tipu saldūdens ekosistēmas (Wiggins 2004), piemēram, aukstūdens strautus, lielās upes, purvainus mitrājus, stāvošu ūdenstilpju piekrastes, ezerus un pat temporālās ūdenstilpes (de Moor, Ivanov 2008).

Mājiņām ir divas galvenās funkcijas – tās pasargā no plēsējiem un palīdz elpošanas procesā, jo kāpurs ar viļņveida kustībām var radīt ūdens plūsmu gar žaunām (Solem,

Gullefors 1996). Mājiņas no minerālajām daļiņām var pasargāt arī no straumes iedarbības. Attīstības cikla laikā daļa maksteņu kāpuru maina mājiņu materiālu, piemēram, *Potamophylax cingulatus* pirmajās attīstības stadijās izmanto lapu diskus, vēlāk koksnes gabaliņus un pašās pēdējās kāpura attīstības stadijās – minerālās daļiņas. Pirmo divu materiālu sastiprināšanai tiek izmantots salīdzinoši mazāks siekalu dziedzeru sekrēta daudzums un asimilēto enerģiju kāpuri var patērēt straujākai augšanai, taču minerālo daļiņu sastiprināšanai nepieciešams ievērojami lielāks enerģijas daudzums, jo, līdz ar maksteņu kāpuru ķermeņa izmēra pieaugumu, tām jāiztur lielāks spiediens. Kāpuri ar lapu mājiņām, nokļūstot uz minerālā substrāta, ir vairāk pakļauti zivju plēsonībai (Otto, Svensson 1980).

Cummins un Klug (1979) definēja ūdens bezmugurkaulnieku funkcionālās barošanās grupas, kas balstītas uz to mutes orgānu morfoloģiju un barošanās uzvedību. Tās labi raksturo bezmugurkaulnieku morfoloģisko un uzvedības kapacitāti, lai barotos ar pieejamajiem barības resursiem. Vēlāk tika izstrādātas arī ar citām sugu īpatnībām (species traits) saistītas grupas vairumam upju bezmugurkaulnieku (Poff 1997), kas atspoguļo funkcionālās sakarības ar būtiskākajiem ietekmējošajiem faktoriem (selective forces), piemēram, upju pārplūšanu vai izžūšanu, lokālajām ietekmēm, temperatūras ekstrēmiem un antropogēno piesārņojumu.

Saskaņā ar upes nepārtrauktības principa koncepciju, mainoties fizikālajiem apstākļiem virzienā no upes iztekas līdz grīvai, mainās arī bentisko bezmugurkaulnieku funkcionālo barošanās grupu (1. tabula) proporcijas. Mazajās upēs un upju iztekās lielāks ir saprofitofāgu īpatsvars, vidustecēs un vidēja lieluma upēs – skrāpētāji, kas pārtiek no perifitona, savukārt lejtecēs un lielajās upēs dominē vācēji-filtrētāji (Vannote et al. 1980). Gaisma un sekundāri – barības vielas un temperatūra lielā mērā ietekmē izmaiņas starp heterotrofiju, kas atkarīga no alohtonā (sauszemes) organiskā materiāla un autotrofiju, kas, savukārt, balstīta uz autohtono (upes) aļģu un makrofītu primāro produkciju. Šo procesu proporcionālais balanss izraisa arī liela mēroga izmaiņas sabiedrību struktūrā (Cummins, Klug 1979).

1. tabula. Maksteņu funkcionālās barošanās grupas (pārveidots pēc Allan 1995, Solem, Gullefors 1996, Moog 1995). Apzīmējumi: CPOM (coarse particulate organic matter - rupjš sadalījies organiskais materiāls) un FPOM (fine particulate organic matter - smalks sadalījies organiskais materiāls)

| Barošanās veids | Barības avots | Barošanās mehānisms | Raksturīgākās maksteņu dzimtas |
|---------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Saprofitofāgi (shredders) | CPOM (kas nav koksnes izcelsmes), galvenokārt lapas, asociētā mikrobiota, sevišķi sēnes | Košļāšana un izalošana (mining) | Limnephilidae, Lepidostomatidae, Beraeidae, Sericostomatidae |
| Grauzēji (shredders/gougers) | Koksnes izcelsmes CPOM un asociētā mikrobiota, sevišķi sēnes; galvenokārt patērē virsējos slāņus | Košļāšana un izalošana | Limnephilidae |
| Filtrētāji-vācēji, kas barojas ar suspensiju (suspension feeders/filterer-collectors) | FPOM un mikrobiota; galvenokārt baktērijas un no substrāta atrautais perifitons ūdens kolonnā | Daļiņu vākšana ar sariņu palīdzību; specializēti filtrēšanas aparāti vai tīkli un sekrēti | Hydropsychidae (veido ķeramītklus), Brachycentridae |
| Skrāpētāji (grazers, scrapers) | Perifitons, sevišķi diatomejas; organiskā mikroplēve | Skrāpēšana un graušana | Psychomyidae, Glossosomatidae, Goeridae |
| Dūrēji (piercers) | Makrofīti, pavedienveida aļģes | Duršana | Hydroptilidae |
| Alotāji (miners) | Makrofīti | Alojuma veidošana augos | Limnephilidae |
| Plēsēji (predators) | Bezmugurkaulnieki | Košana, duršana | Rhyacophilidae, Polycentropodidae, Phrygaenidae (barojas arī ar detrītu), Leptoceridae (varbūt arī visēdājas) |
| Visēdāji (omnivorous) | Dažāds | Dažāds | Molannidae, Odontoceridae |

Pieejamo barību var iedalīt pēc diviem būtiskiem kritērijiem – barības daudzuma un kvalitātes (Peeters et al. 2004). Par viskvalitatīvāko barības resursu upju vidē tiek uzskatīta dzīvnieku izcelsmes barība, salīdzinot ar CPOM, FPOM, UFPOM (ultra fine particulate

organic matter - ultra smalkas organisko vielu daļiņas), perifitonu un makrofītiem (Cummins, Klug 1979). Bezmugurkaulnieki izmanto dažādas stratēģijas, lai kompensētu apēstā substrāta atšķirīgo barības vērtību. Saprofitofāgi un, iespējams, atsevišķi vācēji, specializējas sadalīta organiskā materiāla substrāta patērēšanai, ko kolonizē mikroorganismi, tādējādi patērējot asociētos mikroorganismus un daļēji hidrolizētu (mikrobiāli noārdītu) substrātu. Vācēji, skrāpētāji un fakultatīvie saprofitofāgi palielina zemas kvalitātes barības patēriņa apjomus, lai kompensētu tās zemo uzturvērtību (Cummins, Klug 1979).

Finlay et al. (2002), pētot makstenes atšķirīgos upes posmos Ziemeļkalifornijā, izmantoja stabilo izotopu metodi, atklāja, ka skaitliski dominējošās bezmugurkaulnieku grupas (filtrētāji-vācēji) pārtiek ar aļģēm no lokāliem avotiem, kas atrodas to apdzīvotajās straujtecēs, vai seklos lēni tekošajos (pools) posmos. Turpretī, filtrētāji straujtecēs daļēji barojas ar augšup esošo seklo lēni tekošo posmu aļģu produkciju. Līdzīgi arī plēsēji daļēji pārtiek no konsumentiem, kas barojušies ar aļģēm augšup esošajos sekļajos lēnajos posmos un ar driftu nonākuši straujtecēs, piemēram, driftējošās Baetidae dzimtas viendienītes.

1.2. Abiotisko faktoru ietekme uz maksteņu sabiedrībām lotiskajās ekosistēmās

Substrāts. Tradicionāli tiek uzskatīts, ka tieši substrāts ir galvenais bentisko bezmugurkaulnieku, un tai skaitā arī maksteņu kāpuru, izplatības noteicošais faktors (Ward 1992). Substrāti un mikrobiotopi ir plaši pētīti dažādos aspektos (piemēram, substrātu struktūra, bezmugurkaulnieku specializācija substrātu tipiem, sugu daudzveidības un biomasas atšķirības dažādos substrātu tipos u.c. pētījumu virzieni) gan lauka, gan laboratorijas apstākļos (piemēram, Minshall 1984, Allan 1995, Ward 1992).

Substrātus nav iespējams tik „lineāri” klasificēt kā, piemēram, fizikālos parametrus – straumi, temperatūru un citus (Allan 1995). Substrātus galvenokārt iedala pēc izcelsmes (neorganiskie un organiskie) un arī pēc daļiņu izmēra (2. tabula) (Allan 1995, Ward 1992, Hering et al. 2004), taču dabā šie substrātu tipi pakāpeniski pāriet viens otrā un ir heterogēni.

Substrātu parametru mērīšana ir komplicēta. Graça et al. (2004), analizējot iepriekš veiktos pētījumus, par būtiskākajiem raksturlielumiem atzina substrāta stabilitāti, organiskā materiāla daudzumu substrātā, telpisko heterogenitāti un sedimentu daļiņu lielumu un heterogenitāti.

2. tabula. AQEM (ES 5. Ietvarprogrammas projekts “Eiropas upju integrētās ekoloģiskās kvalitātes novērtēšanas sistēmas izstrāde un testēšana, izmantojot bentiskos bezmugurkaulniekus”) projektā izdalītie mikrobiotopu tipi. Minerālajiem substrātiem lielākais daļiņu izmērs ir noteicošais klasifikācijā (pēc Hering et al. 2004)

| Neorganiskie substrāti | Paskaidrojumi |
|----------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Māls (<6 μm) | nogulumi, smilšmāls, māls (neorganiskais) |
| Smilts / smilts – dūņas (>6 μm-2 mm) | smilts un dūņas |
| Grants (>2 mm-2 cm) | smalka līdz vidēja lieluma grants |
| Oļi (>2-6 cm) | rupja izmēra grants ar mainīgu vidēja lieluma un smalkas grants piejaukumu |
| Oļi (>6-20 cm) | oļi (dūres vai plaukstas lielumā) ar mainīgu grants un smilts piejaukumu |
| Vidēja lieluma akmeņi (> 20-40 cm) | akmeņi ar mainīgu oļu, grants un smilts piejaukumu |
| Lieli akmeņi (>40 cm) | lielo akmeņu virsējā daļa |
| Higropetriskie substrāti | ūdens slānis uz minerālā substrāta |
| Organiskie substrāti | Paskaidrojumi |
| Fitāls | peldoši ceri vai audzes; baktēriju vai sēņu “audzes”, fragmenti; parasti ar detrītu, sūnām vai aļģēm |
| Aļģes | pavedienveida aļģes, aļģu sakopojumi |
| Iegremdētie makrofīti | makrofīti, ieskaitot avotsūnas un mietturaļģes Characeae |
| Helofīti | piem., <i>Typha</i> sp., <i>Carex</i> sp., <i>Phragmites</i> sp. |
| Dzīvās sauszemes augu daļas | smalkas saknes, peldoša piekrastes veģetācija |
| Koksne (ksilāls) | koku stumbri, atmirusi koksne, zari, saknes |
| smalki sadalīties organiskais materiāls (daļiņas) (FPOM) | FPOM sanesumi |
| rupji sadalīties organiskais materiāls (daļiņas) (CPOM) | CPOM sanesumi, piem., koku lapas |
| Notekūdeņu baktēriju apaugumi un sēnes; sapropelis | notekūdeņu baktērijas un sēnes (<i>Sphaerotilus</i> , <i>Leptomitus</i>), sēra baktērijas (piem., <i>Beggiatoa</i> , <i>Thiothrix</i>), dūņas |
| Organiskās dūņas | dūņas un organiskās nogulsnes (pelāls) |
| Sanesas (debris) | organiskā un neorganiskā materiāla sanesas piekrastes zonā, kas radušās, mainoties ūdens līmenim un skalojoties viļņiem, piem., gliemeņu, gliemežu čaulas |

Mikrobiotops. Vēl joprojām notiek diskusijas par “mikrobiotopa” un “mezobiotopa” definīcijām. Pardo un Armitage (1997) mezobiotopus definēja kā subjektīvi vizuāli atšķirīgas upes biotopa vienības, kas atpazīstamas no krasta un kurām raksturīga fizikāla vienveidība. Šim termins apzīmē “mērāmu lielumu” (scalar dimension), ko neapzīmē termins “biotops” un tas ir atšķirams no termina “mikrobiotops”, kas apzīmē, piemēram, lapas galu vai akmens virsmu un no “makrobiotopa”, kas var apzīmēt pat visu upes posmu. Beisel et al. (2000) mezobiotopus definēja kā substrātu tipu kombināciju un straumes ātruma izmaiņu amplitūdu. Bezmugurkaulnieki mezobiotopus potenciāli “uztver”, un tas ir noteicošais faktors autekoloģiskos pētījumos. – Tādējādi, mezobiotops ir tāds upes mērogs, kurā atrodas mikrobiotopus apdzīvojošo organismu sabiedrības. Tomēr daļa pētnieku iepriekš minētos mezobiotopus definē kā mikrobiotopus (piemēram, Allan 1995, Urbanič et al. 2005, Hering et al. 2004). Arī šajā pētījumā tiek lietots termins “mikrobiotops”.

Mikrobiotopa struktūra var saglabāties nedēļām, vai pat gadiem ilgi, savukārt straujteču un lēno posmu (riffles – pools) mija var saglabāties gadu desmitus vai pat simtus (Allan 1995).

Upju substrāti ir neviendabīgi, tiem raksturīga mozaīkveida mainība gan horizontāli, gan vertikāli upes gultnē un tie mainās laika gaitā, atkarībā no straumes tipa izmaiņām (Allan 1995). Upju grunts substrātu telpiskā heterogenitāte ir makrozoobentosa sugu sabiedrību noteicošais faktors. Mozaīkveida struktūra nodrošina lielāku nišu daudzveidību upju bezmugurkaulniekiem (Beisel et al. 2000).

Urbanič et al. (2005) specializāciju mikrobiotopiem saistīja ar maksteņu barošanās tipiem. Līdzīgi, kā citos pētījumos, Urbanič et al. (2005) statistiski būtisku pozitīvu korelāciju atrada starp substrātu daļiņu lielumu un kopējo sugu skaitu un sugu daudzumu un daudzveidību, turpretī dziļumam nebija būtiskas korelācijas ar šiem faktoriem.

Cummins un Lauff (1969) pētījumā par galvenajiem mikroizplatības īpatnību noteicošajiem faktoriem uzskatīja substrāta daļiņu izmēru, barības vielas, straumes ātrumu un citus fizikāli-ķīmiskos parametrus (piemēram, O₂, temperatūru). Iespējams, ka bentiskie bezmugurkaulnieki vienlaicīgi reaģē uz šīm četrām galvenajām vides faktoru kategorijām. Pētījuma rezultāti liecināja, ka daļa no sugām uz vides parametriem reaģēja hierarhiskā secībā. Straume, temperatūra vai ķīmiskie faktori var noteikt makro-izplatību biotopā, bet substrāta daļiņu izmēram vai barības pieejamībai, iespējams, ir primāra ietekme uz mikro-izplatību. Daudzos gadījumos substrāta daļiņu lielums ir kā faktoru “kopsaucējs” bentiskajā upju ekoloģijā. Tādējādi, atbilstība tolerancei vai specializācijai

nosaka vides parametra hierarhisko pozīciju, jo lielāka neatbilstība, jo vides parametrs sugai ir „kritiskāks” (Cummins, Lauff 1969).

Upju hidraulika. Upes straumes hidrauliskās īpašības tradicionāli tiek uzskatītas par būtisku upju fizikālās vides raksturlielumu un var pat tikt pielietotas upju bentosa izplatības zonu noteikšanai pasaules mērogā (Statzner, Higler 1986). Méricoux un Dolédec (2004) secināja, ka bentisko bezmugurkaulnieku specializācija biotopu hidrauliskajām īpašībām ir kā balanss starp enerģijas patēriņu, lai noturētos uz substrāta turbulentajā vidē un ieguvumiem – piegādāto barību un skābekli. Savā pētījumā viņi konstatēja, ka apmēram 70% ievāktu taksonu izplatība bija būtiski saistīta ar novērtētajiem hidrauliskajiem parametriem. Bīdes spriegums (shear stress) un Frūda skaitlis (Froude number) raksturo plūsmas veidu, piemēram, rāma vai turbulenta) bija visbūtiskākie hidrauliskie parametri, turpretī substrāta daļiņu izmēram un grunts virskārtas nelīdzenumam bija mazāka ietekme (Méricoux, Dolédec 2004). Arī Statzner et al. (1988) pierādīja, ka straumes raksturlielumi bezmugurkaulnieku izplatību izskaidro labāk kā substrāts. Brīvā plūsmā vislabākais hidraulikas indikators ir Reinoldsa skaitlis, taču tuvāk upes gultnei rekomendējami ir: bīdes spriegums, bīdes ātrums, viskozā apakšslāņa biezums vai robežslāņa Reinoldsa skaitlis (Statzner et al. 1988).

Ūdens bezmugurkaulniekiem straumes plūsmas tips varētu būt būtiskāks kā straumes ātrums, jo daudzi upju kukaiņi, sevišķi filtrētāji, vairāk reaģē uz straumes veidu, nekā absolūto straumes ātrumu (Urbanič et al. 2005).

Straume. Ar straumes ātrumu saistītie fizikālie faktori, iespējams, ir visbūtiskākie tekošos ūdeņos (piemēram, Statzner, Higler 1986, Statzner et al. 1988, Allan 1995, Poff et al. 1997). Straumes ātrums ietekmē substrāta daļiņu lielumu (Allan 1995). Straumes ātrums kā viens no galvenajiem parametriem tiek izmantots upes posma („biotopa”) vai lielāka mēroga un vidēja lieluma upju ekoloģiskajā klasifikācijā, taču šajos pētījumos ir maz praktisku straumes ātruma mērījumu (Shields et al. 2003).

Dabīgā upes posmā ūdens plūsma ir trīsdimensionāla, katra šķidrums daļiņa var pārvietoties augšup un lejup pa straumi (upes garumā), no viena krasta uz otru (laterāli) un no gultnes uz ūdens virsējiem slāņiem (vertikāli) (Statzner et al. 1988). Taisnā upes posmā vislielākais straumes ātrums ir ūdens kolonnas virsējās slāņos upes vidusdaļā. Tā kā ūdens bezmugurkaulnieki apdzīvo grunts virskārtu, upju ekologi visvairāk pētījuši mikrostraumes režīma ietekmi tuvu upes gultnei (piemēram, Statzner et al. 1988, Waters 1992), šie pētījumi bija ļoti atkarīgi no tehniskajām iespējām (piemēram, Edington 1968).

Hidrauliski “mierīgos” apstākļos (hydraulically smooth) straumei raksturīgs laminārs apakšslānis, ko veido neturbulents ūdens mikroslānis virs grunts virskārtas (Davis, Barmuta 1989 cit. pēc Ward 1992), savukārt hidrauliski “vētrinos” apstākļos (hydraulically rough) pat pie grunts mikrostraume ir turbulenta. Straumes ātrums korelē ar citiem būtiskiem fizikāli ķīmiskajiem parametriem, piemēram, temperatūru, upes gultnes ģeomorfoloģiju un biotopu daudzveidību, un var tikt uzskatīts par sugu izplatību limitējošo faktoru (Poff et al. 1997).

Makstenēm ir raksturīga specializācija noteiktiem straumes apstākļiem, tām ir anatomiski un uzvedības pielāgojumi (Edington 1968). Upju straujtecēs sastopami mikrobiotopi gan ar lielu, gan ar mazu straumes ātrumu, tāpēc daļa lēnāku ūdeņu apdzīvojošo sugu var dzīvot straujtecēs, taču ne otrādi. Notiekot caurplūduma izmaiņām – mainās arī driftējošo organismu skaits (Anderson, Lehmkuhl 1968, Ward 1992).

Daudzi ūdens kukaiņu kāpuri ir atkarīgi no straumes ātruma vai dziļuma, vai arī no abiem faktoriem (Ward 1992). Scott (1958) izdalīja trīs Anglijas maksteņu grupas, pēc to sastopamības atkarībā no straumes ātruma ūdens virsējos slāņos. Viņš atklāja, ka piemērotākie straumes apstākļi atbilst specializācijai mikrobiotopiem un barošanās biotopiem un secināja, ka kāpuri galvenokārt reaģē uz barības piegādi nevis tieši uz straumi (Scott 1958 cit. pēc Ward 1992).

Izmantojot maza izmēra ūdens straumes mērītāju, Edington (1968) varēja izmērīt straumes ātrumu 5-200 cm/s blakus maksteņu kāpuru tīkliem. Viņš atklāja, ka dažādu sugu tīkli ir izvietoti atšķirīgos straumes ātrumos. Piemēram, *Hydropsyche instabilis* ir straujteču suga, kas tīklus veido mikrobiotopos ar lielu straumes ātrumu (15-100 cm/s), turpretī *Plectrocnemia conspersa* ir lēnāk tekošu ūdeņu apdzīvotāja (0-20 cm/s), kas tīklus veido lēni tekošos ūdeņos vai arī straujteču patvērumos.

Temperatūra. Mazām un arī vidēja lieluma upēm ir raksturīgas lielas diennakts temperatūras svārstības, sevišķi ja ir mazs noēnojums, jo mainoties gaisa temperatūrai dienā un naktī, kā arī saules radiācijas absorbcijai dienas laikā, mainās ūdens temperatūra (Allan 1995).

Bentiskajiem bezmugurkaulniekiem ir raksturīga specializācija noteiktiem temperatūras apstākļiem. Temperatūra ietekmē bezmugurkaulnieku aktivitāti, produktivitāti un dzīves ciklus. J.M. Edingtons (1968) secināja, ka, ja arī ir atrasta būtiska korelācija starp organismu izplatību un temperatūru, tas ne vienmēr nozīmē, ka pastāv likumsakarība. Piemēram, upēm, kurās ir zema ūdens temperatūra pateicoties noēnojumam, ir raksturīgi arī citi būtiski parametri – piemēram, ūdenī sakritušas koku

lapas, noēnojumu mīlošas aļģes, un šie faktori ūdens dzīvniekiem var būt būtiskāki kā ūdens temperatūra.

Temperatūras ietekmi uz ūdens bezmugurkaulniekiem vislabāk novērtēt grādu dienās, kas raksturo kumulatīvo temperatūru noteiktā laika periodā (Allan 1995).

Skābeklis. Nepiesārņotos tekošos ūdeņos ūdenī izšķīdušā skābekļa piesātinājums (%) parasti ir tuvu piesātinājumam, tāpēc šādos apstākļos tas nevar būt limitējošais faktors. Taču, ja ir augsta ūdens temperatūra un mazs straumes ātrums, tad skābekļa koncentrācija var būt kritisks vides parametrs (Allan 1995).

1.3. Maksteņu telpiskais sadalījums mikrobiotopu, upes posmu un baseinu mērogā

Upes ir heterogēnas un hierarhiski organizētas ekosistēmas (Frissell et al. 1986, Allan 1995), kas ir vispiemērotākās sistēmas mēroga pētījumiem, jo to biotiskās un abiotiskās īpatnības mainās atkarībā no telpiskā mēroga (Boyero 2003). Telpiskais mērogs, kādā ekosistēma tiek aplūkota, ir būtisks, nosakot, kādi faktori ietekmē tās struktūru (Sandin, Johnson 2004) un funkcijas. Ekoloģisko nišu galvenās dimensijas ir telpa, barības avoti un laiks (Mackay, Wiggins 1979). Maksteņu telpiskais sadalījums ir plaši pētīts dažādos telpiskajos mērogos (piemēram, Urbanič et al. 2005, Galbraith et al. 2008, Wiberg-Larsen et al. 2000). Vairums no pētījumiem saistīti ar sugām specifiskām agregācijas īpatnībām (Schmera 2004).

