



**LATVIJAS  
UNIVERSITĀTE**

BIOLOĢIJAS FAKULTĀTE

---

ASTRA LABUCE

**MEZOOOPLANKTONA DAUDZVEIDĪBAS EKOĻOĢISKĀ NOZĪME IESĀĻŪDENS  
EKOSISTĒMĀ UN POTENCIĀLS VIDES STĀVOKĻA NOVĒRTĒŠANĀ**

PROMOCIJAS DARBS

Doktora zinātniskā grāda iegūšanai bioloģijā  
hidrobioloģijas apakšnozarē

Darba zinātniskās vadītājas:

Dr. biol. Anda Ikauniece

Dr. biol. Solvita Strāķe

RĪGA, 2022

Promocijas darbs izstrādāts Latvijas Universitātes Bioloģijas fakultātes Hidrobioloģijas katedrā un Daugavpils Universitātes aģentūrā “Latvijas Hidroekoloģijas institūts” laika posmā no 2014. gada oktobra līdz 2021. gada decembrim.

Promocijas darba forma: **disertācija** bioloģijas nozarē, hidrobioloģijas apakšnozarē.  
Darbs sastāv no ievada, trīs nodaļām, secinājumiem, literatūras saraksta un pielikuma.

**Darba zinātniskās vadītājas:**

Vadošā pētniece, Dr. biol. **Anda Ikauniece** (Latvijas Hidroekoloģijas institūts)

Vadošā pētniece, Dr. biol. **Solvita Strāķe** (Latvijas Hidroekoloģijas institūts)

**Darba recenzenti:**

- 1) **Artūrs Škute**, Dr. biol., Prof., Daugavpils Universitāte
- 2) **Gunita Deksnē**, Dr. biol., Asoc. prof., Latvijas Universitāte
- 3) **Zita Gasiunaite**, PhD, Klaipēdas Universitāte

**Promocijas darba aizstāvēšana** notiks

Latvijas Universitātes Bioloģijas zinātņu nozares promocijas padomes atklātā sēdē  
2022. gada 10. jūnijā, plkst. 11:00,  
545. auditorijā, Jelgavas ielā 1, Rīgā.

Ar promocijas darbu var iepazīties Latvijas Universitātes Bibliotēkā, Raiņa bulvārī 19, Rīgā.

Promocijas padomes priekšsēdētājs: Prof., Dr. biol. Guntis Brūmelis

Promocijas padomes sekretāre : Daina Eze

© Latvijas Universitāte, 2022

© Astra Labuce, 2022



\* \* \* \* \*

The most striking feature of Earth is the existence of life,  
and the most striking feature of life is its diversity.

- David Tilman

## ANOTĀCIJA

Ūdens ekosistēmās zooplanktons ir vidusposms, kas darbojas kā enerģijas pārnese starpnieks starp producentiem (mikroskopiskajām aļģēm jeb fitoplanktonu) un gala konsumentiem (zivīm), tādejādi nodrošinot pelaģiāles barības tīkla funkcionēšanu. Šajā promocijas darbā analizēta zooplanktona daudzveidība saistībā ar vides faktoriem. Kopumā plašā empīriskā informācija sniedz vispārīgu izpratni par mezozooplanktona un tā daudzveidības dinamiku iesāļūdens ekosistēmā, atļaujot pilnvērtīgi izvērtēt tās potenciālo pielietojumu vides stāvokļa novērtēšanā, identificējot gan iespējas, gan izaicinājumus turpmākajam darbam šajā virzienā. Promocijas darba galvenie rezultāti publicēti četrās SCOPUS indeksētās publikācijās. Darbā iekļauti arī nepublicēti dati. Galvenie rezultāti norāda, ka mezozooplanktona funkcionālo daudzveidību kontrolē abiotiskie faktori, ja dzīvotne ir homogēna vertikālajā dimensijā (kā tas novērots Rīgas līča piekrastē). Savukārt, ja dzīvotne ir heterogēna, sadalīta vairākās mikrodzīvotnēs jeb nišās (kā tas novērots Rīgas līča atklātajos ūdeņos), noteicošie ir biotiskie faktori, piemēram, plēsība un konkurence. Mezozooplanktona funkcionēšanu aprakstošais indikators, kas testēts šajā darbā, uzrāda pārlicinošus rezultātus tieši Rīgas līča atklātajos ūdeņos, kur, kā jau minēts, zooplanktona daudzveidība lielā mērā ir biotisko mijiedarbību kontrolēta. Līdz ar to secinu, ka mezozooplanktona daudzveidības dinamika sniedz informāciju par atklāto ūdeņu pelaģisko barības tīklu kopumā, un to var izmantot, lai novērtētu vides stāvokli tajos. Savukārt piekrastes ūdeņu funkcionēšana krasi atšķiras no atklātajiem ūdeņiem. Vides stāvokļa novērtēšana piekrastē, pamatojoties uz mezozooplanktona cenozes daudzveidības parametriem, ir apgrūtināta spēcīgas un mainīgās abiotisko faktoru ietekmes dēļ.