Tekošus ūdeņus apdzīvo visu dzimtu maksteņu kāpuri, taču daudzu ģinšu un sugu izplatība ir ierobežota upes tecējuma garumā (Mackay, Wiggins 1979).

Makrozoobentosa organismu daudzveidība ir augstāka telpiski heterogēnā vidē, ko veido daudzi substrātu tipi ar izteiktu mozaikveida struktūru, tādejādi, radot bezmugurkaulniekiem lielu ekoloģisko nišu daudzveidību un arī lielāku patvērumu skaitu no plēsējiem (Beisel et al. 2000, Brown 2003).

Abiotiskie faktori biežāk nosaka sugu izplatības un skaita sadalījumu plašākā mērogā. Savukārt, biotisko faktoru, piemēram, konkurences un plēsonības ietekme ir būtiskāka lokālajā telpiskajā mērogā (Levin 1992).

Lokālo un reģionālo faktoru relatīvā ietekme uz sugu izplatību un indivīdu blīvumu un lokālo sugu sabiedrību sastāvu vēl nav pilnībā izpētīta (Poff 1997). Viens no fundamentālās ekoloģijas pamatmērķiem ir saprast, kā specifiski procesi vai limitējošie faktori veido dabā novērotos ekoloģiskos modeļus (Poff 1997).

Poff (1997) uzskata, ka sugas var aprakstīt kā to funkcionālās sakarības ar dažādām biotopu īpatnībām, kas var būt aprakstītas dažādos telpiskajos mērogos un ir hierarhiski organizētas, piemēram, no mikrobiotopu mozaikām līdz sateces baseinam. Atsevišķo telpisko mērogu biotopu īpatnības darbojas kā “filtri”, kas ietekmē varbūtību, ka individuālā suga, kurai ir specifiskas funkcionālās pazīmes (speciess traits), ir lokālās sugu sabiedrības sastāvā.

1.4. Maksteņu pielietošana bioindikācijā

Maksteņu kāpuri plaši tiek pielietoti bioindikācijā, lai raksturotu gan ūdensteču eitrofikācijas pakāpi, gan hidromorfoloģiskās ietekmes, jo, atšķirībā no citām makrozoobentosa grupām, tām ir vairākas priekšrocības. - Piemēram, limitēta pārvietošanās un relatīvi ilgs attīstības cikls, tāpēc viegli integrēt rezultātus telpiskajā un laika mērogā; tām raksturīga kosmopolītiska izplatība, tāpēc var veikt salīdzinošus reģionālos pētījumus; pateicoties lielajam populācijas blīvumam, viegli ievākt reprezentatīvus paraugus un novērtēt izplatību kvantitatīvi (Dohet 2002).

EPT (viendienīšu Ephemeroptera, strauņu Plecoptera un Trichoptera) taksonu skaits un īpatņu skaits bieži tiek pielietots bioindikācijā visā pasaulē un tiek pieņemts, ka pieaugot piesārņojumam, šo taksonu sugu skaits un īpatņu skaits samazinās (piemēram, Hering et al. 2004, Barbour et al. 1999). EPT dzimtu skaits ir iekļauts arī ICMi (Inter-calibration Common Metric index) multimetriskā indeksa sastāvā, kas tiek pielietots ekoloģiskās kvalitātes klašu robežvērtību harmonizēšanai, lai visas ES dalībvalstis „labu ekoloģisko kvalitāti” virszemes ūdeņiem definētu vienādi (Buffagni et al. 2006, ES direktīva 2000).

1.5. Maksteņu kāpuru drifts

Drifts ir upju bezmugurkaulnieku pārvietošanās lejup pa straumi (Waters 1974, Brittain, Eikeland 1988).

Müller 1954. gadā izvirzīja hipotēzi par “kolonizācijas ciklu”, ka amfibiotisko kukaiņu pieaugušie īpatņi lido virzienā augšup pa straumi, lai dētu olas, tādejādi kompensējot kukaiņu kāpuru pārvietošanos lejup pa straumi (Müller 1982). Šo hipotēzi var

attiecināt uz dažām maksteņu sugām, bet pieaugušie kukaiņi vairumam sugu lido vēja virzienā un tiem nav raksturīga “noturīga” pārvietošanās virzienā pret straumi (Elliott 1971a). Augšteču populāciju stabilitāti, neskatoties uz nepārtraukto driftu, dēvē par “upju drifta paradoksu” (Anholt 1995), ko var aplūkot divos dažādos līmeņos - organismu individuālās uzvedības evolūcija un tās būtiskums populācijas līmenī (Kopp et al. (2001). Kopp et al. (2001) apstiprināja to, ka drifta kompensācija ar pieaugušo īpatņu lidošanu augšup pret straumi ir evolucionāri stabila stratēģija, taču populācijas stabilitātes nodrošināšanai kompensācijas lidojums nav nepieciešams, ja vien auglība nav ļoti zema.

Papildus driftu kompensējošais process ir bezmugurkaulnieku pārvietošanās augšup, pretēji straumes virzienam (Kopp et al. 2001). Elliott (1971b) pārvietošanos pa substrātu pretēji straumes virzienam konstatēja atsevišķām maksteņu sugām: *Rhyacophila dorsalis*, *Agapetus fuscipes*, *Hydropsyche instabilis*, *Hydropsyche fulvipes*, *Plectrocnemia geniculata*, *Chaetopteryx villosa*, *Silo pallipes* un *Odontocerum albicorne*, bet nekonstatēja - *Potamophylax cingulatus*, *Drusus annulatus* un *Sericostoma personatum*.

Waters (1972) izdalīja trīs drifta veidus. Vēlāk Brittain un Eikeland (1988) pārskata rakstā izdalīja jau piecus drifta veidus, papildinot ar izplatīšanās un aktīvo driftu. Konstantais (fona) drifts notiek nepārtraukti, neatkarīgi no diennakts perioda, organismiem nejauši atraujoties no substrāta. Tam parasti ir raksturīgs zems blīvums (Brittain, Eikeland 1988). Katastrofiskais drifts parasti tiek saistīts ar lietus periodiem (Anderson, Lehmkuhl 1968), plūdiem, kad lielās caurteces rezultātā substrāts tiek fiziski degradēts; tas vairāk raksturīgs strauji tekošām upēm. Katastrofisko driftu var izraisīt arī pesticīdu izmantošana (Lauridsen, Friberg 2005), paaugstināta ūdens temperatūra un sausums.

Uzvedības driftam raksturīgi divi galvenie aspekti. Pirmkārt, dzīvnieki pārvietojas ar driftu netieši to aktivitātes rezultātā, piemēram, barojoties var zust stabilitāte un straume tos aiznes. Otrkārt, dzīvnieki ūdens kolonnā var iekļūt aktīvi, piemēram, bēgot no plēsēja, šo pēdējo drifta veidu dēvē arī par aktīvo driftu. Izplatīšanās drifts tiek uzskatīts par izplatīšanās metodi, it īpaši jaunām organismu attīstības stadijām tūlīt pēc izšķilšanās. Ar drifta palīdzību organismi var izvairīties no nevēlamām vides apstākļiem un kolonizēt jaunus biotopus. Drifts ir būtisks pārvietošanās procesā starp piemērotajiem biotopiem upēs un ir par pamatu bezmugurkaulnieku mozaīkveida izplatības (patchy distribution) modelim, kas ir tipisks tekošiem ūdeņiem (Brittain, Eikeland 1988).

Drifta sastāvs. Lai arī maksteņu kāpuriem nav raksturīgs vislielākais blīvums driftā (Allan 1995), tomēr tie ir kvantitatīvi nozīmīga drifta sastāvdaļa (Brittain, Eikeland 1988). Visbiežāk no makrozoobentosa organismiem dažādos aspektos pētīts ir viendienšu drifts,

piemēram, Waters (1972), Brittain, Eikeland (1988). Tas izskaidrojams ar viendienīšu lielo īpatņu skaitu drifta paraugos un izteiktu diennakts aktivitātes maiņu. Viendienītes, salīdzinājumā ar maksteņu kāpuriem, ir aktīvākas peldētājas. Makstenes ūdens kolonnā var uzvesties pat kā pasīvas suspendētas daļiņas, līdz straumes ātrums kļūst mazāks (Lancaster et al. 1996).

Drifta mehānisms. Ir veikti pētījumi par to, vai organismi driftā nonāk aktīvā vai pasīvā veidā mainoties hidroloģiskajam režīmam (piemēram, Céréghino et al. 2004). Individīdi ne vienmēr ir spējīgi kontrolēt iekļūšanu driftā, taču vismaz daļai taksonu (piemēram, sānpeldēm *Gammarus* sp. un viendienītēm *Baetis* sp.) drifts vislabāk tiek interpretēts uzvedības kontekstā, kā barības iegūšanas priekšrocības un izvairīšanās no plēsējiem (Allan 1995). Viendienītēm lielais drifta blīvums nakts laikā dažkārt tiek skaidrots ar barošanos (piemēram, Kohler 1985), taču citu pētījumu rezultāti to neapstiprina (piemēram, Wilzbach's 1990). Apkopojot citu pētījumu rezultātus, Ciborowski (1983) ir minējusi, ka organismi driftā nonāk dēļ iekšsugas konkurences, kad ir īpatņu blīvums pārsniedz mikrobiotopa ekoloģisko kapacitāti. Daļā upju fizikālais traucējums un zivju plēsonība samazina īpatņu blīvumu zem šī līmeņa un tāpēc drifts var nebūt atkarīgs no īpatņu blīvuma (Bishop, Hynes 1969 cit. pēc Ciborowski 1983).

Drifta izmaiņas laikā. Makrozoobentosa drifta temporālā struktūra ir labāk izpētīta kā telpiskā struktūra (Boyero, Bosch 2002). Mērenā klimata joslā vismazākais drifta blīvums ir ziemas sezonā (Brittain, Eikeland 1988).

Organismi ūdens kolonnā pavada relatīvi nelielu laika periodu (Allan 1995). Bezmugurkaulnieku driftam kopumā dienas laikā raksturīgs zems, konstants blīvums un tā pieaugums notiek, samazinoties gaismas intensitātei līdz kritiskajam līmenim (Ciborowski 1979). Daudzu pētījumu rezultāti rāda, ka diennakts laikā driftam raksturīgi divi maksimumi – vislielākais drifta blīvums ir raksturīgs diennakts tumšajā laikā, sevišķi tūlīt pēc saulrieta un nedaudz mazāks – pirms saullēkta (Waters 1972, Brittain, Eikeland 1988, Allan 1995).

Maksteņu kāpuri var būt aktīvi gan dienā, gan naktī un aktivitāte var mainīties attīstības cikla laikā. Tomēr vairums maksteņu kāpuru pārsvarā ir aktīvi dienā, tad novērota augstākā drifta intensitāte (Waters 1972), piemēram, Limnephilidae dzimtas makstenes (Brittain, Eikeland 1988). Organismus, kas pārvietojas ar driftu vienādi visā diennakts laikā, apzīmē par “diennakts driftētājiem”, pretstatā tiem, kas driftē galvenokārt diennakts tumšajā laikā (Brittain, Eikeland 1988). Fjellheim (1980) drifta pētījumā Norvēģijas rietumos tika konstatēts, ka plēsīgās brīvdzīvojošās makstenes *Rhyacophila nubila* 1. un 2.

attīstības stadijas kāpuriem raksturīga neitrāla fototakse, taču, jau sākot ar 2. attīstības stadiju, kāpuri ir vairāk aktīvi naktī un pēdējā kāpura attīstības stadijā – izteikti aktīvi naktī.

Īpatņu straujas augšanas periodi parasti atbilst arī lielākam drifta blīvumam. Izmēros lielāki organismi ir vairāk pakļauti straumes iedarbībai (Waters 1972). Lai arī daudzām bezmugurkaulnieku sugām periodisks drifts raksturīgs noteiktā dzīves cikla laikā, tomēr galvenais periodiskā drifta noteicošais faktors varētu būt barības meklēšana (Waters 1972).

Maksteņu kāpuriem augot, līdz ar ķermeņa izmēra palielināšanos, ir jānomet vecā mājiņa un jābūvē jauna. Šādiem kāpuriem bez mājiņas ir jādriftē naktī, lai izvairītos no plēsoņām (Waters 1972).

Lai iniciētu driftu, nepieciešamā gaismas intensitāte ir 0,001-30 lux (Haney et al. 1983 cit. pēc Brittain, Eikeland 1988). Anderson (1966) secināja, ka mēness gaisma samazina nakts drifta intensitāti.

Sugām, kas galvenokārt driftē dienas laikā, temperatūras izmaiņas var ietekmēt drifta aktivitāti, taču tas tomēr nav primārais driftu ietekmējošais faktors (Waters 1972).

Drifta attālums. Drifta attālums ir atkarīgs no sugas, attīstības cikla stadijas, gaismas intensitātes, straumes ātruma, substrāta (ieskaitot veģetācijas blīvumu) un citiem upes raksturlielumiem, piemēram, dziļuma un posmu ar mazu straumes ātrumu klātbūtnes (Elliott 1971a, Brittain, Eikeland 1988). Makrozoobentosa organismiem drifta attālums ir relatīvi īss, no dažiem centimetriem līdz vairākiem metriem. Atsevišķos gadījumos novērots vairākus simtus metru garš drifts. Piemēram, Hildrew un Townsend (1976) veicot eksperimentus, atklāja, ka brīvdzīvojošā makstene *Plectrocnemia conspersa* driftē 5-25 cm. Neves konstatēja, ka spēcīga lietus laikā makstenes var driftēt pat 670 m. Organismu drifta attālums ir atkarīgs no sugas, straumes ātruma un turbulences (Neves 1979 cit. pēc Brittain, Eikeland 1988).

Drifts un upju hidraulika. Abiotiskie faktori visbiežāk tiek uzskatīti par katastrofiskiem, bet biotiskie ir vairāk saistīti ar bezmugurkaulnieku uzvedību (piemēram, attīstības stadijas) (Waters 1972). Tomēr visbūtiskākie faktori, kas ietekmē bentisko faunu, ir upju hidraulika (Statzner, Higler 1986). Konstatēts, ka lielāks organismu blīvums driftā ir tad, kad pieaug caurplūdums vai straumes ātrums, vai arī pretēji – tas samazinās. Atsevišķiem organismiem raksturīgs, ka to drifta blīvums pieaug laikā, kad mainās straumes ātrums. Tas izskaidro faktu, kāpēc lielāks drifta blīvums ir plūdu sākuma, nevis maksimālajā fāzē. Drifta maksimums ir novērots arī samazinoties ūdens plūsmai pēc tās maksimuma (Brittain, Eikeland 1988, Wilcox et al. 2008).

Substrāta ietekme uz driftu. Shearer et al. (2002), apkopojot dažādu pētījumu rezultātus, secināja, ka hidraulika un substrātu heterogenitāte, iespējams, driftu ietekmē netiešā veidā, taču tiešā veidā ietekmē bentisko blīvumu. Stablie substrāti nodrošina patvērumu plūdos un var sekmēt augstu īpatņu blīvumu driftā lokālā mērogā, turpretī nestabilos substrātos raksturīgs zems bezmugurkaulnieku blīvums un līdz ar to mazāks īpatņu skaits no tiem nonāk driftā. Eksperimentāli pētīt plūdu ietekmi uz upju bezmugurkaulniekiem, Robinson et al. (2004) konstatēja, ka vismazākā ietekme bija uz akmens biotopiem (zaudēts tika 43% no īpatņu blīvuma), bet vislielākais īpatņu blīvums tika zaudēts lēni tekošajos posmos (>90%). Savukārt Elliott (2002) atklāja, ka laiks, ko bezmugurkaulnieki pavada driftā, visbūtiskāk bija atkarīgs no diviem faktoriem – ūdens dziļum un substrāta tipa.

Konstatēta pozitīva korelācija starp Reinoldsa skaitli (raksturo lamināru vai turbulentu plūsmu) un tieksmi driftēt (Wilcox et al. 2008). Turbulentas ūdens straumes svārstības var atraut organismus no substrāta, ietekmēt izplatīšanās attālumu un arī sekmēt driftējošo bezmugurkaulnieku atgriešanos uz substrāta upes gultnē (Wilcox et al. 2008).

Zoobentosa blīvuma ietekme uz driftu. Jau drifta pētījumu pirmsākumos tika izvirzīta hipotēze, ka drifts raksturo pārprodukciju, t.i. zoobentosa organismu blīvums pārsniedz biotopa ekoloģisko ietilpību (Brittain un Eikeland 1988). Waters (1972) pieņēma, ka drifts reprezentē pārprodukciju. Tādejādi, ar drifta palīdzību šie organismi tiek “izņemti” no bentosa un ir pieejami augstākiem trofiskajiem līmeņiem, piemēram, driftēdājām zivīm (Allan 1995).

Daudzu sugu īpatņu drifts ir atkarīgs no to populācijas blīvuma, tomēr daļai sugu šāda sakarība nav konstatēta. Labi zināmās atšķirības attīstības stadijās kukaiņu kāpurim, kuri veido tīklus, mājiņas vai trubiņas, vairāk liecina par to, ka drifta blīvums ir atkarīgs no to kāpuru blīvuma (Brittain, Eikeland 1988).

Zivju plēsonības ietekme. Daudz pētījumu veikts par lašveidīgo zivju (vizuālie plēsēji) plēsonības ietekmi uz driftu gan lauka, gan laboratorijas apstākļos. Rezultāti atspoguļo augstu taimiņu barības bāzes variabilitāti. Plēsonība ietekmē drifta struktūru, piemēram, blīvumu, taksonomisko sastāvu, īpatņu attīstības stadijas driftā, telpisko un temporālo struktūru (piemēram, Brittain, Eikeland 1988). Lašveidīgo zivju mazuļi izvēlas biotopus, kur ir visvieglāk driftu „uztvert”; teritorijas lielums un novietojums ir atkarīgs no drifta blīvuma un drifta struktūras ūdens straumē (Waters 1972).

2. MATERIĀLI UN METODES

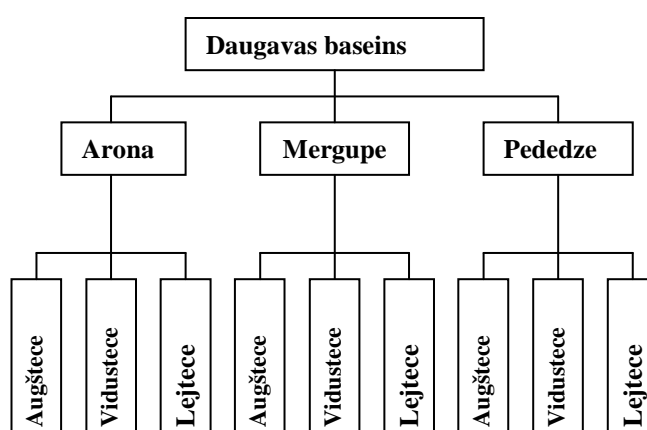
2.1. Maksteņu kāpuru telpiskā sadalījuma izpēte

Paraugu ievākšanas princips. Telpiskā sadalījuma pētījumam materiāls tika ievākts ES 5. Ietvarprogrammas “STAR” (“Upju klasifikācijas standartizācija: struktūras metode dažādu bioloģisko apskatu rezultātu kalibrēšanai atbilstoši ekoloģiskās kvalitātes klasifikācijai, izstrādātai Ūdens Struktūrdirektīvas vajadzībām”) projekta ietvaros pēc hierarhiskas shēmas (Springe et al. 2006) (1. attēls).

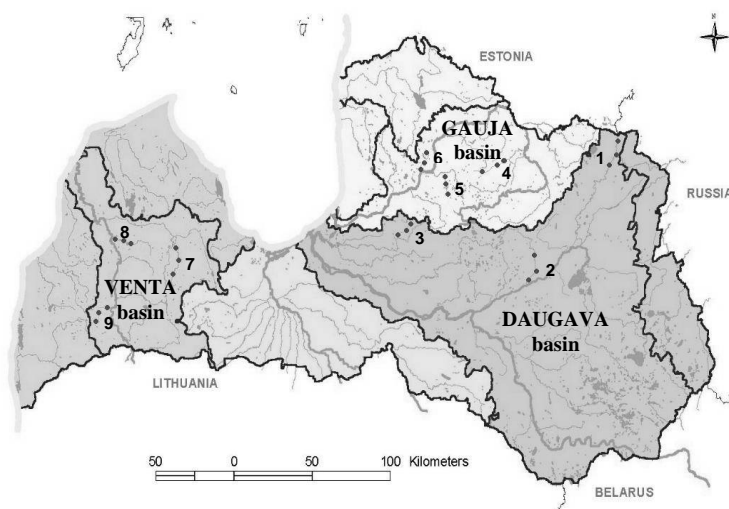
Katrā upes baseinā (Daugavas, Gaujas un Ventas), izvēlētas trīs vidēja lieluma upes (kopējā sateces baseina platība 100–1000 km²) un katrā upē trīs posmi – lejtece, vidustece un augštece (2. attēls).

Paraugu ievākšana un sugu noteikšana. Paraugi ievākti ar Surbera tipa paraugu ievākšanas ierīci (rāmja izmērs 0,25 x 0,25 m, sieta acs izmērs 0,5 mm) proporcionāli mikrobiotopu segumam 100 m garā upes posmā pēc “AQEM” projekta vadlīnijām (AQEM Consortium 2002, Hering et al. 2004).

Maksteņu sugas visos pētījumos noteiktas, izmantojot sekojošus noteicējus: Edington, Hildrew 1995, Solem, Gullefors 1996, Wallace et al. 2003, Waringer, Graf 1997, Лепнева 1964, Лепнева 1966.



1. attēls. Hierarhiskā paraugu ievākšanas shēma (Daugavas baseina piemērs).



2. attēls. Makrozoobentosa paraugu ievākšanas vietas telpiskā sadalījuma pētījumam. Daugavas baseins – Pededze (1), Arona (2), Mergupe (3); Gaujas baseins – Raunis (5), Rauza (4), Strīķupe (6); Ventas baseins – Amula (7), Koja (9), Riežupe (8) (pēc Briede et al. 2006).

Vides parametru noteikšana. Hidroķīmiskās analīzes tika veiktas LU Ģeogrāfijas un Zemes zinātņu fakultātes Vides kvalitātes un monitoringa laboratorijā saskaņā ar standartmetodēm (APHA, AWWA, WEF 1992). Pētītie upju posmi tika aprakstīti pēc “STAR” metodikas lauka protokola (STAR site protocol 2010).

Kanoniskajā korespondentanalīzē (Canonical Correspondence Analyses (CCA)) tika izmantoti trīs grupu vides parametri.

(1) „Lokālie fizikāli-ķīmiskie” parametri: pH, elektrovadītspēja ($\mu\text{S}/\text{cm}$), sārmainība (CO_3^{2-}) (mmol/l), Cl^- (mg/l), NH_4^+ (mg/l), NO_2^- (mg/l), NO_3^- (mg/l), PO_4^{3-} ($\mu\text{g}/\text{l}$), N_{tot} (mg/l), P_{tot} ($\mu\text{g}/\text{l}$), Si (mg/l), kopējā cietība (mgekv/l), BSP_5 (mg/l), temperatūra ($^{\circ}\text{C}$), ūdenī izšķīdušā skābekļa koncentrācija (mg/l).

(2) „Lokālie fizikālie” parametri: morfometriskie un hidroloģiskie parametri – vidējais upes platums (m), vidējais dziļums (m) un vidējais straumes ātrums (m/s); grunts substrātu tipi – smilts (<2 mm) (%), grants (>2 mm-2 cm) (%), oļi (>2 cm-6 cm) (%), oļi (>6 cm-20 cm) (%), akmeņi (>20 cm-40 cm) (%), FPOM (smalkas organiskās daļiņas (fine particulate organic matter)) (%), CPOM (rupjas organiskās daļiņas (coarse particulate organic matter)) (%), koksne (%), iegremdētie makrofīti (%), un makroskopiskās aļģes (%).

(3) „Reģionālie” vides parametri: zemes lietojuma veids sateces baseinā – meži (%), lauksaimniecībā izmantojamās zemes (%), purvi (%), cits zemes lietojuma veids (%); sateces baseina platība (km²), attālums līdz iztekai (km), augstums virs jūras līmeņa (m v.j.l.), caurplūdums (l/s) un kritums (%).

Datu apstrāde. Lai novērstu taksonu “pārklāšanos”, tika pielietoti trīs “taksonomiskās sakārtošanas” (the taxonomic adjustment) principi: sugu apvienošana līdz augstākam taksonomiskajam līmenim; augstāka taksonomiskā līmeņa “atmešana”; līdz ģintij noteikto īpatņu proporcionāla pieskaitīšana līdz sugām noteiktajiem īpatņiem (AQEM Consortium 2002).

Dispersijas analīze (ANOVA) un vidējo aritmētisko salīdzināšana (multiple range test) (Fišera mazākās kritiskās starpības metode (Fisher’s least significant difference (LSD)) pie 95% ticamības intervāla tika pielietota, izmantojot STATGRAPHICS Plus 4.1 programmu, lai noteiktu, vai ir būtiskas atšķirības starp maksteņu kāpuru īpatņu blīvumu (ind. m⁻²) un taksonu skaitu pētīto upju augštecēs, vidustecēs un lejtecēs.

Divvirzienu indikatorsugu analīze (Two-way indicator species analysis (TWINSPAN)) pielietota, lai raksturotu maksteņu sugu sabiedrību struktūru. TWINSPAN analīze tika veikta ar WinTWINS programmu. Pieci dalījuma līmeņi (0, 0,02, 0,05, 0,1 un 0,2) tika izmantoti (Hill, Šmilauer 2005).

Daudzfaktoru ordinācijas analīzēm izmantota Canoco for Windows 4.5 programma (Lepš, Šmilauer 2003). Pirms analīžu veikšanas dati tika log-transformēti un samazināts reti sastopamo taksonu īpatsvars, izmantojot Canoco for Windows 4.5 piedāvātās standartmetodes (ter Braak, Šmilauer 2002).

Detrendētā korespondentanalīze (Detrended Correspondence analysis (DCA)) pielietota, lai noteiktu maksteņu sabiedrību datu gradienta garumu (β daudzveidību). Tā kā gradients bija 3,82 standartnovirzes garš (“pelēkā zona”), korespondentanalīze (Correspondence Analysis (CA)) tika izvēlēta turpmākajām ordinācijas analīzēm (Lepš, Šmilauer 2003).

Lai izpētītu maksteņu sugu sabiedrību datu izkliedi, pielietota kanoniskā korespondentanalīze (Canonical Correspondence Analysis (CCA)) ar trīs izskaidrojošo (predictor) parametru datu kopām – „lokālajiem fizikāli – ķīmiskajiem”, „lokālajiem fizikālajiem un substrāta sastāva” un „reģionālajiem” vides parametriem (Borcard et al. 1992, Galbraith et al. 2008, Sandin, Johnson 2004). Veiktas trīs CCA analīzes – maksteņu īpatņu blīvuma datiem un atsevišķi katrai izskaidrojošo parametru datu kopai.

Lai noteiktu vides parametru statistisko būtiskumu, pielietota automātiskā priekšatlase (forward selection) un Monte Karlo tests (999 permutācijas). CCA analīzes tika atkārtotas tikai ar statistiski būtiskajiem vides parametriem ($p \leq 0,05$). Izskaidrotā datu izkliede (%) aprēķināta, dalot izskaidroto izkliedi (visu kanonisko īpašvērtību summu) ar kopējo izkliedi (total inertia) un reizinot ar 100. Ja tika izmantoti “paskaidrojošie” vides parametri (covariables), no kopējās izkļedes (total inertia) tika atņemta visu īpašvērtību summa, reizināta ar 100 un dalīta ar kopējo izkliedi (total inertia) (Lepš, Šmilauer 2003).

Lai noteiktu katras datu kopas izskaidroto datu izkliedi (%), tika veiktas deviņas pCCA (partial CCA) analīzes ar trīs vides parametru datu kopām (tikai ar statistiski būtiskajiem vides parametriem) kā “paskaidrojošajiem” parametriem (covariables) un pēc tam atskaitot pārējo divu datu kopu kombinēto efektu (Galbraith et al. 2008).

Lai noteiktu būtiskumu starp maksteņu taksoniem un būtiskajiem vides parametriem, kas noteikti pēc CCA analīzēm, papildus izmantotas arī sugu atbildes līknes (species response curves) no CanoDraw for Windows programmas (ter Braak, Šmilauer 2002).

EPT taksonu skaits. EPT taksonu skaits aprēķināts, izmantojot ASTERICS 3.1.1. programmu (Anonymous 2004). Lai noteiktu, vai ir būtiskas indeksa vērtību atšķirības dažādos telpiskajos mērogos, pielietots Zīmju tests (būtiskas atšķirības netika atrastas, ja Exact Sig. (two-tailed) $> 0,05$), izmantojot SPSS 12.0 datorprogrammu (SPSS 2004). Lai raksturotu datu izkliedi, pielietots variācijas koeficients (CV, %) (Liepa 1974).

2.2. Maksteņu kāpuru mikrobiotopu specializācijas izpēte

Paraugu ievākšana 2003. gadā. Paraugi tika ievākti 20 vidēja lieluma upēs (kopējā sateces baseina platība 100 – 1000 km²) 100 m garā posmā, katrā upē piecos dominējošos mikrobiotopu tipos (katrā viens atkārtojums) ar skrāpi, saskaņā ar Latvijas standartmetodi LVS 240: 1999 (Latvijas standartmetodika ... 1999) 2003. gadā (no aprīļa beigām līdz jūnija beigām). Daugavas sateces baseinā paraugi ievākti - Aronā, Kujā, Pededzē, Tumšupē un Vesetā; Gaujas baseinā – Raunī, Rauzā, Strīķupē; Lielupes baseinā – Iecavā un Misā; Rīgas jūras līča mazo upju baseinā – Agē, Ķīšupē, Pēterupē un Vitrupē; Salacas baseinā - Īgē un Korģē. Ventas baseinā - Amulā, Kojā, Lētižā un Riežupē.

Datu apstrāde. Saprobītātes indekss tika aprēķināts (Cimdiņš et al. 1995), lai raksturotu upes posma piesārņojumu ar viegli noārdāmajām organiskajām vielām un Šenona daudzveidības indekss tika aprēķināts, lai raksturotu taksonu daudzveidību.

Hierarhiskā klāsteranalīze (Hierarchical Cluster Analysis) un DCA analīze tika veikta, lai noteiktu maksteņu specializāciju mikrobiotopiem.

Paraugu ievākšana 2005. gadā. Maksteņu kāpuru paraugi tika ievākti trīs Daugavas sateces baseina vidēja lieluma ritrāla tipa upju – Tumšupes, Līčupes un Ķekavas dominējošajos mikrobiotopu tipos (3. tabula). Mikrobiotopa tips tika vizuāli noteikts lauka apstākļos.

3. tabula. Mikrobiotopu tipi, no kuriem ievākti maksteņu kāpuru paraugi Tumšupē 27. maijā, Līčupē 25. maijā un Ķekavā 24. un 26. maijā, 2005. gadā

| Mikrobiotopa tips | Upe | | |
|-------------------------------------------------------------------------------|---------|--------|--------|
| | Tumšupe | Līčupe | Ķekava |
| Grants | x | x | x |
| Oļi (2–6 cm) | x | x | x |
| Oļi (6–20 cm) | x | x | x |
| Akmeņi (20–40 cm) (tekstā >20 cm) | x | x | x |
| Akmeņi (20–40 cm) ar avotsūnas <i>Fontinalis</i> sp. apaugumu (tekstā >20 cm) | x | - | x |
| Iegremdētie makrofīti | x | - | x |
| FPOM | x | x | x |
| CPOM | x | | x |

Paraugi ievākti ar Surbera tipa paraugu ievākšanas ierīci (rāmja izmērs 0,25 x 0,25 m; sieta acs izmērs 0,5 mm). Katrā mikrobiotopa tipā ievākti 5 atkārtējumi, kas analizēti kā atsevišķi paraugi. Katrā paraugu ievākšanas vietā tika mērīts straumes ātrums.

Datu analīze. Netiešā gradienta principiālo komponentu analīze (Principal Component Analysis (PCA) tika veikta Tumšupes maksteņu sabiedrībām mikrobiotopos. Pirms PCA analīzes veikšanas, dati tika log-transformēti ($\ln(Ay+B)$, kur: $A = 1,0$; $B = 1,0$). Ordinācijas analīzes veiktas ar Canoco for Windows 4.5 datorprogrammu (Lepš, Šmilauer 2003). Maksteņu funkcionālie barošanās tipi visām trīs upēm tika aprēķināti ar ASTERICS 3.1.1. programmu (Anonymous 2004). Tumšupes, Līčupes un Ķekavas maksteņu sabiedrībām veikta kopīga divvirzienu indikatorsugu analīze (TWINSPAN), pirms analīzes dati netika transformēti (Hill, Šmilauer 2005). Datu izkliedes raksturošanai pielietots variācijas koeficients (CV, %) (Liepa 1974).

2.3. Maksteņu kāpuru drifta izpēte

Materiāls ievākts Valsts Pētījumu programmas „Klimata maiņas ietekme uz Latvijas ūdeņu vidi” (KALME), 3. darba paketes „Klimata maiņas ietekme uz iekšējo ūdeņu ekosistēmām un bioloģisko daudzveidību” pētījumu ietvaros.

Paraugu ievākšana. Maksteņu drifta diennakts un sezonālās dinamikas paraugi ievākti 2007. gadā Tumšupē un Korgē leļpus un augšpus straujtecēs posmiem ar trīs drifta tīkliņiem (rāmja izmērs 0,25 x 0,25 cm; tīkla acs izmērs 0,5 mm), kuri tika iestiprināti substrātā virzienā pret straumi un eksponēti 30 minūtes. Katrā sezonā veikts viens paraugu ievākšanas cikls (astoņas reizes diennaktī, ik pēc trīs stundām). Gandrīz visos gadījumos ūdens līmenis nebija augstāks par tīkla rāmi, tādejādi caur katru tīklu plūda ūdens no visas ūdens kolonnas (no substrāta līdz ūdens virsējiem slāņiem).

Vispirms paraugus ievāca leļpus straujtecēs, bet pēc tam – augšpus straujtecēs, lai pētītais posms netiktu fizikāli ietekmēts. Katrs pētītais upes posms tika aprakstīts pēc “STAR” projekta metodikas lauka protokola (STAR site protocol 2010). Pirms katras paraugu ievākšanas ierīces tika izmērīts straumes ātrums ar straumes ātruma mērītāju (Mini current meter, modelis Nr. 1205), dziļums (cm), lai varētu aprēķināt izfiltrēto ūdens apjomu un ūdens temperatūra (°C). Pētītajās vietās dominēja minerālie (akmens, oļu un grants) biotopi.

Datu apstrāde. Drifta blīvums uz 100m³ tika aprēķināts, izmantojot formulu:

$$\text{Drifta} \cdot \text{blivums} = \frac{(n) \cdot (100)}{(t) \cdot (w) \cdot (h) \cdot (v) \cdot (3600s/h)}, \text{ kur: } n - \text{īpatņu skaits, } t - \text{paraugu}$$

ievākšanas ierīces eksponēšanas laiks (h), w – rāmja platums, h – rāmja augstums, v – vidējais straumes ātrums un 3600, lai stundas “izteiktu” sekundēs (Smock 1996).

Lai noteiktu taksonu sastāva līdzību, aprēķināts Sērensena līdzības koeficients:

$$c_s = \frac{2C}{2C + A + B} \cdot 100, \text{ kur: } A \text{ un } B - \text{atbilstošais sugu skaits paraugā } A \text{ un } B, \text{ un } C -$$

kopīgo sugu skaits paraugos (Krebs 1999).

Lai salīdzinātu drifta blīvuma telpiskās atšķirības augšpus un leļpus straujtecēm, pielietots neparametriskais Wilcoxon-Mann-Withney tests (sinonīms Mann-Withney (Wilcoxon) W test) (Dytham 2003), izmantojot STATGRAPHICS Plus programmu.

3. REZULTĀTI

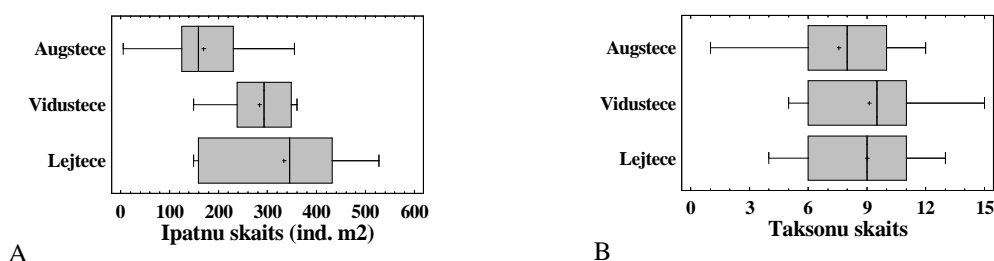
3.1. Maksteņu sabiedrību telpiskais sadalījums upes, upes posma un baseina mērogā un to ietekmējošie vides faktori

Kopā tika noteiktas 73 taksonomiski atšķirīgas vienības (piemēram, dzimtas, ģintis un sugas). Tālākajā datu apstrādē pēc “taksonomiskās sakārtošanas” (taxonomical adjustment) tika izmantotas tikai 28 taksonomiski atšķirīgas vienības, kas pieder 14 dzimtām.

Īpatņu blīvums (ind. m⁻²) mainījās virzienā no iztekas uz grīvu (upes tecējuma gradients). Neņemot vērā upes posmu tipoloģiskās atšķirības, piemēram, dominējošo substrātu tipu, kopumā upju augštecēs bija mazs īpatņu blīvums, vidustecēs – liels, savukārt, lejtecēs īpatņu blīvums mainījās plašās robežās atkarībā no grunts sastāva īpatnībām (3A. attēls).

Pēc dispersijas analīze (ANOVA) rezultātiem, statistiski būtiskas atšķirības bija īpatņu blīvumam (ind. m²) dažādos upju posmos ($F_{0,05}=4,66$; $p=0,02<0,05$). Pēc Fišera mazākās kritiskās starpības metodes (LSD), statistiski būtiskas atšķirības bija starp īpatņu blīvumu augštecēs un lejtecēs, bet nebija – vidustecēs un lejtecēs.

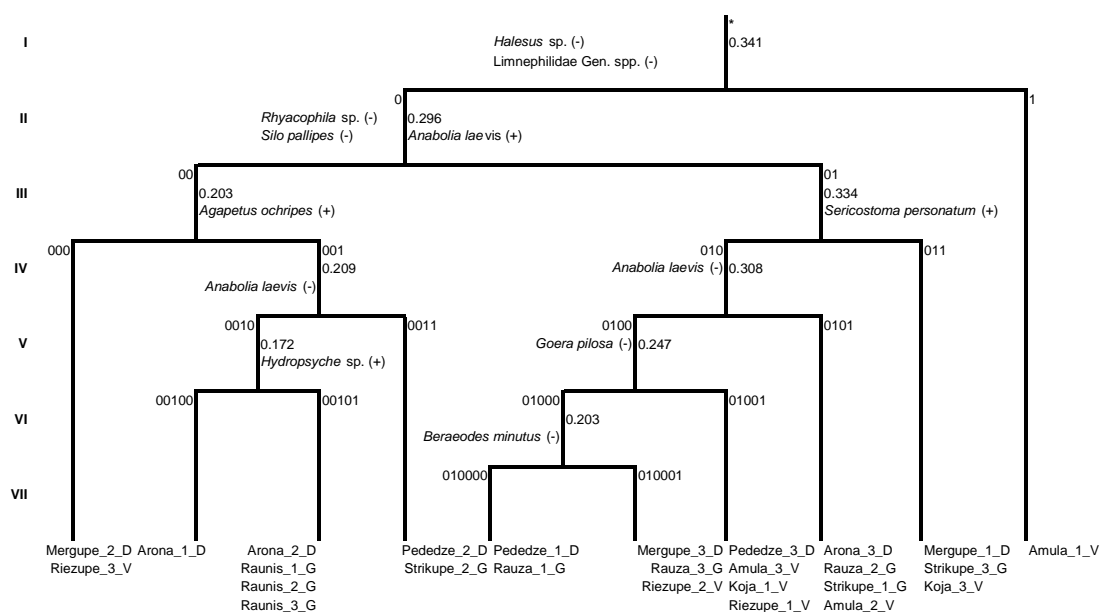
Taksonu skaits būtiski neatšķīrās pētīto upju augštecēs, vidustecēs un lejtecēs ($F_{0,05}=0,57$; $p=0,58>0,05$) (3B. attēls).



3. attēls. Maksteņu īpatņu blīvuma (ind. m⁻²) (A) un taksonu skaita (B) mediānu neparametriskais salīdzinājums (Box-and-Whisker plot) pētīto upju augštecēs (n=9), vidustecēs (n=8) un lejtecēs (n=9) 2003. gada pavasarī. Horizontālās līnijas atspoguļo minimālās un maksimālās vērtības, taisnstūris – 25 līdz 75 percentīles; vertikālās līnijas – mediānas; mazie krustiņi – vidējo.

TWINSpan I dalījuma līmenī Amula_1_V (Amulas augštece) tika atdalīta no pārējiem datiem, jo paraugā tika konstatēta tikai viena maksteņu suga. II dalījuma līmenī ar

(-) indikatorsugām *Rhyacophila* spp., *Silo pallipes* un (+) indikatorsugu *Anabolia laevis* pārējie upju posmi tika iedalīti divās grupās. Pirmajā grupā (00) pārstāvēti upju posmi ar akmens mikrobiotopu (dažāda izmēra oļu un akmeņu) un reofilu sugu dominanci. Otrā grupa (01) raksturo upju posmus, kuros, savukārt, dominēja smalkākas frakcijas minerālie sedimenti, kas bagāti ar dažāda izmēra detrita daļiņām (smilts, grants, CPOM un FPOM). Līdzīgs mikrobiotopu un līdz ar to arī maksteņu sabiedrību sastāvs bija tikai vienas upes (Rauņa) trīs posmos. Pārējo upju posmi tika iekļauti dažādās grupās un arī upes baseinam nebija būtiskas ietekmes uz maksteņu sabiedrību sastāvu (izņēmums *Brachycentrus maculatus*, kas bija sastopama tikai Ventas baseina upēs) (4. attēls).



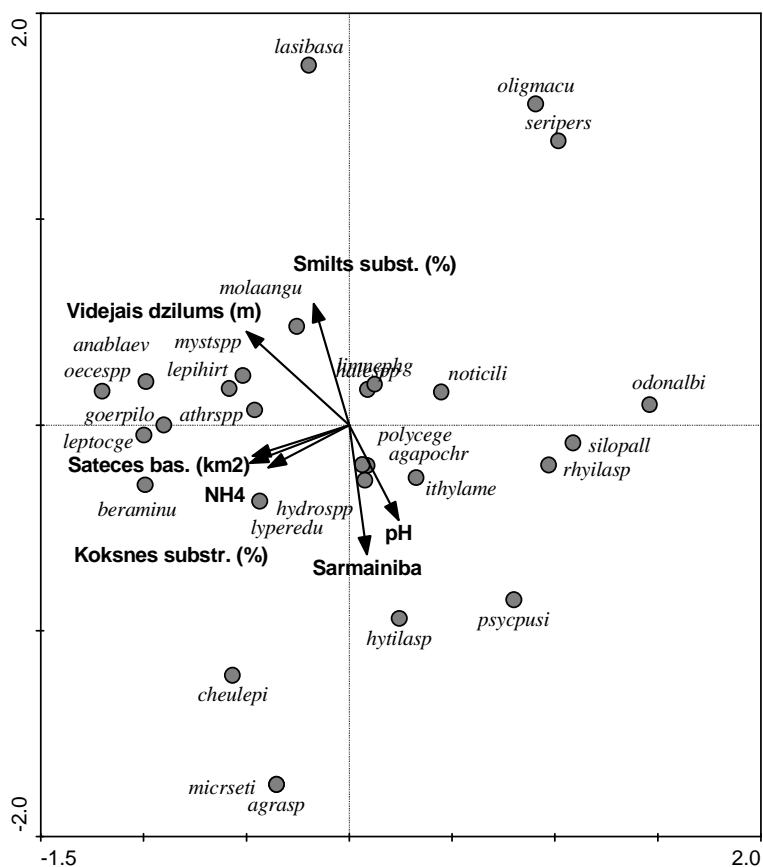
4. attēls. TWINSpan klāsteris maksteņu sabiedrībām pētītajos upju posmos. Katram dalījuma līmenim norādītas īpašvērtības un indikatorsugas. Upju nosaukumos skaitlis “1” apzīmē augšteces, “2” – vidusteces un “3” – lejteces; burts “D” – Daugavas baseins, “G” – Gaujas baseins un “V” – Ventas baseins.

CCA 1. ass (īpašvērtība = 0,239, $F_{0,05} = 2,793$, $p=0,005$) un visas kanoniskās assis ($trace = 0,792$, $F_{0,05} = 2,06$, $p = 0,001$) bija statistiski būtiskas. Statistiski būtiskie ($p \leq 0,05$) parametri – pH, sārmainība un NH_4^+ jonu koncentrācija, vidējais dziļums (m), smilts un koksnes substrāti (%) un sateces baseina lielums (km^2) izskaidroja būtisku daļu (57,56%) no kopējās maksteņu taksonu īpatņu skaita datu izkliedes (5. attēls, 4. tabula).

Maksteņu taksoniem, kas specializējušies depoziicionālajiem mikrobiotopiem, bija būtiskas pozitīvas sakarības ar smilts substrātu un vidējo dziļumu, bet reofilajiem taksoniem, kas apdzīvo seklākas straujteces – negatīvas sakarības (5. attēls).

Sārmainība un pH negatīvi korelē ar smilts substrātu un vidējo dziļumu (5. attēls). Sateces baseina lielums (km^2), NH_4^+ jonu koncentrācija un koksnes substrāts (%) savstarpēji korelē (5. attēls) un ar šiem parametriem būtiskas sakarības bija maksteņu taksoniem, kas apdzīvo ar organisko materiālu bagātus mikrobiotopus.

Hidroķīmiskie parametri un grunts substrāta sastāvs izskaidroja lielāko daļu no kopējās maksteņu sabiedrību datu izkliedes, salīdzinot ar sateces baseina lielumu, kas izskaidroja tikai 4,66%. „Lokālie ķīmiskie – lokālie fizikālie”, „lokālie fizikālie – sateces baseina lielums” un „lokālie ķīmiskie parametri – sateces baseina lielums” dalīja līdzīgu (relatīvi mazu) proporciju no izskaidrotās datu izkliedes. Visas trīs vides parametru grupas kopā izskaidroja lielu daļu no kopējās maksteņu sabiedrības datu izkliedes (4. tabula).



5. attēls. Kanoniskās korespondentanalīzes (CCA) ordinācijas grafiks, kas atspoguļo likumsakarības starp maksteņu īpatņu blīvumu pētītajos upju posmos un statistiski būtiskajiem vides parametriem ($p \leq 0,05$). Sugu nosaukumu saīsinājumi 5. tabulā.