**Atslēgas vārdi:** funkcionālā daudzveidība; Baltijas jūra; zooplanktons; pelaģiāle; vides stāvoklis



## ANNOTATION

Zooplankton are an essential component in the pelagic food web, linking primary production to higher trophic levels, thereby playing a key role in the functioning of aquatic ecosystems. Here, in the doctoral thesis, I analyze zooplankton diversity in relation to environmental factors. The extensive empirical information provides a general understanding of the dynamics of mesozooplankton and its diversity in the brackish water ecosystem, allowing to evaluate the potential in assessing the environmental status, identifying both opportunities and challenges for further work in this field. The main results of the doctoral thesis are published in four SCOPUS publications. Unpublished data are also included in the dissertation. The main results indicate that the functional diversity of mesozooplankton is primarily controlled by abiotic factors if the habitat is homogeneous along the vertical dimension (as observed in the coastal regions of the Gulf of Riga). On the other hand, if a habitat is heterogeneous – divided into several microhabitats or niches – (as observed in the open waters of the Gulf of Riga), biotic factors, such as predation and competition, are decisive. The indicator describing the functioning of mesozooplankton shows convincing results in the open waters of the Gulf of Riga, where, as already mentioned, the diversity of zooplankton is largely controlled by biotic interactions. Therefore, I conclude that the dynamics of mesozooplankton diversity provide information on the pelagic food web in open water regions thus they can be used to assess the environmental status there. The functioning of coastal waters, on the other hand, is very different from that of open waters. The environmental status assessment based on the diversity parameters of mesozooplankton for the coastal environments is difficult due to the strong and variable influence of abiotic factors.