4. tabula. Maksteņu īpatņu skaita un būtisko vides faktoru ($p \leq 0,05$) grupu dalītās kanoniskās korespondentanalīzes (Partial Canonical Correspondence analyses (pCCA)) rezultāti

| Vides parametru grupas | Izskaidrotā datu izkliede (%) | Dalītā izskaidrotā datu izkliede (%) |
|----------------------------------------------------------------|-------------------------------|--------------------------------------|
| Lokālie ķīmiskie | 16,3 | |
| Lokālie fizikālie | 15,68 | |
| Sateces baseina lielums | 4,66 | |
| Lokālie ķīmiskie + lokālie fizikālie | | 3,93 |
| Lokālie ķīmiskie + sateces baseina lielums | | 1,01 |
| Lokālie fizikālie + sateces baseina lielums | | 3,04 |
| Lokālie ķīmiskie + lokālie fizikālie + sateces baseina lielums | | 12,94 |
| Kopējā izskaidrotā datu izkliede | 57,56% | |
| Atlikusī neizskaidrotā datu izkliede | 42,44% | |

5. tabula. Maksteņu Trichoptera taksonu nosaukumu saīsinājumi CCA analīzēm un taksonu īpatņu blīvuma (ind. m^{-2}) minimālās un maksimālās vērtības

| Saīsinājums | Taksona nosaukums | Blīvums (ind. m^{-2}) |
|-------------------------|------------------------------------------------|----------------------------------|
| BERAEIDAE | | |
| beraminu | <i>Beraeodes minutus</i> (Linnaeus 1761) | 3-6 |
| BRACHYCENTRIDAE | | |
| oligmacu | <i>Brachycentrus maculatus</i> (Fourcroy 1785) | 120 |
| micrseti | <i>Micrasema setiferum</i> (Pictet 1834) | 82 |
| GLOSSOSOMATIDAE | | |
| agapochr | <i>Agapetus ochripes</i> Curtis 1834 | 3-77 |
| GOERIDAE | | |
| goerpilo | <i>Goera pilosa</i> (Fabricius 1775) | 2-18 |
| silopall | <i>Silo pallipes</i> (Fabricius 1781) | 4-67 |
| HYDROPSYCHIDAE | | |
| cheulepi | <i>Cheumatopsyche lepida</i> (Pictet 1834) | 4-53 |
| hydrospp | <i>Hydropsyche</i> spp. | 3-70 |
| HYDROPTILIDAE | | |
| agrasp | <i>Agraylea</i> spp. | 5 |
| hytilaspp | <i>Hydroptila</i> spp. | 4-86 |
| ithylame | <i>Ithytrichia lamellaris</i> Eaton 1873 | 10-14 |
| LEPIDOSTOMATIDAE | | |
| lasibasa | <i>Lasiocephala basalis</i> (Kolenati 1848) | 5-19 |
| lepihirt | <i>Lepidostoma hirtum</i> (Fabricius 1775) | 2-154 |
| LEPTOCERIDAE | | |
| athrspp | <i>Athripsodes</i> spp. | 5-139 |
| leptocgen | Leptoceridae gen. sp. | 11-77 |
| mystspp | <i>Mystacides</i> spp. | 5-10 |
| oecespp | <i>Oecetis</i> spp. | 3-10 |

5. tabulas turpinājums

| Saisinājums | Taksona nosaukums | Blīvums (ind. m ⁻²) |
|--------------------------|-----------------------------------------------------|---------------------------------|
| LIMNEPHILIDAE | | |
| anablaev | <i>Anabolia laevis</i> Zetterstedt 1840 | 2-65 |
| halespp | <i>Halesus</i> spp. | 5-82 |
| limnephge | Limnephilidae gen. sp. | 5-182 |
| molaangu | <i>Molanna angustata</i> Curtis 1834 | 3-14 |
| ODONTOCERIDAE | | |
| odonalbi | <i>Odontocerum albicorne</i> (Scopoli 1763) | 4-19 |
| POLYCENTROPODIDAE | | |
| polycege | Polycentropodidae gen. sp. | 5-84 |
| PSYCHOMYIIDAE | | |
| lyperedu | <i>Lype reducta</i> (Hagen 1868) | 5-24 |
| psycypusi | <i>Psychomyia pusilla</i> (Fabricius 1781) | 3-125 |
| RHYACOPHILIDAE | | |
| rhyilaspp | <i>Rhyacophila</i> spp. | 4-120 |
| SERICOSTOMATIDAE | | |
| noticili | <i>Notidobia ciliaris</i> (Linnaeus 1761) | 19 |
| seripers | <i>Sericostoma personatum</i> (Kirby & Spence 1826) | 4-82 |

EPT taksonu skaits. Upes posmu telpiskajā mērogā EPT taksonu skaits variēja būtiskāk kā eitrofikāciju un daudzveidību raksturojošie indeksi. Makstenes bija viena no dominējošajām grupām gan pēc īpatņu blīvuma (maza datu izkliede), gan taksonu skaita. Būtiskas atšķirības bija starp paraugu atkārtojumiem vienā upes posmā, atsevišķos gadījumos arī upju posmu, upju un upju sateces baseinu mērogā. Lielākā telpiskā mērogā EPT taksonu datu izkliede bija mazāka kā lokālā telpiskā mērogā.

3.2. Maksteņu sabiedrību specializācija mikrobiotopiem

2003. gadā pētītajās upēs tika noteiktas 57 taksonomiski atšķirīgas maksteņu taksonomiskās vienības (34 noteiktas līdz sugai, 16 līdz ģintij, sešas līdz dzimtai un viena līdz kārtai). Fizikāli – ķīmiskie parametri atbilda augstai ekoloģiskajai kvalitātei; saprobitātes indekss raksturoja vāju piesārņojumu ar viegli noārdāmajām organiskajām vielām. Šenona daudzveidības indekss lielāko maksteņu taksonu daudzveidību atspoguļoja upju posmos, kuros bija sastopami gan atklāti lēni tekoši posmi, gan noēnoti ritrāla tipa posmi, jo bija sastopamas gan limnofilās, gan reofilās sugas. Taču, vismazākā daudzveidība bija raksturīga upju posmiem ar nestabilajiem smilts un grants mikrobiotopiem. Lielākā taksonu daudzveidība bija raksturīga visbiežāk sastopamajos

akmens (>20 cm) un CPOM mikrobiotopos, kas skaidrojams ar piemērotiem maksteņu kāpuru barošanās un straumes apstākļiem. Taksonu daudzveidība bija atkarīga no mikrobiotopu stabilitātes un telpiskās struktūras.

Lielākais īpatņu blīvums bija raksturīgs CPOM un akmens (>20 cm) mikrobiotopos ar avotsūnu *Fontinalis* sp. apaugumu. *Psychomyia pusilla* bija raksturīga litoreofilajiem mikrobiotopiem. *Hydropsyche* spp. juv. un *Hydroptila* spp. raksturīgas akmens (>20 cm) mikrobiotopiem ar *Fontinalis* sp. apaugumu. *Athripsodes cinereus*, *Athripsodes* spp. un *Chaetopteryx villosa* sastopamas mikrobiotopos ar detrīta akumulāciju. *Halesus digitatus* un *Anabolia laevis* (sinonīms *A. soror*) bija ģenerālisti, kas bija sastopami dažādos mikrobiotopos ar detrīta sanesām.

Tumšupe. Taksonu daudzveidība un īpatņu blīvums mikrobiotopos. 2005. gadā Tumšupē kopā tika konstatētas 36 taksonomiski atšķirīgas vienības, kas pieder 14 dzimtām. Augstākā taksonu daudzveidība bija akmeņu mikrobiotopā ar *Fontinalis* sp. apaugumu, makrofītu un akmeņu (>20 cm) mikrobiotopā. Mazākā taksonu daudzveidība bija grants un FPOM mikrobiotopos. Lielākais vidējais maksteņu blīvums (ind. m⁻²) bija raksturīgs akmeņu (>20 cm), makrofītu un akmeņu (>20 cm) ar *Fontinalis* sp. apaugumu mikrobiotopos, taču vismazākais – grants un FPOM mikrobiotopos. CPOM, makrofītu, akmeņu (>20 cm), FPOM un grants mikrobiotopos raksturīga augsta īpatņu blīvuma datu izkliede (6. tabula).

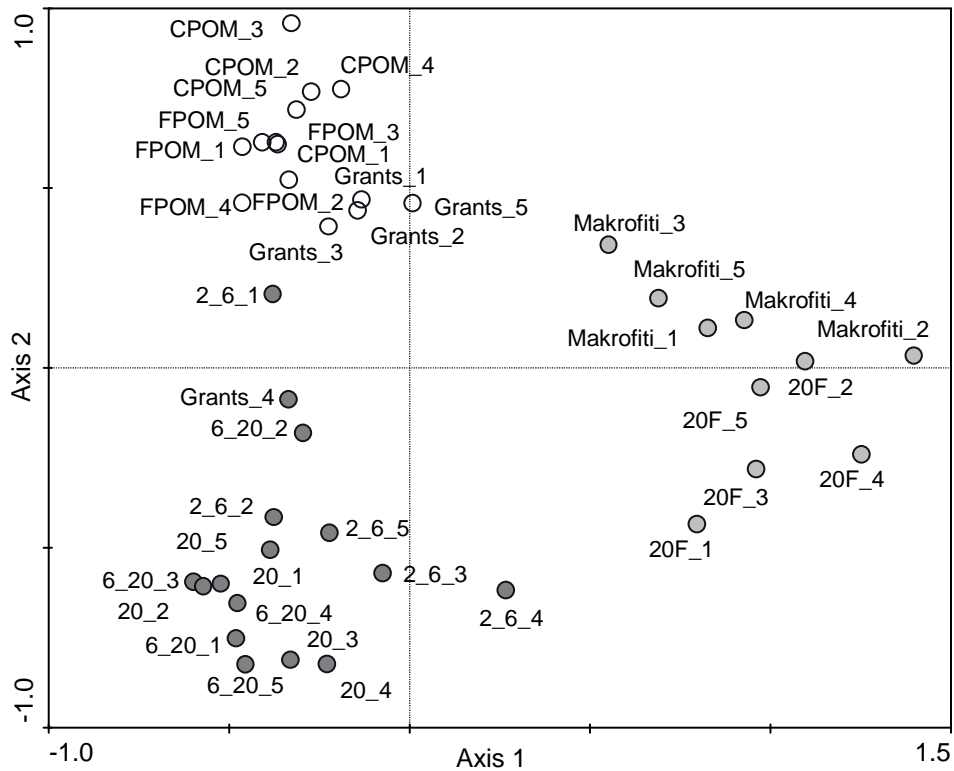
6. tabula. Vidējais maksteņu īpatņu skaits (ind./m²) (n=5), vidējais taksonu skaits un to variācijas koeficients (CV) (%) pētītajos upju mikrobiotopu tipos Tumšupē, Līčupē un Ķekavā 2005. gada maijā

| Upe | Īpatņu skaits | | | | | |
|------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------|----------|-----------------------------------------------|----------|-----------------------------------------------|----------|
| | Tumšupe | | Līčupe | | Ķekava | |
| Mikrobiotopa tips | Vidējais īpatņu skaits (ind./m ²) | (CV) (%) | Vidējais īpatņu skaits (ind./m ²) | (CV) (%) | Vidējais īpatņu skaits (ind./m ²) | (CV) (%) |
| Grants | 188,8 | 54,06 | 3,8 | 95,61 | 16 | 173,21 |
| Oļi (2-6 cm) | 726,4 | 40,84 | 5,2 | 62,91 | 96 | 75,46 |
| Oļi (6-20 cm) | 1014,4 | 33,73 | 8 | 70,16 | 214,4 | 51,33 |
| Akmeņi (>20 cm) | 1888 | 63,83 | 43,6 | 47,74 | 806,4 | 19,42 |
| Akmeņi (>20 cm) ar avotsūnu <i>Fontinalis</i> sp. apaugumu | 1433,6 | 21,10 | | | 2435,2 | 55,69 |
| Makrofīti | 1612,8 | 66,26 | | | 492,8 | 53,86 |
| FPOM | 265,6 | 58,96 | | | 505,6 | 104,52 |
| CPOM | 851,2 | 79,52 | 16 | 112,07 | 1228,8 | 15,74 |

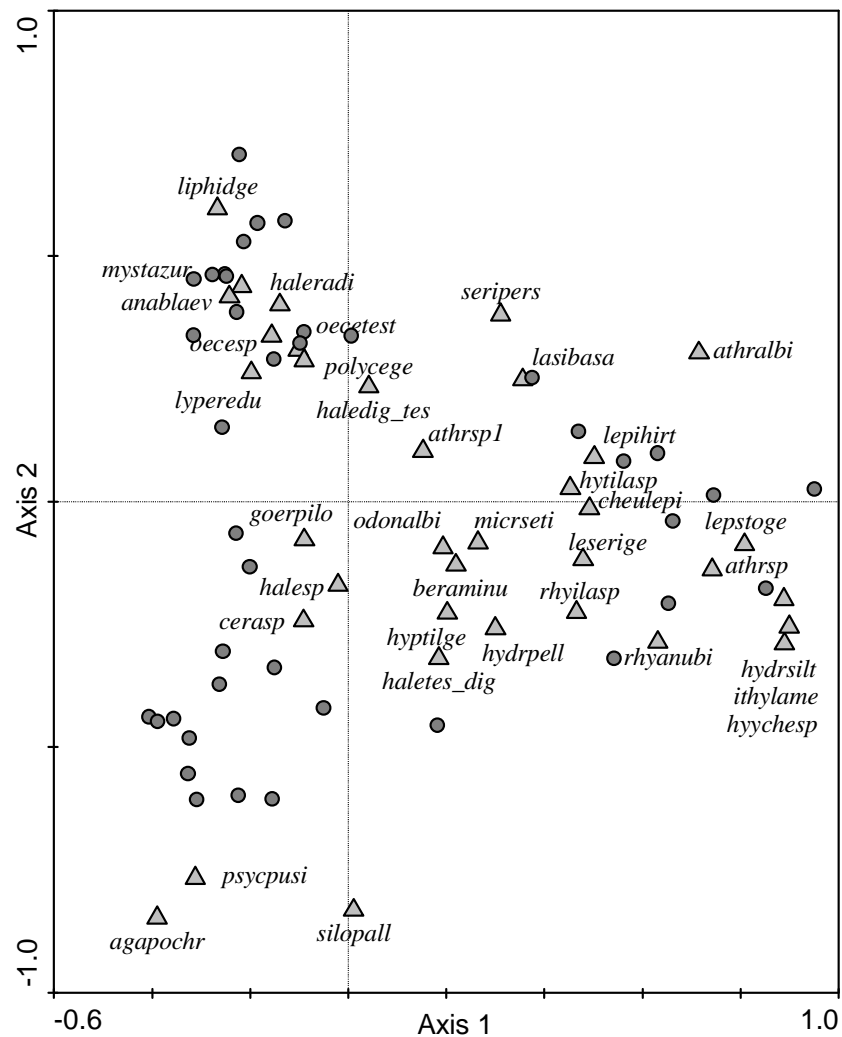
6. tabulas turpinājums

| Taksonu skaits | | | | | | |
|------------------------------------------------------------|------------------------------------------------|----------|------------------------------------------------|----------|------------------------------------------------|----------|
| Upe | Tumšupe | | Līčupe | | Ķekava | |
| Mikrobiotopa tips | Vidējais taksonu skaits (ind./m ²) | (CV) (%) | Vidējais taksonu skaits (ind./m ²) | (CV) (%) | Vidējais taksonu skaits (ind./m ²) | (CV) (%) |
| Grants | 3,2 | 40,75 | 2 | 79,06 | 0,5 | 109,55 |
| Oļi (2-6 cm) | 8,4 | 28,67 | 3 | 47,14 | 3 | 47,14 |
| Oļi (6-20 cm) | 7 | 22,59 | 4,6 | 54,57 | 4 | 39,53 |
| Akmeņi (>20 cm) | 10 | 32,40 | 7 | 33,50 | 7,4 | 12,09 |
| Akmeņi (>20 cm) ar avotsūnu <i>Fontinalis</i> sp. apaugumu | 14 | 22,02 | | | 12,8 | 28,08 |
| Makrofīti | 13,4 | 15,47 | | | 8 | 26,52 |
| FPOM | 5,4 | 16,56 | | | 4,4 | 52,32 |
| CPOM | 7,8 | 42,91 | 6,2 | 61,84 | 9 | 32,39 |

Mikrobiotopu un taksonu ordinācija. PCA ordinācijas analīzes attēls atspoguļoja trīs maksteņu Trichoptera taksonu grupas Tumšupē. Pirmajā bija sagrupētas FPOM, CPOM un grants mikrobiotopu sugas (raksturīgākās bija Limnephilidae gen. sp., *Anabolia laevis* un *Mystacides azurea*), otrajā – oļu (2-6 cm), oļu (6-20 cm), akmeņu (>20 cm) mikrobiotopu sugas (raksturīgākās bija *Agapetus ochripes* un *Psychomyia pusilla*), bet trešajā – makrofītu un akmeņu (>20 cm) ar *Fontinalis* sp. mikrobiotopu sugas (raksturīgākās bija *Ithytrichia lamellaris*, *Hydropsyche siltalai* un *Hydropsyche* spp.) (6. un 7. attēls). Trīs izdalītajām mikrobiotopu grupām raksturīgs atšķirīgs straumes ātrums (8. attēls). Ordinācijas attēlu 1. ass atspoguļo straumes ātruma gradientu, 2. ass saistīta ar detrīta daudzumu mikrobiotopos (6. un 7. attēls).

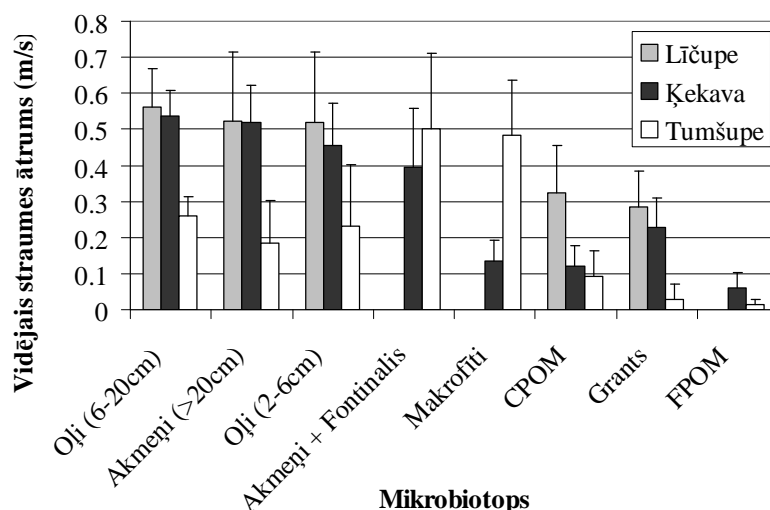


6. attēls. PCA ordinācijas grafiks maksteņu paraugiem astoņos mikrobiotopu tipos Tumsūpē 2005. gada 27. maijā. 1. ass izskaidroja 33,7% un 2. ass – 28,7% no kopējās datu izkliedes. Apzīmējumi: CPOM (rupjš sadalījies organiskais materiāls (coarse particulate organic matter)), FPOM (smalks sadalījies organiskais materiāls (fine particulate organic matter)), grants (<2 cm), iegremdētie makrofīti (Makrofīti), akmeņi (>20 cm) ar avotsūnu *Fontinalis* sp. apaugumu (20F), oļi (2_6) (2-6 cm), oļi (6_20) (6-20 cm), akmeņi (20) (>20 cm).



7. attēls. PCA ordinācijas grafiks maksteņu īpatņu blīvumam astoņos mikrobiotopu tipos Tumsūpē 2005. gada 27. maijā. 1. ass izskaidro 33,7% un 2. ass – 28,7% no kopējās datu izkliedes.

Taksonu nosaukumu saīsinājumi: beraminu – *Beraeodes minutus*, micrset – *Micrasema setiferum*, agapochr – *Agapetus ochripes*, goerpilo – *Goera pilosa*, silopall – *Silo pallipes*, cheulepi – *Cheumatopsyche lepida*, hydrinst – *Hydropsyche instabilis*, hyychesp – *Hydropsyche* spp., hytilasp – *Hydroptila* spp., hyptilge – *Hydroptilidae* gen. sp., ithylame – *Ithytrichia lamellaris*, lasibasa – *Lasiocephala basalis*, lepihirt – *Lepidostoma hirtum*, lepstoge – *Lepidostomatidae* gen. sp., athralbi – *Athripsodes albifrons*, athrsp1 – *Athripsodes* sp.1, athrsp – *Athripsodes* spp., cerasp – *Ceraclea* spp., leserige – *Leptoceridae* gen. sp., mystazur – *Mystacides azurea*, oecesp – *Oecetis* spp., oecetest – *Oecetis testacea*, anablaev – *Anabolia laevis*, haledig_tes – *Halesus digitatus/tesselatus*, haleradi – *Halesus radiatus*, haletes_dig – *Halesus tesselatus/digitatus*, liphidge – *Limnephilidae* gen. sp., odonalbi – *Odontocerum albicorne*, polycege – *Polycentropodidae* gen. sp., lyperedu – *Lype reducta*, psycpusi – *Psychomyia pusilla*, rhyanubi – *Rhyacophila nubila*, rhyilasp – *Rhyacophila* spp. juv., seripers – *Sericostoma personatum*.



8. attēls. Vidējais straumes ātrums (n=5) astoņos pētītajos mikrobiotopu tipos Tumsūpē, Līčupē un Ķekavā 2005. gada maijā. Vertikālās līnijas atspoguļo standartnovirzi.

Funkcionālie barošanās tipi. Līdzīgas barošanās grupas tika atrastas dažāda izmēra oļu un akmens mikrobiotopu paraugos, dominēja fitofāgi un skrāpētāji, un līdzīgs bija arī “krājēju/vācēju” īpatņu skaits. Akmeņu mikrobiotopos ar *Fontinalis* sp. apaugumu, atšķirībā no oļu un akmens mikrobiotopiem bez avotsūnu apauguma, bija raksturīgas četras funkcionālās barošanās grupas, un dominēja pasīvie filtrētāji. Iegremdēto makrofītu un avotsūnu mikrobiotopu maksteņu sabiedrību barošanās grupu tipi bija ļoti līdzīgi. Arī FPOM un CPOM mikrobiotopu barošanās grupu tipi bija savstarpēji līdzīgi, ar saprofitofāgu dominanci. Grants mikrobiotopu funkcionālās barošanās grupas bija līdzīgākas depozicionālajiem mikrobiotopiem, nekā oļu un akmens mikrobiotopiem. Aktīvie filtrētāji netika atrasti (7. tabula).

7. tabula. Maksteņu kāpuru funkcionālie barošanās tipi (vidēji (n=5), (%)) astoņos mikrobiotopu tipos Tumsūpē 2005. gada 27. maijā

| Funkcionālie barošanās tipi | Mikrobiotops | | | | | | | |
|-----------------------------|--------------|-------|-----------------|----------------|---------------|---------------------|-------------------------------------------------------------|-----------------------|
| | FPOM | CPOM | Akmeņi (>20 cm) | Oļi (>6-20 cm) | Oļi (>2-6 cm) | Grants (>2 mm-2 cm) | Akmeņi (>20 cm) ar ūdenssūnu apaugumu <i>Fontinalis</i> sp. | Iegremdētie makrofīti |
| Fitofāgi un skrāpētāji | 18,54 | 21,43 | 69,99 | 69,93 | 66,99 | 13,87 | 39,20 | 42,96 |
| Alotāji | 0 | 0 | 0,08 | 0 | 0 | 0 | 0,07 | 0,18 |
| Ksilofāgi | 0,15 | 4,50 | 0,30 | 0,16 | 0,95 | 0 | 0,60 | 3,02 |
| Saprofitofāgi | 40,41 | 39,97 | 4,15 | 3,03 | 9,67 | 42,41 | 15,71 | 21,63 |
| Krājēji/vācēji | 12,75 | 8,97 | 17,32 | 17,35 | 13,65 | 24,41 | 5,13 | 8,89 |
| Pasīvie filtrētāji | 0 | 0,33 | 2,94 | 3,82 | 2,86 | 0 | 18,06 | 8,46 |
| Plēsēji | 15,86 | 17,19 | 5,23 | 5,33 | 5,88 | 19,31 | 20,75 | 13,92 |

Līčupe. Taksonu daudzveidība un īpatņu blīvums mikrobiotopos. 2005. gadā Līčupē kopā tika konstatētas 20 taksonomiski atšķirīgas vienības. Augstākā taksonu daudzveidība bija akmeņu mikrobiotopā un CPOM mikrobiotopā, savukārt, viszemākā – grants un oļu (2-6 cm) mikrobiotopos (6. tabula).

Vislielākais īpatņu blīvums tika konstatēts akmeņu (>20 cm) mikrobiotopā, kas pētītajā upes posmā bija visstabilākais mikrobiotopu tips. Ļoti mazs īpatņu blīvums raksturīgs bija grants, oļu (2-6 cm) un oļu (6-20 cm) mikrobiotopos. Nedaudz augstāks īpatņu blīvums konstatēts depozicionālajā CPOM mikrobiotopā. Replikātiem raksturīga liela datu izkliede, viszemākā tā bija akmens (>20 cm) mikrobiotopā (6. tabula).

Līčupē, atšķirībā no Tumšupes un Ķekavas, galvenokārt bija sastopami oļu un akmens mikrobiotopi, kas raksturīgi spēcīgas straumes apstākļos. Līdz ar to, likumsakarīgi, ka šajā Līčupes posmā konstatēta reofīlo sugu dominānce. Īpatņu blīvums, salīdzinot ar citām upēm, bija vismazākais.

Funkcionālie barošanās tipi. Grants mikrobiotopos raksturīgi saprofitofāgi un plēsēji. Līdzīgi barošanās tipi raksturīgi arī CPOM konstatētajiem īpatņiem. Akmens mikrobiotopiem galvenokārt raksturīgi īpatņi, kas barojas ar perifītonu (fitofāgi un skrāpētāji), sastopami arī saprofitofāgi, plēsēji, pasīvie filtrētāji un ksilofāgi. Mazs īpatņu īpatsvars, kas apdzīvo to oļu – akmens mikrobiotopu daļu, kur ir relatīvi mazāks straumes ātrums un plūsma, straumes īpatnības, kas nodrošina organiskā materiāla uzkrāšanos (8. tabula).

8. tabula. Maksteņu kāpuru īpatņu (ind. m⁻²) funkcionālie barošanās tipi (vidēji (n=5), (%)) piecos mikrobiotopu tipos Līčupē 2005. gada 25. maijā

| Funkcionālie barošanās tipi | Mikrobiotops | | | | |
|-----------------------------|--------------|---------------|----------------|-----------------|-------|
| | Grants | Oļi (>2-6 cm) | Oļi (>6-20 cm) | Akmeņi (>20 cm) | CPOM |
| Fitofāgi un skrāpētāji | 9,44 | 35,20 | 62,13 | 54,05 | 11,16 |
| Ksilofāgi | 0 | 0,86 | 0,75 | 0,15 | 0 |
| Saprofitofāgi | 28,78 | 23,91 | 5,38 | 3,94 | 42,39 |
| Krājēji/vācēji | 14,22 | 16,54 | 13,95 | 17,04 | 5,36 |
| Pasīvie filtrētāji | 0 | 7,50 | 7,13 | 8,40 | 5,83 |
| Plēsēji | 27,56 | 16,00 | 10,68 | 16,42 | 25,25 |

Ķekava. Taksonu daudzveidība un īpatņu blīvums mikrobiotopos. 2005. gadā mikrobiotopu paraugos pavisam konstatētas 36 taksonomiski atšķirīgas vienības. Vislielākā taksonu daudzveidība raksturīga akmeņu (>20 cm) mikrobiotopā ar avotsūnu

Fontinalis sp. apaugumu, CPOM, makrofītu un akmeņu (>20 cm), mikrobiotopos, bet vismazākā – grants, oļu (2-6 cm), oļu (6-20 cm) un FPOM mikrobiotopos (6. tabula).

Ķekavā, salīdzinot ar Tumšupi un Līčupi, bija raksturīgs vislielākais īpatņu blīvums. Vislielākais īpatņu blīvums konstatēts akmeņu (>20 cm) mikrobiotopā ar avotsūnu *Fontinalis* sp. apaugumu, apmēram divas reizes mazāks īpatņu blīvums – CPOM mikrobiotopā un vēl zemāks – akmens (>20 cm), FPOM un makrofītu mikrobiotopos. Akmens (>20 cm) mikrobiotopam raksturīga viszemākā taksonu skaita un īpatņu blīvuma datu izkliede; neliela ir arī īpatņu blīvuma izkliede CPOM mikrobiotopā, kas liecina par zemu mikrobiotopu replikātu heterogenitāti (6. tabula).

Funkcionālie barošanās tipi. Grants, FPOM un CPOM mikrobiotopos raksturīgs augsts skrāpētāju un saprofitofāgu īpatsvars, kas liecina gan par perifītisko aļģu klātbūtni, gan detrītu. Savukārt, oļu (2-6 cm, 6-20 cm) un akmeņu mikrobiotopos galvenokārt sastopami skrāpētāji, kas barojas ar perifītonu un plēsēji, un tikai oļu (2-6 cm) mikrobiotopā bija liels pasīvo filtrētāju īpatsvars, kam nepieciešama spēcīga straume. Akmeņu ar avotsūnu apaugumu un augu biotopos maksteņu funkcionālo grupu sastāvs līdzīgs oļu un akmeņu funkcionālo grupu sastāvam. Augu mikrobiotopā, atšķirībā no akmeņu-avotsūnu biotopa, bija liels saprofitofāgu īpatsvars, kas liecina par lielāku detrīta saturu (9. tabula).

9. tabula. Maksteņu kāpuru īpatņu funkcionālie barošanās tipi (vidēji (n=5), (%)) astoņos mikrobiotopu tipos Ķekavā 2005. gada 24. un 26. maijā

| Funkcionālie barošanās tipi | Mikrobiotops | | | | | | | |
|-----------------------------|--------------|-------|--------|--------------|---------------|-----------------|-----------------------------------------|-------|
| | FPOM | CPOM | Grants | Oļi (2-6 cm) | Oļi (6-20 cm) | Akmeņi (>20 cm) | Akmeņi (>20 cm) + <i>Fontinalis</i> sp. | Augi |
| Fitofāgi un skrāpētāji | 20,50 | 28,06 | 35 | 28,82 | 42,02 | 37,06 | 38,02 | 18,23 |
| Alotāji | 0 | 0,84 | 0 | 0 | 2,16 | 2,68 | 5,45 | 2,37 |
| Ksilofāgi | 2,70 | 12,22 | 15 | 3,61 | 1,95 | 1,70 | 10,26 | 4,86 |
| Saprofitofāgi | 11,44 | 20,62 | 35 | 4,41 | 1,97 | 1,81 | 9,61 | 16,03 |
| Krājēji/vācēji | 6,14 | 3,72 | 5 | 3,17 | 12,59 | 10,60 | 4,81 | 1,50 |
| Pasīvie filtrētāji | 2,02 | 1,36 | 0 | 34,39 | 11,83 | 11,28 | 11,11 | 7,17 |
| Plēsēji | 6,68 | 7,34 | 10 | 25,61 | 27,48 | 34,88 | 19,75 | 15,07 |
| Cits barošanās tips | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,19 | 0 |

Ritrāla tipa vidēja lieluma upju (Tumšupes, Līčupes un Ķekavas) maksteņu sabiedrības

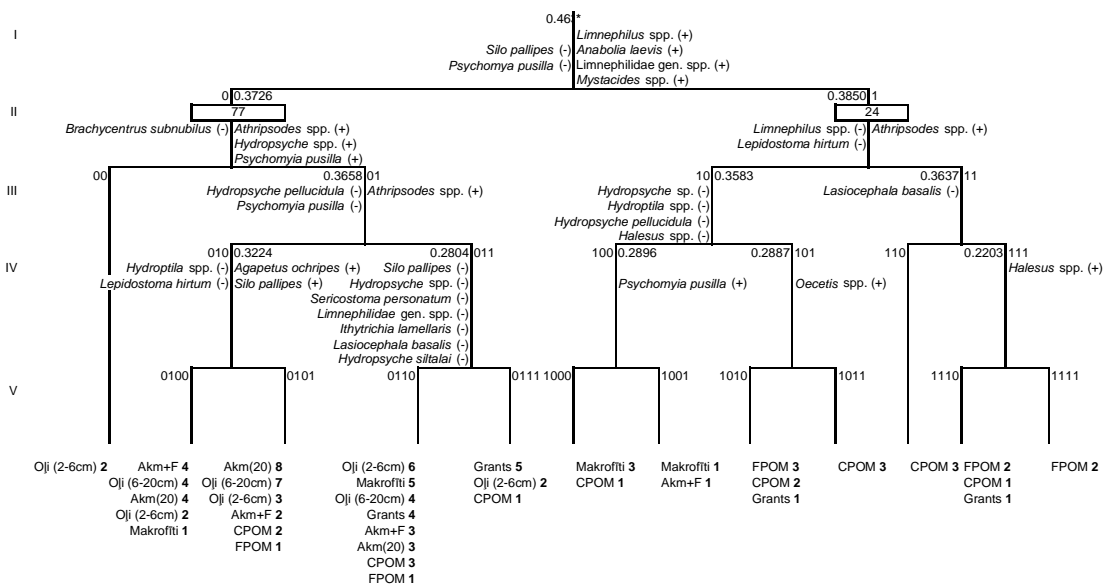
TWINSPAN I dalījuma līmenī pēc maksteņu taksonu taksonomiskā sastāva mikrobiotopi galvenokārt tika sadalīti pēc to specializācijas straumei (straumes ātrumam un straumes veidam) (9. attēls) un detrita saturam mikrobiotopos.

0 grupu galvenokārt raksturo grants, oļu (2-6 cm), oļu (6-20 cm), akmeņu (>20 cm), akmeņu (>20 cm) ar *Fontinalis* sp. apaugumu, makrofītu mikrobiotopi, taču mazs ir CPOM un FPOM īpatsvars.

II dalījuma līmenī tika atdalīta 00 grupa, kuru raksturo mikrobiotopi ar tikai Ķekavā konstatēto *Brachycentrus subnubilus*. 01 grupa III dalījuma līmenī sadalās 010 grupā, kurai raksturīgi mikrobiotopi ar lielāku straumes ātrumu (0100 grupai vidējais straumes ātrums 0,45m/s, CV=33,64%; 0101 grupai vid. straumes ātrums ir 0,39m/s, CV=48,67%) un 011 grupā ar mazāku straumes ātrumu (0110 grupai vid. straumes ātrums ir 0,35m/s, CV=66,91%; 0111 grupai vid. straumes ātrums ir 0,26m/s, CV=69,65%). 0110 un 0111 grupai raksturīga lielāka straumes ātruma izkliede, kā 0100 un 0101 grupai.

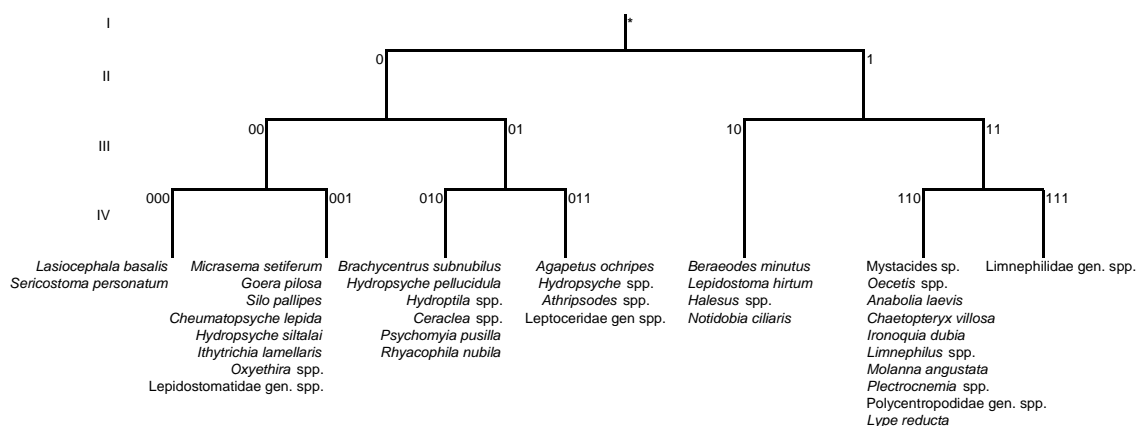
1 grupu raksturo FPOM, CPOM, grants, oļu (2-6 cm) un atsevišķi makrofītu un akmeņu (>20 cm) mikrobiotopi ar *Fontinalis* sp. apaugumu. Grupā ietilpst tikai Ķekavas makrofītu mikrobiotopi (un viens akmeņu (>20 cm) mikrobiotops ar *Fontinalis* sp. apaugumu), kuros, atšķirībā no Tumšupes, raksturīgs neliels straumes ātrums (9. attēls), līdz ar to, notiek substrāta akumulācija.

Spēcīgas straumes apstākļos akmens ar *Fontinalis* sp. apaugumu un makrofītu mikrobiotopus apdzīvo līdzīgas maksteņu sabiedrības, taču, ja straumes ātrums ir relatīvi neliels, makrofītu mikrobiotopus apdzīvojošās maksteņu sabiedrības ir līdzīgākas CPOM un FPOM akumulācijas mikrobiotopu sabiedrībām.



9. attēls. TWINSpan dendrogramma Tumšupes, Līčupes un Ķekavas astoņiem mikrobiotopu tipiem pēc maksteņu sabiedrībām 2005. gada maijā. Mikrobiotopu saīsinājumos pēdējais skaitlis apzīmē klāsterī klasificēto paraugu skaitu.

TWINSpan dendrogrammas (10. attēls) II daļējuma līmenis atspoguļo divas maksteņu sugu sabiedrības vidēja lieluma ritrāla tipa upēs, no kurām viena sastopama galvenokārt minerālajos mikrobiotopos (smilts, grants, oļu (2-6 cm), oļu (6-20 cm), akmens (>20 cm)) un akmens mikrobiotopos ar avotsūnu *Fontinalis* sp. un makrofitu mikrobiotopos ar lielu straumes ātrumu, savukārt otra raksturīga ar detritu bagātos akumulācijas mikrobiotopos (CPOM, FPOM, grants un makrofitu mikrobiotopos ar relatīvi mazu straumes ātrumu). Daļa no sugām, kas barojas ar augu izcelsmes organisko materiālu, var būt sastopamas gan mikrobiotopos ar mazu straumes ātrumu, gan „aizstrāvēs” jeb „patvērumos” mikrobiotopos, kuros raksturīga spēcīga straume, piemēram, *Athripsodes* spp. un *Lepidostoma hirtum*, kas ir dominējošas driftā (skat. 3.3. nodaļa), *Halesus* spp., taču reofilajām sugām straumes ātrums ir viens no izplatību limitējošajiem faktoriem.



10. attēls. TWINSpan dendrogramma Tumšupes, Līčupes un Ķekavas maksteņu taksoniem astoņos mikrobiotopu tipos 2005. gada maijā. 0 grupa - maksteņu sabiedrības minerālajos, avotsūnu *Fontinalis* sp. un makrofitu mikrobiotopos ar spēcīgu straumi; 1 grupa – maksteņu sabiedrības detrita un makrofitu mikrobiotopos ar vāju straumi.

3.3. Maksteņu kāpuru drifta telpiskā, diennakts un sezonālā dinamika vidēja lieluma upju ritrāla posmos

Drifta taksonomiskais sastāvs un ietekmējošie faktori

Maksteņu drifts tika pētīts Tumšupē un Korģē. Tumšupē vidējais dziļums, atšķirībā no vidējās ūdens temperatūras un fotoperioda, sezonāli būtiski nemainījās (10. tabula).

Korģē vidējais dziļums samazinājās mazūdens periodā. Augustā, kad bija viszemākais ūdens līmenis, straumes ātrumu praktiski nebija iespējams izmērīt un tas tika novērtēts kā 0,01 m/s (10. tabula).

10. tabula. Vidējais straumes ātrums, vidējais dziļums, fotoperiods un vidējā ūdens temperatūra augšpus un leļpus straujtecei, 2007. gadā Tumšupē (paskaidrojumi: * n=8, ** n=4) un Korģē

| Tumšupe | | | | | | |
|--------------------------------|----------------------|--------------------|---------------------|--------------------|---------------------|--------------------|
| Parametri | Datums un upes posms | | | | | |
| | 24.-25.05* | | 21.-22.08* | | 30.-31.10** | |
| | Augšpus straujtecei | Leļpus straujtecei | Augšpus straujtecei | Leļpus straujtecei | Augšpus straujtecei | Leļpus straujtecei |
| Vidējais dziļums (m) | 0,21 | 0,25 | 0,23 | 0,23 | 0,23 | 0,25 |
| Vidējais straumes ātrums (m/s) | 0,30 | 0,60 | 0,20 | 0,70 | 0,50 | 1,00 |
| Fotoperiods (h) | 17,0 | | 15,0 | | 9,0 | |
| Vidējā ūdens temperatūra (°C) | 15,3 | | 17,5 | | 8,0 | |
| Korģe | | | | | | |
| Parametri | Datums un upes posms | | | | | |
| | 18.-19.05 | | 7.-8.08 | | 29.-30.09 | |
| | Augšpus straujtecei | Leļpus straujtecei | Augšpus straujtecei | Leļpus straujtecei | Augšpus straujtecei | Leļpus straujtecei |
| Vidējais dziļums (m) | 0,25 | 0,23 | 0,13 | 0,24 | 0,25 | 0,25 |
| Vidējais straumes ātrums (m/s) | 0,40 | 0,50 | 0,01 | 0,01 | 0,30 | 0,50 |
| Fotoperiods (h) | 17,0 | | 16,0 | | 12,0 | |
| Vidējā ūdens temperatūra (°C) | 12,3 | | 19,1 | | 13,0 | |

Tumšupes drifta paraugos tika konstatēta lielāka taksonu daudzveidība kā Korģes drifta paraugos (11. tabula). Kopējā drifta intensitāte būtiski augstāka bija Tumšupē maijā (565 ind./0,5 h) un augustā (227 ind./0,5 h). Oktobrī Tumšupē un septembrī Korģē tā bija relatīvi līdzīga (409 ind./0,5 h Tumšupē un 414 ind./0,5 h Korģē). Korģē drifta intensitāte bija zema gan maijā, gan augustā (39 ind./0,5 h maijā un 29 ind./0,5 h augustā).

11. tabula. Maksteņu kāpuru drifta paraugu taksonomiskais sastāvs Tumšupē un Korģē 2007. gadā

| Taksons | Upes nosaukums un paraugu ievākšanas datums | | | | | |
|---------------------------------------------|---------------------------------------------|------------|------------|------------|----------|------------|
| | Tumšupe | | | Korģe | | |
| | 24.-25.05. | 21.-22.08. | 30.-31.10. | 18.-19.05. | 7.-8.08. | 29.-30.09. |
| BERAEIDAE | | | | | | |
| <i>Beraeodes minutus</i> (Linnaeus 1761) | | | | | | x |
| BRACHYCENTRIDAE | | | | | | |
| <i>Brachycentrus subnubilus</i> Curtis 1834 | | | | | | x |
| ECNOMIDAE | | | | | | |
| <i>Ecnomus tenellus</i> (Rambur 1842) | | x | | | | |
| GOERIDAE | | | | | | |
| Goeridae gen. sp. | | x | x | | | |
| <i>Goera pilosa</i> (Fabricius 1775) | | | x | | x | x |
| <i>Silo pallipes</i> (Fabricius 1781) | x | x | x | | | |
| GLOSSOSOMATIDAE | | | | | | |
| <i>Agapetus ochripes</i> Curtis 1834 | x | x | x | | | x |

11. tabulas turpinājums

| Taksons | Upes nosaukums un paraugu ievākšanas datums | | | | | |
|-----------------------------------------------------|---------------------------------------------|----------------|------------|----------------|----------|------------|
| | Tumšupe | | | Korģe | | |
| | 24.- 25.05. | 21.- 22.08. | 30.-31.10. | 18.- 19.05. | 7.-8.08. | 29.-30.09. |
| HYDROPSYCHIDAE | | | | | | |
| <i>Cheumatopsyche lepida</i> (Pictet 1834) | x | | x | | | |
| <i>Hydropsyche siltalai</i> Doehler 1963 | x | | | | | |
| <i>Hydropsyche pellucidula</i> (Curtis 1834) | x | x | x | | | x |
| <i>Hydropsyche</i> spp. juv. | x | x | x | | x | x |
| <i>Stactobiella risi</i> (Felber 1908) | x | | | | | |
| HYDROPTILIDAE | | | | | | |
| <i>Hydroptila</i> spp. | x | x | | | x | x |
| <i>Ithytrichia lamellaris</i> Eaton 1873 | x | x | x | | | x |
| LEPIDOSTOMATIDAE | | | | | | |
| <i>Lasiocephala basalis</i> (Kolenati 1848) | x | x | x | | | |
| <i>Lepidostoma hirtum</i> (Fabricius 1775) | x | x | x | x | x | x |
| Lepidostomatidae gen. sp. | | x | | | | |
| LEPTOCERIDAE | | | | | | |
| Leptoceridae gen. sp. | | x | | | x | x |
| <i>Athripsodes albifrons</i> (Linnaeus 1758) | x | | x | | | |
| <i>Athripsodes aterrimus</i> (Stephens 1836) | x | | | | | |
| <i>Athripsodes</i> spp. juv. | x | x | x | x | x | x |
| <i>Mystacides</i> spp. juv. | x | x | x | | | x |
| <i>Mystacides azurea</i> (Linnaeus 1761) | x | x | x | | | x |
| <i>Ceraclea</i> spp. juv. | x | | | | | x |
| <i>Oecetis</i> spp. juv. | x | x | x | x | x | x |
| <i>Oecetis testacea</i> (Curtis 1834) | x | | x | x | | |
| LIMNEPHILIDAE | | | | | | |
| <i>Anabolia laevis</i> Zetterstedt 1840 juv. | | | | x | | |
| <i>Glyptotaelius pellucidus</i> (Retzius 1783) | | | x | | | x |
| <i>Halesus tessellatus</i> (Rambur 1842) | x | | | x | | |
| Limnephilidae gen. sp. juv. | x | x | x | x | | x |
| <i>Limnephilus</i> spp. juv. | | | x | | | x |
| ODONTOCERIDAE | | | | | | |
| <i>Odontocerum albicorne</i> (Scopoli 1763) | | | x | | | |
| POLYCENTROPODIDAE | | | | | | |
| <i>Cyrnus trimaculatus</i> (Curtis 1834) | | | | x | | x |
| Polycentropodidae gen. sp. juv. | | x | x | | x | x |
| <i>Polycentropus flavomaculatus</i> (Pictet 1834) | | | | | | x |
| PSYCHOMYIIDAE | | | | | | |
| <i>Lype reducta</i> (Hagen 1868) | x | x | x | | | |
| <i>Psychomyia pusilla</i> (Fabricius 1781) | x | x | x | | | |
| RHYACOPHILIDAE | | | | | | |
| <i>Rhyacophila nubila</i> Zetterstedt 1840 | | | x | | | |
| <i>Rhyacophila</i> spp. juv. | x | x | x | | | x |
| SERICOSTOMATIDAE | | | | | | |
| <i>Sericostoma personatum</i> (Kirby & Spence 1826) | x | | | | | |
| Trichoptera spp. indet. pupae/imago | | x | | | | x |
| Kopējais taksonu skaits | 25 | 21 | 25 | 8 | 8 | 22 |

Tumšupē maijā vislielākais īpatņu skaits raksturīgs bija *Ithytrichia lamellaris*, *Hydroptila* spp., brīvdzīvojošajai *Hydropsyche siltalai*, *Lepidostoma hirtum*, brīvdzīvojošajai *Psychomyia pusilla*, bieži sastopamas bija arī *Lasiocephala basalis*, *Oecetis testacea*, *Agapetus ochripes* un *Athripsodes* spp. Galvenokārt tika konstatēts liels pēdējo kāpura attīstības stadiju īpatņu blīvums. Augustā skaitliski dominējošie taksoni bija *Agapetus ochripes*, *Lasiocephala basalis*, brīvdzīvojošie *Hydropsyche pellucidula*, bieži paraugos tika konstatēti arī *Oecetis* spp. juv. un *Mystacides* spp. kāpuri, taču īpatņu skaits šiem taksoniem bija mazāks. Oktobrī liels īpatņu blīvums drifta paraugos bija *Limnephilidae* gen. sp., brīvdzīvojošajai *Hydropsyche* spp. juv., *Agapetus ochripes*, *Ithytrichia lamellaris*, *Lepidostoma hirtum* un *Athripsodes* spp. juv. kāpuriem. Augustā un oktobrī raksturīgi bija *Hydropsyche* spp. un *Limnephilidae* gen. sp. kāpura pirmo attīstības stadiju īpatņi.