**Key words:** Functional diversity; Baltic Sea; zooplankton; palagia; environmental status

# SATURS

<b>1. IEVADS</b>	<b>3</b>
<b>2. LITERATŪRAS APSKATS</b>	<b>9</b>
2.1. Bioloģiskā daudzveidība	9
2.2. Zooplanktona daudzveidība	10
2.3. Baltijas jūras mezozooplanktons	12
2.4. Zooplanktons Latvijas teritoriālajos jūras ūdeņos	13
2.5. Zooplanktons kā vides stāvokļa indikators	16
2.5.1. Pelaģiskā dzīvotne (bioloģiskā daudzveidība un barības tīkli)	16
2.5.2. Svešzemju sugas	17
2.6. Zooplanktona daudzveidību ietekmējošie faktori	17
2.6.1. Abiotiskie vides faktori	18
2.6.2. Biotiskie faktori un ar tiem saistītā zooplanktona uzvedība	19
2.7. Zooplanktona daudzveidības nozīme ekosistēmas funkcionēšanā	21
<b>3. MATERIĀLS UN METODES</b>	<b>23</b>
3.1. Pētījumu teritorijas raksturojums	23
3.2. Mezozooplanktona paraugu ievākšana un analīze	26
3.2.1. <i>Synchaeta</i> indivīdu identificēšana <b>I raksta</b> ietvarā	26
3.2.2. <i>Eurytemora</i> indivīdu identificēšana <b>II raksta</b> ietvarā	27
3.3. Mezozooplanktona skaita un biomasas aprēķini	29
3.4. Indikatora MSTS metode ( <b>III raksts</b> )	29
3.4.1. MSTS indikatora koncepts	29
3.4.2. Vides faktoru ietekmes uz MSTS indikatora parametriem	31
3.5. Funkcionālās daudzveidības novērtēšana ( <b>IV raksts</b> )	31
3.5.1. Mezozooplanktona pazīmes un dalījums funkcionālajās grupās	31
3.5.2. Funkcionālās daudzveidības indeksi	34
3.5.3. Vides faktoru ietekmes uz mezozooplanktona funkcionālo daudzveidību	36
3.6. Pelaģiāles-bentāles procesu izvērtēšana ( <b>V-nepublicēts</b> )	38
3.6.1. Bentisko olu ievākšana un analīze	38
3.6.2. Bentisko olu inkubēšanas eksperimenti	39
3.6.3. Mezozooplanktona un to olu vertikālais sadalījums ūdens kolonā	40
<b>4. REZULTĀTI UN DISKUSIJA</b>	<b>41</b>
4.1. Mezozooplanktona daudzveidība	41
4.1.1. Taksonomiskā daudzveidība	41
4.1.2. Funkcionālā daudzveidība	45
4.2. Indikatora MSTS pielietojamības iespējas un limitācijas Rīgas līcī	48
4.3. Mezozooplanktona funkcionālās daudzveidības saistība ar vides parametriem	53
4.3.1. MSTS indikatora parametri	53
4.3.2. Funkcionālās daudzveidības (FD) indeksi	57
4.4. Bentāles-pelaģiāles sasaiste un mezozooplanktona FD	65
4.5. Apkopojums: iesāļūdens zooplanktona FD – ietekmes un efekti	69
<b>5. SECINĀJUMI</b>	<b>73</b>
<b>6. PATEICĪBAS</b>	<b>75</b>
<b>Literatūra</b>	<b>76</b>
<b>A PIELIKUMI</b>	<b>88</b>