Korģē maijā drifta paraugos tika konstatēts neliels maksteņu īpatņu skaits un visbiežāk sastopami bija *Lepidostoma hirtum*, *Oecetis* spp. un *Athripsodes* spp. kāpuri. Augustā regulāri bija sastopama tikai *Athripsodes* spp. kāpuri. Septembrī vislielākais īpatņu skaits bija *Limnephilidae* gen. sp. juv., *Lepidostoma hirtum*, *Athripsodes* spp. un *Mystacides* spp., regulāri paraugos sastopami bija arī *Oecetis testacea*, un brīvdzīvojošie *Polycentropodidae* gen. sp. kāpuri (11. tabula).

Tumšupes maksteņu driftam bija izteikts līdzīgs taksonomiskais sastāvs pavasara, vasaras un rudens paraugos. Taču Korģes maksteņu drifta taksonomiskais sastāvs pētītajās sezonās atšķīrās pat divas reizes (12. tabula). Kopējais Tumšupes un Korģes maksteņu drifta taksonomiskais sastāvs bija relatīvi līdzīgs, Sērensena koeficients bija 69%.

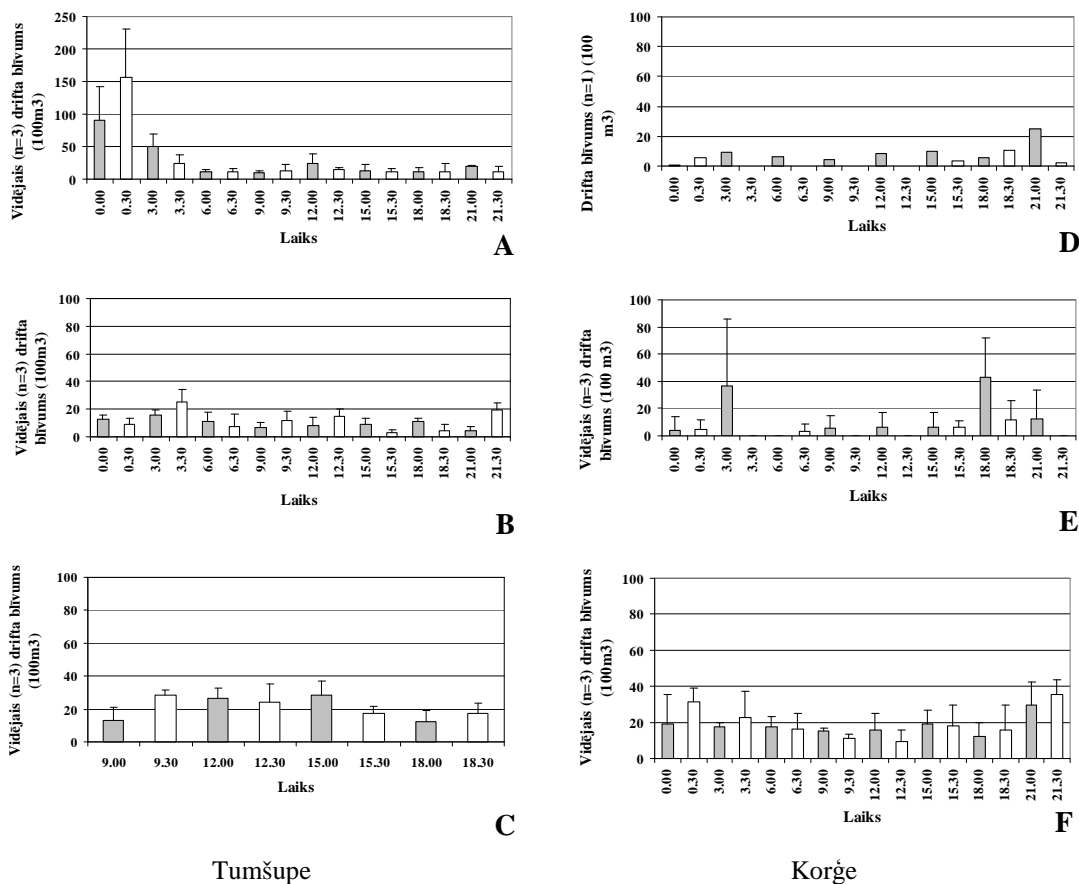
12. tabula. Sērensena (Sørensen's) līdzības koeficients (%) taksonu sastāvam Tumšupes un Korģes drifta paraugos trīs pētītajās sezonās 2007. gadā

| Tumšupe | 21/22.08. | 30.10. | Korģe | 7/8.08. | 29/30.09. |
|----------------|-----------|--------|--------------|---------|-----------|
| 24/25.05. | 68 | 69 | 18/19.05. | 35 | 36 |
| 21/22.08. | | 67 | 7/8.08. | | 45 |

Maksteņu drifta blīvuma diennakts dinamika

Tumšupē maijā paaugstināts vidējais drifta blīvums tika novērots tumšajā diennakts laikā. Tumšākajā periodā vidējais drifta blīvums bija pat augstāks augšpus straujtecei, kur ir ievērojami mazāks straumes ātrums (10. tabula), taču nākošajā periodā krēslas apstākļos tas bija būtiski augstāks lejpus straujtecei. Diennakts gaišajā laikā maijā vidējais drifta

blīvums bija zems (11A. attēls). Augustā vidējais drifta blīvums bija zems un izteikta diennakts dinamika netika novērota. Četros gadījumos (izteikti divi “maksimumi”) vidējais



11. attēls. Vidējais drifta blīvums (ind./100m³) (n=3) Tumšupē 2007. gadā: A – 24.-25.05., B – 21.-22.08., C – 30.-31.10.* un Korģē 2007. gadā: D – 18.-19.05.**, E – 7.-8.08., F – 29.-30.09. Pelēkā kolonnas – leļpus strauļtecei, baltās kolonnas – augšpus strauļtecei. Vertikālās līnijas attēlo standartnovirzi. *Paraugu ievākšana veikta tikai četros diennakts periodos; **n=1.

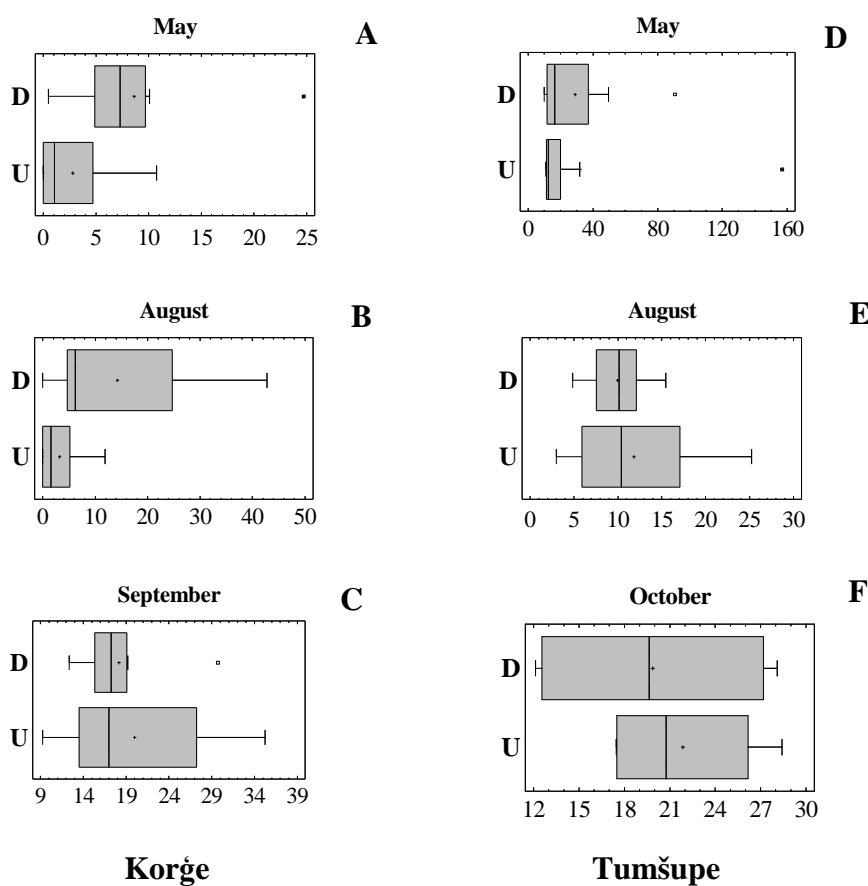
drifta blīvums bija pat nedaudz augstāks augšpus strauļtecei (11B. attēls). Oktobrī vidējais drifta blīvums dienā bija augsts un, salīdzinot ar augustu – raksturīgs lielāks īpatņu blīvums, savukārt, salīdzinot ar maiju – vienmērīgāka īpatņu sastopamība diennakts gaisajā laikā (11C. attēls).

Korģē vidējais drifta blīvums maijā bija salīdzinoši zems un augstāks leļpus strauļteces posmam; maksimums tika novērots krēslā (11D. attēls). Līdzīgi arī augustā vidējais drifta blīvums bija relatīvi zems un augstāks leļpus strauļteces posmam. Divi drifta blīvuma maksimumi tika novēroti krēslā – no rīta un vakarā (11E. attēls). Savukārt, septembrī vidējais drifta blīvums Korģē bija ievērojami augstāks kā maijā un augustā (11F.

attēls). Septembrī diennakts tumšajā laikā bija novērojams nedaudz augstāks drifta blīvums.

Drifta blīvuma telpiskās atšķirības

Korģē statistiski būtiskas atšķirības (salīdzinot mediānas pie 95% ticamības līmeņa) starp drifta blīvumu augšpus un leļpus straujtecei konstatētas tikai maijā ($p=0,04 < 0,05$), bet augustā ($p=0,05$) un septembrī ($p=0,87 > 0,05$) būtiskas atšķirības netika atrastas (12A., 12B. un 12C. attēls). Līdzīgi, arī Tumšupē statistiski būtiskas atšķirības starp drifta blīvumu augšpus un leļpus straujtecei maijā ($p=0,79$), augustā ($p=0,87$) un oktobrī ($p=0,67$) netika atrastas, jo $p \geq 0,05$ (12D., 12E. un 12F. attēls).



12. attēls. Maksteņu vidējā ($n=3$) drifta blīvuma mediānu neparametriskais salīdzinājums (Box-and-Whisker plot) leļpus (D) ($n=4$) un augšpus (U) ($n=4$) straujtecei 2007. gadā: Korģē – A – 18.–19.05., B – 7.–8.08, C – 29.–30.09.; Tumšupē – D – 24.–25.05., E – 21.–22.08, F – 30.10. Horizontālās līnijas atspoguļo minimālās un maksimālās vērtības, taisnstūris – 25 līdz 75 percentile; vertikālās līnijas – mediānas; mazie krustiņi – vidējais; mazais taisnstūris – drifta blīvums, kas atrodas “ārpus” trīs standartnovirzēm (outlier).

4. DISKUSIJA

4.1. Maksteņu sabiedrību telpiskais sadalījums upes, upes posma un baseina mērogā un to ietekmējošie vides faktori

Maksteņu īpatņu blīvums palielinājās, pieaugot upes izmēram. Heino et al. (2005) uzsvēra upes lieluma ietekmi uz maksteņu sabiedrībām Somijas upēs. Pieaugot upes lielumam, palielinājās sugu skaits un netika atrastas sugas, kas būtu raksturīgas tikai upju augštecēm.

TWINSPAN izdalīto divu lielo klāsteru grupu indikatorsugām bija atšķirīga specializācija mikrobiotopiem un atšķirīgi funkcionālie barošanās tipi. Piemēram, Slack (1936) un Wallace et al. (2003) secinājuši, ka *Agapetus ochripes*, *Goera pilosa* un *Silo pallipes* ir raksturīgi akmeņainām upēm un barojas ar perifītiskajām aļģēm, turpretī, *Beraeodes minutus* ekoloģija ir saistīta ar iegremdēto augu saknēm ūdenī. *Lasiocephala basalis* ir cieši saistīta ar ūdenī iegremdēto koksni (Hoffmann 2000). Tīklus veidojošo maksteņu kāpuri no Hydropsychidae specializējas mikrobiotopiem ar liela izmēra stabilu substrātu un lielu straumes ātrumu (Georgian, Thorp 1992).

Makrozoobentosa sabiedrības ir cieši saistītas ar vides parametriem, taču šīs likumsakarības vairumā gadījumu ir atkarīgas no telpiskā mēroga (Boyero 2003).

Upes biotiskās īpatnības vienā reģionā un/vai posmā parasti ir līdzīgas, taču šīs īpatnības atšķiras, ja upes atrodas attālākos reģionos (Céréghino et al. 2001). Downes et al. (2000) atklāja, ka datu izkliede starp vienas upes posmiem bija lielāka nekā starp pētītajām upēm. Tas sakrīt ar šī pētījuma rezultātiem un liecina par lokālo vides faktoru būtiskumu. Kā jau bija sagaidāms, lokālie vides parametri izskaidroja lielāko daļu no maksteņu sabiedrību datu izkliedes, līdzīgi kā citos pētījumos (piemēram, Galbraith et al. 2008, Sandin, Johnson 2004, Costa, Melo 2008). Zviedrijas upju pētījumā lokālie fizikālie parametri izskaidroja 22% un lokālie ķīmiskie parametri – tikai 16% no kopējās makrozoobentosa datu izkliedes (Sandin, Johnson 2004). Līdzīgi kā Galbraith et al. (2008) pētījumā, pH un vidējais dziļums bija būtiskākie lokālie parametri, kas izskaidroja lielu daļu no maksteņu datu izkliedes. Dienvidsomijas upju makrozoobentosa sugu izplatība, galvenokārt, bija atkarīga no upes platuma, elektrovadītspējas un pH (Soininen, Könönen 2004). Sārmainība un slāpekļa jonu koncentrācija bija atlikušie nozīmīgie lokālie ķīmiskie

faktori. Saskaņā ar Timm et al. (2008) datiem, upes grunts sastāva ietekme uz makrozoobentosa organismiem parasti ir atkarīga no iežu sārmainības.

Reģionālie faktori (galvenokārt zemes lietojuma veids un sateces baseina īpatnības) izskaidroja relatīvi mazu daļu no kopējās datu izkliedes, kas skaidrojams ar specifisko paraugu ievākšanas vietu izvēli. Pētītās upes bija antropogēni maz ietekmētas un ar mazu lauksaimniecībā izmantojamo zemju īpatsvaru sateces baseinā (Springe et al. 2006). Maksteņu taksonomiskais sastāvs neatšķīrās pētītajos upju baseinos (izņemot *Brachycentrus maculatus*, kas bija sastopama tikai Ventas baseinā).

Dziļums, substrātu nelīdzenums un kritums ir galvenie faktori, kas nosaka hidrauliskos procesus upes posmā. Mainoties šiem faktoriem, veidojas hidraulisko apstākļu heterogenitāte telpā un laikā (Reid, Thoms 2008). Mikroizplatības struktūra galvenokārt ir atkarīga no substrātu daļiņu izmēra, barības vielām, kā arī no straumes ātruma un citiem fizikāli ķīmiskajiem parametriem. Iespējams, ka makrozoobentosa organismi reaģē vienlaicīgi uz šiem vides parametriem hierarhiskā secībā. Tādejādi, tolerances vai arī specializācijas pakāpe šiem faktoriem nosaka vides parametra hierarhisko pozīciju (Cummins, Lauff 1969). Upju bentiskajā ekoloģijā daudzos gadījumos substrāta daļiņu izmērs ir kā procesu kopsaucējs (Cummins, Lauff 1969). Boyero (2003) būtiskas atšķirības starp makrozoobentosa sabiedrībām konstatēja galvenokārt parauga un straujtecēs telpiskajā mērogā, kaut gan dažādi sabiedrību raksturlielumi var variēt atšķirīgos telpiskajos mērogos.

Smilts substrāts (%) kā būtisks vides parametrs atspoguļoja pētīto upju gultnes substrātu tipoloģiskās atšķirības, jo vairumam pētīto upju raksturīgas bija karbonātu tipa gultnes un tikai dažām – silīcija tipa gultnes. Smilts substrāts (%) un vidējais dziļums negatīvi korelēja ar pH un sārmainību (CO_3^{2-}) (mmol/l) (5. attēls). Ir zināms, ka smilts substrātos raksturīgs mazs īpatņu blīvums, kā arī maza taksonu daudzveidība (piemēram, Allan 1995).

Koksnes substrāts (%) pozitīvi korelēja ar sateces baseina lielumu un amonija jonu koncentrāciju (5. attēls). Atkarībā no upes izmēra un koksnes izmēra proporcijas, lokālā koksnes daudzuma, un upes posma novietojuma upes garumā, koksne ietekmē tekošu ūdeņu hidrauliskos apstākļus, sedimentācijas un uzkrāšanās procesus un upes morfoloģiju, tādejādi veidojot upes gultnes fizikālo vidi (Hoffmann 2000). Starp koksni un ar to saistīto biotopu ir gan tiešas attiecības, piemēram, koksnes virsmas asociācijas, koksnes sadalīšana, gan netiešas, kas notiek fizikālās vides ietekmē, vai arī organiskā materiāla telpiskās vai laika dinamikas ietekmē (Hoffmann 2000). Makstenes ir daudzveidīgs ar koksni asociētās

faunas elements un visciešāk ar koksni ir saistītas Lepidostomatidae dzimtas makstenes (Hoffmann 2000).

Kompleksa Latvijas upju bioloģiskās kvalitātes elementu telpiskā sadalījuma izpēte liecināja, ka organismiem ar lielu ķermeņa izmēru (makrofīti un zivis) bija mazāk mainīga izplatība upes posma, upes un sateces baseina telpiskajā mērogā, nekā organismiem ar mazu ķermeņa izmēru (bentiskie bezmugurkaulnieki un kramaļģes) (Springe et al. 2006). Indikatoriem vai indeksiem (metrics), kurus pielieto ekoloģiskās kvalitātes novērtēšanā, jābūt robustiem, ar mazu telpisko un temporālo mainību, bet vienlaicīgi tiem jābūt jutīgiem uz antropogēno ietekmi (Johnson 1998, Sandin 2001). Bentiskie bezmugurkaulnieki un tai skaitā arī makstenes ir vairāk piemēroti ekoloģiskās kvalitātes noteikšanai lokālajā telpiskajā mērogā.

Maksteņu kāpurus var pielietot, lai pētītu lokālo un arī reģionālo faktoru ietekmi uz upju ekosistēmām.

Iegūtie rezultāti sniedz jaunu informāciju par maksteņu kāpuru sabiedrību ekoloģiju ritrāla tipa vidēja lieluma zemieņu upēs. Rezultātus var pielietot praktiski, lai risinātu jautājumus, kas saistīti ar tekošu ūdeņu ekoloģiskās kvalitātes noteikšanu, izmantojot bentiskos bezmugurkaulniekus.

4.2. Maksteņu sugu sabiedrību specializācija mikrobiotopiem

Daļai bentisko bezmugurkaulnieku ir raksturīga specializācija noteiktam substrātu tipam (Ward 1992), taču vairumam sugu nav raksturīga augsta specializācija vienam noteiktam substrātam un barības avotam (Graf et al. 2008). Lai arī upju bezmugurkaulnieku specializācija substrātiem ir plaši pētīta (piemēram, Allan 1995, Ward 1992, Graf et al. 2008), bieži pētījumiem trūkst telpisku atkārtojumu (replikātu) un, ja netiek ņemta vērā arī temporālā mainība, pētījumu rezultāti var neatspoguļot būtiskas likumsakarības (Jacobsen 2005).

Konstatētais maksteņu taksonomiskais sastāvs un īpatņu blīvums mikrobiotopos bija līdzīgs kā citos veiktajos pētījumos (piemēram, Graf et al. 2008). Avotsūnas *Fontinalis* sp. un iegremdētie makrofīti nodrošināja lielāku nišu skaitu bentiskajiem bezmugurkaulniekiem nekā citi mikrobiotopi. Avotsūnas ir substrāts ar augstu heterogenitāti un tām ir liela nozīme bezmugurkaulnieku mikroizplatībā, jo nodrošina dažāda veida „paslēptuves”, kas pasargā organismus no abiotisko faktoru negatīvajām

ietekmēm, vai arī biotiskajām mijiedarbībām. Bez tam, šie substrāti var arī uzkrāt lielas detrīta daļiņas (Beisel et al. 1998). Tomēr, substrāta heterogenitāte ne vienmēr ir daudzveidības un īpatņu blīvuma noteicošais faktors. Piemēram, Graça et al. (2004) secināja, ka organiskā materiāla (detrīta) daudzums ir daudz būtiskāks faktors.

Vidējais īpatņu blīvums Tumšupē un Līčupē vislielākais bija akmens mikrobiotopos ar vislielāko daļiņu izmēru (Tumšupē arī makrofitu un akmens (>20 cm) ar avotsūnu mikrobiotopos), bet Ķekavā akmens mikrobiotopos ar *Fontinalis* sp. apaugumu. Saskaņā ar Allan (1995) pētījumiem, jo lielāks ir substrāta daļiņu izmērs, jo ilgāk tas atrodas vienā pozīcijā. Jacobsen (2005) konstatēja pozitīvu straumes ātruma un negatīvu dziļuma ietekmi uz upju bentisko bezmugurkaulnieku daudzveidību un īpatņu blīvumu. Taču mikrobiotopos ar mazu daļiņu izmēru (grants, FPOM un daļēji oļi (2-6 cm)) īpatņu blīvums bija vismazākais, kas arī saskan ar citu pētījumu rezultātiem (piemēram, De March 1976).

Dominējošās funkcionālās grupas (fitofāgi un skrāpētāji) liecina, ka maksteņu kāpuru galvenais barības resurss pētītajos Tumšupes, Līčupes un Ķekavas posmos (7., 8. un 9. tabula) bija perifitons, taču mazāk būtisks bija detrīts un smalkas organiskās daļiņas (FPOM), kas saskan ar upes nepārtrauktības principa koncepciju vidēja izmēra upēm (Vannote et al. 1980). Kopumā, oļu, akmens, akmens mikrobiotopos ar avotsūnu apaugumu un makrofitu mikrobiotopos raksturīgi fitofāgi un skrāpētāji, kas pārtiek no perifītiskajām aļģēm, liels arī saprofitofāgu īpatsvars. FPOM, CPOM, grants un daļēji oļu ((2-6 cm) atkarībā no straumes īpatnībām), dominējošā funkcionālā barošanās grupa bija saprofitofāgi. Bija vērojamas atšķirības starp pētītajām upēm, piemēram, Tumšupē bija liels krājēju/vācēju īpatsvars (raksturīgs spēcīgas straumes apstākļos), bet Ķekavā – plēsēju īpatsvars (iespējams, saistīts ar salīdzinoši lielāku organiskā materiāla izgulsnēšanos un paaugstināto perifitona produkciju, salīdzinot ar Tumšupi un Līčupi). Iegūtie rezultāti ir līdzīgi Urbanič et al. (2005) pētījuma rezultātiem. Pētnieki konstatēja, ka saprofitofāgi un krājēji-vācēji specializējās mikrobiotopiem ar lielu CPOM daudzumu, taču pasīvie filtrētāji apdzīvoja mikrobiotopos ar lielu daļiņu izmēru un mazu detrīta daudzumu seklos upju posmos. Par viskvalitatīvāko barības resursu upju vidē tiek uzskatīta dzīvnieku izcelsmes barība, salīdzinot ar CPOM, FPOM, UPOM, perifitonu un makrofitiem (Cummins, Klug 1979).

Lielāka datu izkliede novērojama mikrobiotopiem ar mazāku daļiņu izmēru un vājāku straumi - grants, oļi (2-6 cm), CPOM un FPOM. Šiem mikrobiotopiem vizuāli ir grūtāk novērtēt organisko daļiņu daudzumu un izmēru tikai pēc grunts virskārtas, jo minerālais slānis dažkārt var būt dažāda biezuma (piemēram, pavisam plāns, vai arī zem

grants virskārtas var būt apslēpts lapu detrits). Tas arī liecina par nepietiekamu substrātu heterogenitātes novērtēšanu paraugu ievākšanas laikā. Pirms paraugu ievākšanas rūpīgi jānovērtē substrāta sastāvs un substrāta mozaīku telpiskā konfigurācija, kas nosaka atšķirības parauga telpiskajā mērogā (Boyero 2003). Nepietiekama substrātu heterogenitātes novērtēšana var būtiski ietekmēt pētījuma rezultātus (Graça et al. 2004). Organismu izplatību limitē to specializācija straumes apstākļiem, tas varētu samazināt arī datu izkliedi, jo spēcīga straume samazina detrita akumulācijas mikrobiotopiem specializēto taksonu izplatību. Stabilākie substrāti ar mazāko datu izkliedi varētu būt vairāk piemērotāki paraugu ievākšanai bioindikācijas vajadzībām.

Salīdzinot ar literatūras datiem, no konstatētajiem taksoniem, mikrobiotopu speciālisti ir: koksnes mikrobiotopiem – *Lasiocephala basalis*, *Lepidostoma hirtum*, *Lype reducta*, koksnes, POM – *Halesus* spp., oļu, akmeņu – *Goera pilosa*, *Silo pallipes*, *Psychomyia pusilla*, *Rhyacophila nubila*, *Agapetus ochripes*, *Brachycetrus subnubilus* (arī koksne), augu – *Ithytrichia lamellaris*, *Oxyethira* spp., alģu – *Hydroptila* spp., dūņu, smilts – *Molanna angustata* (Graf et al. 2008).

Joprojām nav pilnībā izpētīti faktori, kas nosaka maksteņu kāpuru sastopamību mikrobiotopos sugām, kas galvenokārt apdzīvo ar organisko materiālu bagātus mikrobiotopos, maina mikrobiotopos attīstības cikla laikā, ir reti sastopami, vai arī konstatēti dažāda tipa substrātos. Pēc mana pētījuma rezultātiem *Hydropsyche* ģints makstenes Latvijas vidēja lieluma ritrāla tipa upēs vairāk specializējušās minerālajiem mikrobiotopiem, oļu un akmens mikrobiotopiem ar *Fontinalis* sp. apaugumu, vai arī makrofītu mikrobiotopiem spēcīgas straumes apstākļos. Leptoceridae dzimtas makstenes (*Mystacides* spp. un *Oecetis* spp.) raksturīgas ar detritu bagātos depozicionālajos mikrobiotopos, savukārt *Athripsodes* spp. bija sastopama dažāda tipa mikrobiotopos, kas arī varētu būt izskaidrojams ar detrita saturu un labvēlīgajiem straumes apstākļiem.

Pētījums ilustrēja specializāciju mikrobiotopiem tikai tām maksteņu sugām, kurām kāpuru attīstība notiek vasarā, jo paraugu ievākšanas laiks bija par vēlu sugām, kas izlido pavasarī. Pētījumā kāpuru attīstības stadijas netika detalizēti analizētas, taču, kā redzams, piemēram, 6. attēlā, pēdējo attīstības stadiju kāpuriem (galvenokārt noteikti līdz sugai) un pirmo attīstības stadiju kāpuriem (noteikti tikai līdz augstākai taksonomiskajai vienībai) raksturīga līdzīga specializācija mikrobiotopiem.

4.3. Maksteņu kāpuru drifta telpiskā, diennakts un sezonālā dinamika vidēja lieluma upju ritrāla posmos

Maksteņu drifta vidējais blīvums un taksonu daudzveidība Tumšupē visaugstākā bija maijā, nedaudz zemāka oktobrī un būtiski zemāka – augustā. Pavasara drifta īpatnības galvenokārt ir saistītas ar maksteņu sugu individuālajiem attīstības cikliem, jo paraugos dominēja pēdējo attīstības stadiju maksteņu kāpuri. Lielai daļai maksteņu sugu pieaugušie īpatņi izlido tieši pavasarī (piemēram, Wallace et al. 2003, Edington, Hildrew 1995). Maksteņu driftu pavasarī būtiski ietekmē arī specifiskie hidroloģiskie apstākļi, piemēram, paaugstinātais ūdens līmenis, liels straumes ātrums un caurplūdums u.c. fizikālie parametri.

Atšķirībā no Korgē, Tumšupē bija raksturīgs lielāks Hydroptilidae dzimtas maksteņu *Ithytrichia lamellaris* un *Hydroptila* spp., kā arī Glossosomatidae dzimtas *Agapetus ochripes* īpatņu skaits (sevišķi maijā). *Hydroptila* spp. barojas ar pavedienveida zaļajģēm, *Ithytrichia lamellaris* barojas ar kramaļģēm (Hickin 1968), arī *Agapetus* barojas ar perifitonu (Allan 1995).

Korgē vidējais drifta blīvums un drifta intensitāte bija zema. Vislielākais vidējais drifta blīvums bija raksturīgs septembrī, taču maijā un augustā tas bija ļoti zems. Maksteņu driftā dominēja Limnephilidae dzimtas kāpuri, mazāks bija *Lepidostoma hirtum* un *Athripsodes* spp. īpatņu skaits. Drifta blīvums bija nebūtiski lielāks leļpus straujtecei un diennakts gaišajā laikā, kad bija vislielākā gaismas intensitāte un augstākā ūdens temperatūra.

Limnephilidae dzimtas maksteņu kāpuru jaunie īpatņi driftā skaitliski dominēja arī Tumšupē oktobrī. Vairums Limnephilidae kāpuru barojas ar sauszemes izcelsmes organisko materiālu (detrītu) un iegremdētajiem ūdensaugiem, maksimālais kāpuru augšanas periods ir no rudens līdz pavasarim, kad augu detrīta upēs ir visvairāk (Wallace et al. 2003). Ūdens bezmugurkaulnieki, kas barojas ar lielām detrīta daļiņām (piemēram, saprofitofāgi) var būt pat līdz 40% no kopējā īpatņu skaita un, saskaņā ar Azevedo-Pereira et al. (2006) pētījumiem, to populācijas var limitēt barības resursu pieejamība.

Abās pētītajās upēs *Lepidostoma hirtum* bija visbiežāk konstatētā maksteņu suga. *L. hirtum* ir plaši izplatīta Eiropā. Otra suga no Lepidostomatidae dzimtas – *Lasiocephala basalis* bija sastopama tikai Tumšupē. Lepidostomatidae dzimtas makstenēm ir raksturīgs diezgan ilgs vasaras izlidošanas periods un pēdējās attīstības kāpuri var būt sastopami vairākus mēnešus. Lielbritānijā konstatēts, ka ziemā ir sastopami *Lepidostoma hirtum* 2. līdz 5. attīstības stadijas kāpuri un *Lasiocephala basalis* 4. un 5. stadijas kāpuri (Wallace et

al. 2003). *L. basalis* ir univoltīns dzīves cikls, pieaugušie īpatņi izlido no jūnija līdz augustam. Kāpuri ir fakultatīvi ksilofāgi, barojas gan ar koksni, gan arī ar lapu detrītu, ja tas ir pieejams (Hofmann 2000). Atšķirībā no *Lepidostoma hirtum*, kas pēdējās kāpura attīstības stadijās veido mājiņas no lapu fragmentiem, *Lasiocephala basalis* mājiņas veido tikai no smalkām minerālā substrāta daļiņām un kāpuri pirms iekūņošanās veido agregācijas – kūniņu sakopojumus, kuros var būt pat līdz pat 500 īpatņiem. Kāpuri ir ļoti kustīgi periodos, kad ir liels caurplūdums, tie migrē pa upes piekrasti gar ūdenī iegrimušajām koku saknēm (kāpuriem optimālais straumes ātrums ir mazāks par 15 cm/s) (Hofmann 2000).

Atšķirībā no Korģes, Tumšupē tika konstatēta Hydropsychidae dzimtas maksteņu sugu īpatņu dominance. Maijā bija intensīvs *Hydropsyche siltalai* drifts, augustā – *Hydropsyche* spp. juv. un *H. pellucidula* drifts. Holomuzki un Van Loan (2002), apkopoja dažādu pētījumu rezultātus par faktoriem, kas ietekmē brīvdzīvojošo, patvērumus veidojošo Hydropsychidae dzimtas maksteņu driftu. No abiotiskajiem faktoriem visbūtiskākie bija substrāta pieejamība un substrāta reljefs, un straumes iedarbība, savukārt, no biotiskajiem – plēsonības risks, barības pieejamība, iekšsugas konkurence un attīstības cikla izmaiņas.

Iespējams, ka Korģē, atšķirībā no Tumšupes, ir lielāka lašveidīgo zivju mazuļu plēsonības ietekme, jo Korģe ir Salacas lejteces pieteka un atrodas tuvu Baltijas jūrai. Korģes lejteces un Salacas posms līdz jūrai nav būtiski hidromorfoloģiski pārveidots, tāpēc Korģē, atšķirībā no Tumšupes, sastopami foreļu, taimiņu un lašu mazuļi.

Galerijas veidojošie *Psychomyia pusilla* kāpuri (Edington, Hildrew 1995) bija sastopami tikai Tumšupes drifta paraugos.

Drifta paraugos visregulārāk sastopami bija *Athripsodes* spp. kāpuri, kā arī neredz mazāks *Oecetis testacea* īpatņu skaits. Lielākā daļa Leptoceridae dzimtas maksteņu kāpuru ir visēdāji, taču *Oecetis* spp. ir plēsējs, par to liecina arī šo maksteņu kāpuru augšžokļu morfoloģija (Wiggins 1977).

Tumšupē maksteņu drifta taksonomiskais sastāvs visās paraugu ievākšanas reizēs bija relatīvi līdzīgs, taču Korģē bija novērojamas sezonālās atšķirības. Drifta taksonomiskais sastāvs Tumšupē un Korģē bija līdzīgs. Hansen un Closs (2007) pētīja makrozoobentosa organismu driftu leļpus desmit straujtecēm un atklāja, ka taksonu daudzveidība bija līdzīga visās straujtecēs, taču dominējošo taksonu drifta blīvums bija telpiski heterogēns un būtiski atšķirīgs. Turklāt, pētītajos mēnešos bija novērotas arī būtiskas vidējā taksonu skaita atšķirības drifta paraugos leļpus straujtecēm. Viendienīšu

kāpuri un sauszemes bezmugurkaulnieki drifta paraugos bija būtiski lielākā skaitā vasarā, salīdzinot ar ziemu, taču maksteņu kāpuru īpatņu skaitam būtiskas sezonālas atšķirības netika novērotas.

Drifta diennakts periodiskums ar lielāku drifta blīvumu diennakts tumšajā laikā Tumšupē novērots tikai maijā, bet Korgē neliels drifta blīvuma pieaugums krēslā vai tumšākajā diennakts laikā bija vērojams maijā un augustā. Iegūtie rezultāti vairāk liecina par to, ka makstenes galvenokārt ir aktīvas dienas gaišajā laikā, kas saskan arī ar Waters (1972) pārskatā diskutēto. Šajā pētījumā maksteņu kāpuru attīstības stadijas netika detalizēti pētītas; maksteņu kāpuri tika iedalīti tikai divās lielākās grupās – pirmo (bieži bija iespējams noteikt tikai līdz ģintij, vai Limnephilidae gadījumā – līdz dzimtai) un pēdējo stadiju kāpuri. Maksteņu kāpuru drifta intensitāte varētu būt saistīta arī ar substrātu fizikālo traucējumu. Salīdzinājumā ar viendienīšu kāpuriem, maksteņu kāpuri ir sliktāki peldētāji. Maksteņu kāpuru uzvedība var līdzināties arī pasīvām substrāta daļiņām un tie var būt suspendēti ūdens kolonnā, kamēr nonāk mazākā straumes ātrumā (Lancaster et al. 1996).

Statistiski būtiskas atšķirības starp maksteņu driftu augšpus un lejpus straujtecei Tumšupē tika novērotas tikai maijā. Drifta blīvums nebija būtiski lielāks lejpus straujtecei. Nebūtisks drifta intensitātes Korgē bija novērots maijā un augustā.

Pētot Ibērijas upes, Azevedo-Pereira et al. (2006) konstatēja, ka *Lepidostoma hirtum* īpatņu blīvums bija līdzīgs straujtecēs un lēnajos upju posmos, taču straujtecēs bija augstāka produktivitāte. Viņi secināja, ka tas varētu būt saistīts ar papildus barības resursiem, vai arī ar lielāku lapu detritā akumulāciju straujtecēs, salīdzinot ar lēni tekošajiem upju posmiem. Hansen un Closs (2007) atklāja, ka kopējā bezmugurkaulnieku, tai skaitā arī maksteņu kāpuru drifta blīvums bija proporcionāls straujteses laukumam un garumam. Attālums, kādu atsevišķi bezmugurkaulnieki driftēja, bija tieši saistīts ar straujteses garumu (1,0-12 m), jo lielāks īpatņu skaits tika savākts lejpus garākajām straujtecēm (Hansen, Closs 2007).

Driftam būtiska loma ritrāla tipa upēs ir uz *Lepidostoma hirtum*. *Athripsodes* spp. un *Lasiocephala basalis* mikroizplatību.

4.4. Turpmāko pētījumu virzieni

Turpmāk būtu jāveic pētījumi saistībā ar upju ekosistēmu funkcionēšanu, piemēram, maksteņu loma alohtonā organiskā materiāla noārdīšanā un vielu apritē sugām ar lielu īpatņu blīvumu (piemēram, *Lepidostoma hirtum* un *Athripsodes* spp.).

Pētījumos jāietver arī sezonālā mainības aspekts un lielāka vērība jāvelta sugu attīstības cikla stadijām, jo sugas var mainīt barības objektus un līdz ar to arī mikrobiotopus dzīves cikla laikā.

Jāpilnveido paraugu ievākšanas metodes, novērtējot substrātu struktūru un heterogenitāti, un detalizētāk raksturojot hidrauliskos apstākļus, veicot straumes ātruma, dziļuma u.c. mērījumus, lai varētu raksturot straumes veidu (piemēram, Reinoldsa skaitlis un Frūda skaitlis), kam ir būtiska ietekme uz bentisko bezmugurkaulnieku izplatību.

Nepieciešams turpināt drifta dinamikas pētījumus dažāda tipa upēs, nosakot drifta lomu upju funkcionēšanā dažādos trofiskajos līmeņos, sevišķi tā lomu lašveidīgo zivju barošanās ekoloģijā (zivju barošanās selektivitāti un to plēsonības ietekmi uz maksteņu populācijām) un vielu apritē. Viens no pētījumu virzieniem varētu būt arī drifta izmantošana mazo HES ietekmes noteikšanai uz upju makrozoobentosa organismiem.

5. SECINĀJUMI

1. Upju augštecēs maksteņu kāpuru blīvums ir mazs, vidustecēs – liels, bet lejtecēs – variē plašās robežās, atkarībā no grunts sastāva. Būtiskas atšķirības konstatētas tikai starp īpatņu blīvumu augštecēs un lejtecēs. Upes baseina, upes posma un upes telpiskajam mērogam nav būtiska ietekme uz maksteņu taksonu skaitu. Upju sateces baseina ģeogrāfiskajam novietojumam nav būtiskas ietekmes uz maksteņu sabiedrību taksonomisko sastāvu, izņemot vienu maksteņu sugu (*Brachycentrus maculatus*), kas ir sastopama tikai vienā upju sateces baseinā.

2. Būtisku daļu no maksteņu sabiedrību datu izkļedes (57,56%) izskaidro lokālie parametri – pH, sārmainība un NH_4^+ jonu koncentrācija, vidējais dziļums, substrāta sastāvs (koksnes un smilts substrāti) un reģionālais parametrs – sateces baseina lielums. Maksteņu kāpurus var pielietot, lai pētītu gan lokālo, gan reģionālo vides faktoru ietekmi uz upju ekosistēmām. Nosakot upju ekoloģisko kvalitāti pēc bentiskajiem bezmugurkaulniekiem un tai skaitā arī makstenēm, jānovērtē lokālo faktoru ietekme uz datu variabilitāti.

3. Maksteņu sabiedrības ir primāri atkarīgas no grunts substrātu sastāva un daļiņu lieluma – reofilās maksteņu sabiedrības, kas veidojas upju posmos ar oļu un akmens mikrobiotopiem ir atšķirīgas no maksteņu sabiedrībām upju posmos ar smalkākas frakcijas minerālajiem sedimentiem, kas bagāti ar dažāda izmēra detrita daļiņām.

4. Maksteņu taksonu daudzveidība un īpatņu blīvums upēs ir atkarīgs no mikrobiotopu daudzveidības, struktūras, daļiņu lieluma un stabilitātes. Lielāka taksonu daudzveidība ir raksturīga mikrobiotopiem ar vislielāko minerālo daļiņu izmēru, lielāku heterogenitāti un detrita saturu (akmeņu mikrobiotopos ar avotsūnas *Fontinalis* sp. apaugumu, makrofītu biotopos un mikrobiotopā ar rupjām organisko vielu daļiņām (CPOM)). Lielākais maksteņu īpatņu blīvums ir raksturīgs akmeņu (>20 cm), makrofītu un akmeņu (>20 cm) ar *Fontinalis* sp. apaugumu mikrobiotopos. Vismazākais taksonu skaits un īpatņu blīvums ir nestabilajos mikrobiotopos ar mazāko daļiņu izmēru (grants un smalkā organiskā materiāla (FPOM) mikrobiotopos).

5. Maksteņu sabiedrību struktūra liecina par lielāku variabilitāti mikrobiotopos ar mazu daļiņu izmēru vājas straumes apstākļos, bet mazāku – mikrobiotopos ar lielu daļiņu izmēru spēcīgākos straumes apstākļos.

6. Dominējošās funkcionālās barošanās grupas (fitofāgi un skrāpētāji) liecina, ka maksteņu kāpuru galvenais barības avots pētītajos upju posmos ir perifitons un mazāk būtisks ir detrits (rupjš un smalks sadalījies organiskais materiāls (CPOM un FPOM)), kas atbilst upes nepārtrauktības principa koncepcijai vidēja lieluma upēm.

7. *Agapetus ochripes*, *Brachycentrus subnubilus*, *Hydropsyche pellucidula*, *Hydropsyche siltalai*, *Hydropsyche* spp. juv., *Cheumatopsyche lepida*, *Rhyacophila nubila*, *Micrasema setiferum*, *Goera pilosa*, *Silo pallipes*, *Hydroptila* spp., *Ithytrichia lamellaris*, *Oxyethira* spp., *Lepidostomatidae* gen. sp., *Lasiocephala basalis*, *Sericostoma personatum*, *Psychomyia pusilla* un *Athripsodes* spp. raksturīgas mikrobiotopiem ar minerālo substrātu un lielu straumes ātrumu.

8. Mikrobiotopos ar augstu detrita saturu un relatīvi mazu straumes ātrumu raksturo – *Limnephilidae* dzimtas makstenes (*Limnephilus* spp., *Anabolia laevis*, *Chaetopteryx villosa* un *Halesus* spp.), *Leptoceridae* dzimtas makstenes (*Mystacides* spp. un *Oecetis* spp.), *Polycentropodidae* gen. sp., *Plectrocnemia* spp., *Molanna angustata*, *Lype reducta*, *Lepidostoma hirtum*, *Notidobia ciliaris* un *Beraeodes minutus*.

9. Sugas, kas barojas ar augu izcelsmes organisko materiālu, var būt sastopamas gan mikrobiotopos ar mazu straumes ātrumu, gan „aizstraumēs” mikrobiotopos, kuros ir spēcīga straume, piemēram, *Athripsodes* spp., *Lepidostoma hirtum* un *Halesus* spp., taču reofilajām sugām straumes ātrums ir viens no izplatību limitējošajiem faktoriem.

10. Latvijas vidēja lieluma ritrāla tipa upēm raksturīgs līdzīgs maksteņu taksonomiskais sastāvs, bet atšķirīgs drifta blīvums. Driftam ir būtiska ietekme uz *Lepidostoma hirtum*, *Athripsodes* spp. un *Lasiocephala basalis* mikroizplatību ritrāla tipa vidēja lieluma upēs. Iespējama zivju plēsonības ietekme uz *Hydropsyche* spp. drifta dinamiku.

11. Maksteņu kāpuru driftam ir raksturīga sezonālā dinamika ar atšķirīgu taksonomisko sastāvu un ar dažādām īpatņu attīstības stadijām. Kopumā nav konstatētas būtiskas drifta

blīvuma atšķirības diennakts gaišajā un tumšajā periodā. Straujtecēs nenotiek būtisks maksteņu drifta blīvuma pieaugums. Maksteņu sugu individuālajiem attīstības cikliem un hidroloģiskā režīma izmaiņām ir būtiska ietekme uz drifta blīvumu un sastāvu.

6. PATEICĪBAS

Vissirsnīgākais paldies manam promocijas darba zinātniskajam vadītājam asoc. prof. Voldemāram Spuņģim par milzīgo ieguldījumu darba tapšanā – padomiem, motivēšanu bezcerīgajos brīžos, morālo atbalstu, manuskriptu lasīšanu un labošanu, un praktisko palīdzību lauka darbos.

Paldies Prof. Pēterim Cimdiņam par fundamentālajām Hidrobioloģijas un Limnoloģijas lekcijām, kas radīja interesi par mazo upju ekosistēmu funkcionēšanu.

Mīļš paldies maniem LU Bioloģijas institūta Hidrobioloģijas laboratorijas kolēģiem – Elgai Parelei, laboratorijas vadītājai Guntai Sprinģei, Agritai Briedei, Ivaram Druvietim, Dāvim Ozoliņam, Laurai Grīnbergai, Ingai Konošonokai, Vjačeslavam Kuļikovam un Valērijam Rodinovam par jauko gaisotni laboratorijā, morālo atbalstu, motivēšanu, praktisko palīdzību darba izstrādē, paraugu ievākšanā; par iespēju piedalīties zinātniskajās konferencēs un ļoti, ļoti ilgo “saudzēšanas periodu”. Paldies prof. Mārim Kļaviņam par palīdzību zinātnisko publikāciju tapšanā, Lindai Eglītei, Ilgai Kokorītei, Oskaram Purmalim, Jānim Šīrem un Mārai Dzenei par udeņu ķīmiskajām analīzēm un kopīgajām ekspedīcijām. Īpašs paldies Laurai, Dāvim, Česlavam, Lindai, Oskaram un Ivaram par palīdzību drifta paraugu ievākšanā.

Paldies Leonardam Sandinam (Zviedrijas Lauksaimniecības Zinātņu Universitāte) par lielisko pētījuma plānojumu „STAR” projektā. Pateicos Mārītam Mazuram par palīdzību makrozoobentosa paraugu ievākšanā un šķirošanā „STAR” projekta laikā. Paldies Elgai Apsītei un Unai Fogelei par iespēju pētījumos izmantot straumes ātruma mērītāju.

Paldies Hidrobioloģijas katedras kolēģiem, Andrim Andrušaitim par darbīgo atmosfēru katedrā, iesaistīšanu katedras pedagoģiskajā darbā un KALMES projektu, kas sekmēja promocijas darba izstrādi; paldies Ievai Bārdai, Ievai Putnai, Evitai Strodei, Ingrīdai Puriņai, Santai Purviņai, Solvitai Strāķei, Maijai Balodei un Inetai Plikšai par padomiem un uzmundrinājumiem darba rakstīšanas laikā.

No Zooloģijas un Dzīvnieku ekoloģijas katedras paldies Kristapam Vilkam par interesantajām diskusijām entomoloģijā un ekoloģijā un Andrim Čeirānam par makrozoobentosa eksperta pienākumu uzņemšanos “ŪSD projektā”.

Sirsnīgs paldies Marijai un Varvarai Kačalovām par Olgas Kačalovas trihopteroloģiskās literatūras nodošanu Hidrobioloģijas laboratorijas rīcībā.

Pateicos Dr. Hennam Timmam (Igaunijas Dabas Zinātņu Lauksaimniecības un Vides zinātņu institūta Limnoloģijas centrs) par vērtīgajām publikāciju manuskriptu recenzijām, ieteikumiem manuskriptu uzlabošanā un lingvistiskajiem labojumiem.

Paldies manai ģimenei – vecākiem, vecmammai, mātai Dagnijai, brālim Gundaram, Ilonai, Līvai un Kristiānai par uzmundrinājumiem un palīdzību paraugu ievākšanā.

Paldies Dacei, Ivetai, Anitai, un visiem, visiem līdzjutējiem, kas palīdzēja darba tapšanā ar padomiem, praktiskiem darbiem un uzmundrinājumiem.

Paldies visiem par kopīgi pavadīto laiku Salacā, Engurē un Kolkā, kas ļoti motivēja saņemt darba tapšanas karstākajā laikā!

Darbs tapis ar Eiropas Sociālā fonda (ESF) finansiālu atbalstu un izmantojot ES 5. Ietvara programmas „STAR” projekta (“Upju klasifikācijas standartizācija: struktūras metode dažādu bioloģisko apskatu rezultātu kalibrēšanai atbilstoši ekoloģiskās kvalitātes klasifikācijai, izstrādātai Ūdens Struktūrdirektīvas vajadzībām”) un Valsts Pētījumu programmas „Klimata maiņas ietekme uz Latvijas ūdeņu vidi” (KALME) ietvaros ievākots materiālus.

7. LITERATŪRAS SARAKSTS

- Allan D.J. 1995. Stream Ecology, structure and function of running waters. London: Chapman and Hall, 388 pp.
- Anderson N.H. 1966. Depressant effect of moonlight on activity of aquatic insects. *Nature*, 209, 319–320.
- Anderson N.H., Lehmkuhl D.M. 1968. Catastrophic drift of insects in a woodland stream. *Ecology*, 49 (2), 198–206.
- Anholt B.R. 1995. Density dependence resolves the stream drift paradox. *Ecology*, 76, 2235–2239.
- Anonymous 2004. AQEM European stream assessment program. English Manual, Version 2.3, April 2004 (http://www.fliessgewaesserbewertung.de/downloads/aqem_assessment_software_manual_english_2_3.pdf) (visited 2009-07-14).
- APHA, AWWA, WEF 1992. Standard methods for the examination of water and wastewater. 18th edn. American Public Health Association, American Water Works Association and Water Environment Federation.
- AQEM Consortium, 2002. Manual for the application of the AQEM system. A comprehensive method to assess European streams using benthic macroinvertebrates, developed for the purpose of the Water Framework Directive. Version 1.0, February 2002.
- Azevedo-Pereira H.V.S., Graça M.A.S., González J.M. 2006. Life history of *Lepidostoma hirtum* in an Iberian stream and its role in organic matter processing. *Hydrobiologia*, 559, 183–192.
- Barbour M.T., Gerritsen J., Snyder B.D., Stribling J.B. 1999. Rapid Bioassessment Protocols for Use in Streams and Wadeable Rivers: Periphyton, Benthic Macroinvertebrates and Fish (2nd edn.). Washington: U.S. Environmental Protection Agency, Office of Water, Document No. 841-B-99-002.
- Beisel J.N., Usseglio-Polatera P., Moreteau J. C. 2000. The spatial heterogeneity of a river bottom: a key factor determining macroinvertebrate communities. *Hydrobiologia*, 422/423, 163–171.
- Beisel J.N., Usseglio-Polatera P., Thomas S., Moreteau J.C. 1998. Stream community structure in relation to spatial variation: the influence of mesohabitat characteristics. *Hydrobiologia*, 389, 73–88.
- Benke A.C., Wallace B.J. 1997. Trophic basis of production among riverine caddisflies: implications for food web analysis. *Ecology*, 78 (4), 1132–1145.
- Borcard D., Legendre P., Drapeau P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73 (3), 1045–1055.
- Boyero L., Bosch J. 2002. Spatial and temporal variation of macroinvertebrate drift in two Neotropical streams. *Biotropica*, 34 (4), 567–574.
- Boyero L. 2003. Multiscale patterns of spatial variation in stream macroinvertebrate communities. *Ecological Research*, 18, 365–379.
- Briede A., Springe G., Skuja A. 2006. Role of environmental factors in structuring stream biodiversity in Latvia according to WFD. – In: XXIV Nordic Hydrological Conference. Nordic Association for Hydrology, NHP report No. 49, 55–63.
- Brittain J.E., Eikeland T.J. 1988. Invertebrate drift – A review. *Hydrobiologia*, 166, 77–93.
- Brown B.L. 2003. Spatial heterogeneity reduces temporal variability in stream insect communities. *Ecology Letters*, 6, 316–325.

- Buffagni A., Erba S., Cazzola M., Murray-Bligh J., Soszka H., Genoni P. 2006. The STAR common metrics approach to the WFD intercalibration process: Full application for small, lowland rivers in three European countries. *Hydrobiologia*, 566, 379–399.
- Céréghino R., Giraudel J.L., Compin A. 2001. Spatial analysis of stream invertebrates distribution in the Adour-Garonne drainage basin (France), using Kohonen self organizing maps. *Ecological Modelling*, 146, 167–180.
- Céréghino R., Legalle M., Lavandier P. 2004. Drift and benthic population structure of the mayfly *Rhithrogena semicolorata* (Heptageniidae) under natural and hydropeaking conditions. *Hydrobiologia*, 519, 127–133.
- Ciborowski J.J.H. 1979. The effects of extended photoperiods on the drift of the mayfly *Ephemerella subvaria* McDunnough (Ephemeroptera: Ephemerellidae). *Hydrobiologia*, 62, 209–214.
- Ciborowski J.J.H. 1983. Influence of current velocity, density, and detritus on drift of two mayfly species (Ephemeroptera). *Canadian Journal of Zoology*, 61, 119–125.
- Cimdiņš P., Druvietis I., Liepa R., Parele E., Urtāne L., Urtāns A. 1995. A Latvian catalogue of indicator species of freshwater saprobity. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences. Section B*, no. 1/2 (570/571), 122 – 133.
- Costa S., Melo A.S. 2008. Beta diversity in stream macroinvertebrate assemblages: among-site and among-microhabitat components. *Hydrobiologia*, 598, 131–138.
- Cummins K.W., Klug M.J. 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10, 147–172.
- Cummins K.W., Lauff G.H. 1969. The influence of substrate particle size on the microdistribution of stream macrobenthos. *Hydrobiologia*, 34 (2), 145–181.
- De March B.G. 1976. Spatial and temporal patterns in macroinvertebrate stream diversity. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 33, 1261–1270.
- De Moor F.C., Ivanov V.D. 2008. Global diversity of caddisflies (Trichoptera: Insecta). *Hydrobiologia*, 595, 393–407.
- Dohet A. 2002. Are caddisflies an ideal group for the biological assessment of water quality in streams? – In: Wolfram M. (ed.). *Proceedings of the 10th International Symposium on Trichoptera*. Nova Supplementa Entomologica, 15, 507–520.
- Downes B.J., Hindell J.S., Bond N.R. 2000. What's in a site? Variation in lotic macroinvertebrate density and diversity in a spatially replicated experiment. *Austral Ecology*, 25: 128–139.
- Dytham C. 2003. *Choosing and Using Statistics. A Biologist's Guide*, 2nd edn. Oxford: Blackwell Publishing, 248 pp.
- Edington J.M. 1968. Habitat preferences in net-spinning caddis larvae with special reference to the influence of water velocity. *The Journal of Animal Ecology*, 37 (3), 675–692.
- Edington J.M., Hildrew A.G. 1995. (Reprinted 2005). *A Revised Key to the Caseless Caddis Larvae of the British Isles, with notes on their ecology*. FBA, Scientific Publication, 53, 134 pp.
- Elliott J.M. 1971a. The distances traveled by drifting invertebrates in a Lake District stream. *Oecologia*, 6, 350–379.
- Elliott J.M. 1971b. Upstream movements of benthic invertebrates in a Lake District Stream. *Journal of Animal Ecology*, 40 (1), 235–252.
- Elliott J.M. 2002. Time spent in the drift by downstream-dispersing invertebrates in a Lake District stream. *Freshwater Biology*, 47: 97–106.
- ES direktīva. 2000. Eiropas Parlamenta un Padomes 2000. gada 23. oktobra direktīva 2000/60/EC, kas nosaka struktūru Eiropas Kopienas rīcībai ūdeņu aizsardzības politikas jomā.

- Finlay J.C., Khandwala S., Power M.E. 2002. Spatial scales of carbon flow in a river food web. *Ecology*, 83 (7), 1845–1859.
- Fjellheim A. 1980. Differences in drifting of larval stages of *Rhyacophila nubila* (Trichoptera). *Holarctic Ecology*, 3, 90–103.
- Frissell C.A., Liss W.J., Warren C.E., Hurley M.D. 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification: referees for particularly constructive and thoughtful viewing streams in a watershed context. *Journal of Environmental Management*, 10, 199–214.
- Galbraith H.S., Vaughn C.C., Meier K.C. 2008. Environmental variables interact across spatial scales to structure trichopteran assemblages in Ouachita Mountain rivers. *Hydrobiologia*, 596, 401–411.
- Georgian T., Thorp J.H. 1992. Effects of microhabitat selection on feeding rates of net-spinning caddisfly larvae. *Ecology*, 73 (1), 229–240.
- Graça M.A., Pinto P., Cortes R., Coimbra N., Oliveira S., Morais M., Carvalho M.J., Malo J. 2004. Factors affecting macroinvertebrate richness and diversity in Portuguese streams: a two-scale analysis. *International Review of Hydrobiology*, 89 (2), 151–164.
- Graf W., Murphy J., Dahl J., Zamora-Muñoz C., López-Rodríguez M.J. 2008. Trichoptera. Distribution and Ecological Preferences of European Freshwater Organisms. In: Schmidt-Kloiber and Herind D. (ed.), *Bulgaria*, Pensoft, Vol. 1, 388 pp.
- Hansen E.A., Closs G.P. 2007. Temporal consistency in the long-term spatial distribution of macroinvertebrate drift along a stream reach. *Hydrobiologia*, 575, 361–371.
- Heino J., Parviainen J., Paavola R., Jehle M., Louhi P., Muotka T. 2005. Characterizing macroinvertebrate assemblage structure in relation to stream size and tributary position. *Hydrobiologia*, 539, 121–130.
- Hering D., Moog O., Sandin L., Verdonschot P.F.M. 2004. Overview and application of the AQEM assessment system. *Hydrobiologia*, 516, 1–20.
- Hickin N. 1968. *Caddis larvae. Larvae of the British Trichoptera*. Cranbury, New Jersey: Associated University Press, Inc., 480 pp.
- Hildrew A.G., Townsend C.R. 1976. The distribution of two predators and their prey in an iron-rich stream. *Journal of Animal Ecology*, 45, 41–57.
- Hill M.O., Šmilauer P. 2005. TWINSpan for Windows version 2.3. Centre for Ecology and Hydrology & University of South Bohemia, Huntington & Ceske Budejovice.
- Hoffmann A. 2000. The Association of the stream caddisfly *Lasiocephala basalis* (KOL.) (Trichoptera: Lepidostomatidae) with wood. *International Review of Hydrobiology*, 85 (1), 79–93.
- Holomuzki J. R., Van Loan A.S. 2002. Effects of structural habitat on drift distance and benthic settlement of the caddisfly, *Ceratopsyche sparna*. *Hydrobiologia*, 477, 139–147.
- Holzenthal R.W., Blahnik R.J., Prather A.L., Kjer K.M. 2007. Order Trichoptera Kirby, 1813 (Insecta), Caddisflies. *Zootaxa*, 1668, 639–698.
- Horváth R. 2002. The diet of dippers (*Cinclus cinclus*) in the aggtelek karst. *Tiscia*, 33, 59–66.
- Jacobsen D. 2005. Temporally variable macroinvertebrate–stone relationships in streams. *Hydrobiologia*, 544, 201–214.
- Johnson R.K. 1998. Spatial-temporal variability of temperate lake macroinvertebrate communities: detection of impact. *Ecological Applications*, 8, 61–70.
- Kohler S.L. 1985. Identification of stream drift mechanisms: an experimental and observational approach. *Ecology*, 66 (6), 1749–1761.

- Kopp M., Jeschke J. M., Gabriel W. 2001. Exact compensation of stream drift as an evolutionarily stable strategy. *Oikos*, 92, 522–530.
- Krebs Ch.J. 1999. *Ecological Methodology*. Second Edition. New York: Addison Wesley Longman, 620 pp.
- Lancaster J., Hildrew A.G., Gjerlov C. 1996. Invertebrate drift and longitudinal transport processes in streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53, 572–582.
- Lauridsen R.B., Friberg N. 2005. Stream macroinvertebrate drift response to pulsed exposure of the synthetic pyrethroid lambda-cyhalothrin. Wiley Periodicals, Inc., *Environmental Toxicology*, 20, 513–521.
- Latvijas standartmetodika LVS 240: 1999. Ūdens kvalitāte – mazo upju bioloģiskās kvalitātes operatīva novērtēšana pēc makrozoobentosa cenožu saprobitātes indeksa. 1999. Latvijas Standarts, 11 lpp.
- Liepa I. 1974. *Biometrija*. Rīga: Zvaigzne, 36–37.
- Lepš J., Šmilauer P. 2003. *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO*. Cambridge: Cambridge University Press, 269 pp.
- Levin S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73, 1943–1967.
- Mackay R.J., Wiggins G.B. 1979. Ecological diversity in Trichoptera. *Annual Review of Entomology*, 24, 185–208.
- Mérigoux S., Dolédec S. 2004. Hydraulic requirements of stream communities: a case study on invertebrates. *Freshwater Biology*, 49, 600–613.
- Minshall G.W. 1984. Aquatic insect-substrate relationships. – In: Resh V.H., Rosenberg D.M. (ed.). *The Ecology of Aquatic Insects*. New York: Praeger Publishers, 358–400.
- Moog O. (ed.) 1995. *Fauna Aquatica Austriaca – A Comprehensive Species Inventory of Austrian Aquatic Organisms with Ecological Notes*. Federal Ministry for Agriculture and Forestry, Wasserwirtschaftskataster Vienna: loose-leaf binder.
- Müller K. 1982. The colonization cycle of freshwater insects. *Oecologia (Berl)*, 52, 202–207.
- Otto C., Svensson B.S. 1980. The significance of case material selection for the survival of caddis larvae. *The Journal of Animal Ecology*, 49 (3), 855–865.
- Pardo I., Armitage P.D. 1997. Species assemblages as descriptors of mesohabitats. *Hydrobiologia*, 344, 111–128.
- Peeters E.T.H.M., Gylstra R., Vos J.H. 2004. Benthic macroinvertebrate community structure in relation to food and environmental variables. *Hydrobiologia*, 519, 103–115.
- Poff L.N. 1997. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 16 (2), 391–409.
- Poff L.N., Allan D.J., Bain M. B., Karr J.R., Prestegard K.L., Richter B.D., Sparks R.E., Stromberg J.C. 1997. The Natural Flow Regime, A paradigm for river conservation and restoration. *BioScience*, 47 (11), 769–784.
- Reid M.A., Thoms M.C. 2008. Surface flow types, near-bed hydraulics and the distribution of stream macroinvertebrates. *Biogeosciences Discussions*, 5, 1175–1204.
- Robinson C.T., Aebischer S., Uehlinger U. 2004. Immediate and habitat-specific responses of macroinvertebrates to sequential, experimental floods. *Journal of the North American Benthological Society*, 23(4), 853–867.
- Ruginis T. 2008. Diet and prey selectivity by age-0 brown trout (*Salmo trutta* L.) in different lowland streams of Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica*, 18 (2), 139–146.

- Sandin L. 2001. Spatial and temporal variability of stream benthic macroinvertebrates. Implications for environmental assessment. Doctoral thesis, *Silvestria*, 172, Uppsala: Swedish University of Agricultural Sciences, 243 pp.
- Sandin L., Johnson R.K. 2004. Local, landscape and regional factors structuring benthic macroinvertebrate assemblages in Swedish streams. *Landscape Ecology*, 19, 501–514.
- Schmera D. 2004. Spatial distribution and coexistence patterns of caddisfly larvae (Trichoptera) in a Hungarian stream. *International Review of Hydrobiology*, 89, 51–57.
- Shearer K.A., Hayes J.W., Stark J.D. 2002. Temporal and spatial quantification of aquatic invertebrate drift in the Maruia River, South Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 36, 529–536.
- Shields D.F. Jr., Knight S.S., Testa III S., Cooper C.M. 2003. Use of acoustic doppler current profilers to describe velocity distributions at the reach scale. *Journal of the American Water Resources Association*. December, 1397–1408.
- Slack H.D. 1936. The food of caddis fly (Trichoptera) larvae. *Journal of Animal Ecology*, 5 (1), 105–115.
- Smock L.A. 1996. Macroinvertebrate movements: drift, colonization, and emergence. In: *Methods in stream ecology*, Hauser R.F., Lamberti, G.A. (eds.). New York: Academic press, 371–390.
- Soininen J., Könönen K. 2004. Comparative study of monitoring South-Finnish Rivers and streams using macroinvertebrate and benthic diatom community structure. *Aquatic Ecology*, 38: 63–75.
- Solem J.O., Gullefors B. 1996. Trichoptera, Caddisflies. *Aquatic Insects of North Europe, A Taxonomic Handbook*. – In: Nilsson A.N. (ed.), Stenstrup: Apollo Books, Vol. 1, 223–255.
- Springe G., Sandin L., Briede A., Skuja A. 2006. Biological quality metrics: their variability and appropriate scale for assessing streams. *Hydrobiologia*, 566, 153–172.
- SPSS for Windows, Rel. 12.0.1. 2004. Chicago: SPSS Inc.
- Spuris Z. 1989. Latvijas kukaiņu katalogs. 7. Makstenes (Trichoptera). - *Latvijas Entomologs*, 32, 5–42.
- STAR site protocol 2010. (<http://www.eu-star.at/frameset.htm>) (visited 2010-04-04).
- Statzner B., Gore J.A., Resh V.H. 1988. Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications. *Journal of the North American Benthological Society*, 7 (4), 307–360.
- Statzner B., Higl B. 1986. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshwater Biology*, 16, 127–139.
- ter Braak, C.J.F., Šmilauer, P. 2002. CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows User's Guide. Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Ithaca, NY: Microcomputer Power, 500 pp.
- Timm H., Mardi K., Möls T. 2008. Macroinvertebrates in Estonian streams: the effects of habitat, season, and sampling effort on some common metrics of biological quality. *Estonian Journal of Ecology*, 57 (1), 37–57.
- Urbanič G., Toman M.J., Krušnik C. 2005. Microhabitat type selection of caddisfly larvae (Insecta: Trichoptera) in a shallow lowland stream. *Hydrobiologia*, 541, 1–12.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 130–137.

- Wallace I.D., Wallace B., Philipson G.N. 2003. Keys to the Case-Bearing Caddis Larvae of Britain and Ireland. – In: Sutcliffe D.W. (ed.), FBA, Scientific Publication, 61, 259 pp.
- Wallace B.J., Webster J.R. 1996. The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual Review of Entomology*, 41, 115–139.
- Ward J.V. 1992. *Aquatic Insect Ecology. 1. Biology and Habitat*. New York: Wiley and Sons, Inc., 438 pp.
- Waringer J., Graf W. 1997. *Atlas der österreichischen Köcherfliegenlarven: unter Einschluss der angrenzenden Gebiete*. Wien: Facultas-Univ.-Verl., 286 S.
- Waters T.F. 1972. The drift of stream insects. *Annual Review of Entomology*, 17, 253–272.
- Wiberg-Larsen P., Brodersen K.P., Birkholm S., Grøn P.N., Skriver J. 2000. Species richness and assemblage structure of Trichoptera in Danish streams. *Freshwater Biology*, 43, 633–647.
- Wiggins G.B. 1977. *Larvae of the North American caddisfly genera (Tricoptera)*. Toronto: University of Toronto Press, 401 pp.
- Wiggins G.B. 2004. *Caddisflies: the underwater architects*. Toronto: University of Toronto Press, 292 pp.
- Wilcox A.C., Peckarsky B.L., Taylor B.W., Encalada A.C. 2008. Hydraulic and geomorphic effects on mayfly drift in high-gradient streams at moderate discharges. *Ecology*, 89, 176–186.
- Wilzbach M.A. 1990. Nonconcordance of drift and benthic activity in *Baetis*. *Limnology and Oceanography*, 35 (4), 945–952.
- Спурис З.Д. 1967. Фауна ручейников озер Латвии. – *Latvijas Entomologs, Supplementum* 1, 113 стр.
- Качалова О.Л. 1953. Ручейники окрестностей города Риги. *Издательство Академии Наук Латвийской ССР, Рига*, 7.
- Качалова О.Л., Слока Н.А. и Остроумов Н.А. 1955. Питание и пищевые взаимоотношения некоторых рыб в озерах Латвийской ССР. – В: *Рыбное хозяйство внутренних водоемов Латвийской ССР*. Издательство Академии Наук Латвийской ССР, Рига, 27–106.
- Качалова О.Л. 1961. Ручейники нижеустья течения реки Даугавы. – *Latvijas Entomologs*, 3, 69–74.
- Качалова О.Л. 1972. Ручейники рек Латвии. *Зинатне, Рига*, 216 стр.
- Лепнева, С.Г. 1964. Ручейники. Личинки и куколки подотряда кольчатощупиковых (ANNULIPALPIA). *Фауна ССР, Том II. вып. 1*, 562 стр.
- Лепнева, С.Г. 1966. Ручейники. Личинки и куколки подотряда цельнощупиковых (INTEGRIPALPIA). *Фауна ССР, Том II. вып. 2*, 562 стр.

PUBLIKĀCIJAS