## IZMANTOTIE SAĪSINĀJUMI

---

<b>AGB</b>	Austrumgotlandes baseins, Baltijas jūras apakšbaseins
<b>BJRP</b>	Baltijas jūras rīcības plāns
<b>CuSum</b>	kumulatīvā summa
<b>FD</b>	Funkcionālā daudzveidība
• <b>FDis</b>	Funkcionālās izkliedes indekss (Laliberté and Legendre, 2010); no angļu val. <i>"functional dispersion"</i>
• <b>FDiv</b>	Funkcionālās novirzes indekss (Villéger <i>et al.</i> , 2008); no angļu val. <i>"functional divergence"</i>
• <b>FEve</b>	Funkcionālā vienmērīguma indekss (Villéger <i>et al.</i> , 2008); no angļu val. <i>"functional evenness"</i>
• <b>FRic</b>	Funkcionālās daudzveidības indekss (Villéger <i>et al.</i> , 2008); no angļu val. <i>"functional richness"</i>
<b>GAM</b>	Vispārinātā aditīvā modelēšanas metode; no angļu val. <i>"generalized additive modelling"</i>
<b>GES</b>	Labs vides stāvoklis; no angļu val. <i>"good environmental status"</i>
<b>HELCOM</b>	Baltijas jūras vides aizsardzības komisija
<b>JSD</b>	Jūras Stratēģijas pamatdirektīva 2008/56/EK
• <b>D1</b>	JSD I Pielikuma 1. raksturlielums "Bioloģiskā daudzveidība tiek saglabāta. (..)"
• <b>D2</b>	JSD I Pielikuma 2. raksturlielums "Cilvēku veikta svešzemju sugu introdukcija ir tādos apjomos, kas ekosistēmas neietekmē nelabvēlīgi."
• <b>D4</b>	JSD I Pielikuma 4. raksturlielums "Visi zināmie jūras dzīvo organismu barības ķēžu elementi pastāv normālā daudzumā un daudzveidībā, (..)"
• <b>D5</b>	JSD I Pielikuma 5. raksturlielums "Cilvēku radīta eitrofikācija, īpaši tās nelabvēlīgās sekas, ir samazinātas līdz minimumam, (..)"
<b>ICES</b>	Starptautiskā jūras pētniecības padome
<b>MFA</b>	Daudzfaktoru analīze; no angļu val. <i>"Multiple Factor Analysis"</i>
<b>MSTS</b>	Indikators "zooplanktona vidējais izmērs un kopējais krājums" (angļu val. <i>"Mean Size Total Stock"</i> ) (Gorokhova <i>et al.</i> , 2016)
• <b>MS</b>	Vidējais izmērs (individuālā slapjā masa)
• <b>TS</b>	Kopējais zooplanktona krājums, var būt izteikts kā skaits (TZA) vai kā biomasa (TZB)
• <b>TZA</b>	kopējais zooplanktona skaits
• <b>TZB</b>	kopējā zooplanktona biomasa (slapjais svars)
<b>OSPAR</b>	Oslo un Parīzes Komisija - Atlantijas okeāna ziemeļaustrumu daļas jūras vides aizsardzībai
<b>Ref</b>	Refereces periods
<b>Rio Konvencija</b>	Riodežaneiro Konvencija par bioloģisko daudzveidību
<b>SST</b>	Virsējā slāņa (0-10 m) vidējā temperatūra; no angļu val. <i>"sea surface temperature"</i>
<b>SSS</b>	Virsējā slāņa (0-10 m) vidējais sāļums; no angļu val. <i>"sea surface salinity"</i>

---

## DEFINĪCIJAS

---

<b>airkājvēži</b>	vēžveidīgo (Crustacea) apakštipa airkājvēžu (Copepoda) apakšklases taksoni
<b>dzīvības-formu indekss</b>	aprēķināta vērtība, (piemēram, attiecība), kas iekļauj vismaz divu dažādu taksonomisko grupu raksturojošus parametrus; no angļu valodas " <i>life-form index</i> "
<b>holoplanktons</b>	planktonorganismi, kuri visu dzīvi pavada ūdens kolonā
<b>kladoceras</b>	vēžveidīgo (Crustacea) apakštipa kladoceru (Cladocera) kārtas taksoni <sup>1</sup>
<b>kriptiskās sugas</b>	morfoloģiski identiskas sugas, kas ģenētiski ir atšķirīgas un atdalāmas; no angļu valodas " <i>cryptic species</i> "
<b>meroplanktons</b>	planktonorganismi, kuri daļu dzīves pavada ūdens kolonā
<b>mezozooplanktons</b>	zooplanktona organismi, kura ķermeņa izmērs ir robežās no 200 μm līdz 2 mm
<b>piekrastes ūdeņi</b>	ūdens tilpes teritorija no krasta līdz 20 m dziļumam
<b>virpotāji</b>	virpotāju (Rotifera) tipa taksoni

---

<sup>1</sup>kopš 2021-08-24 Cladocera kārta norādīta kā "neapstiprināts" taksons **WoRMS datu bāzē**; "apstiprināts" kā sinonīms Diplostraca kārtai

# 1. IEVADS

Bioloģiskā daudzveidība visbiežāk tiek vērtēta balstoties uz sastopamo taksonu skaitu, daļu no pētījumiem papildinot arī ar sastopamo taksonu populācijas lielumiem, indivīdu skaitu vai biomasu (Gaston, 2000; Hamilton, 2005). Taču jāņem vērā, ka bioloģiskā daudzveidība sastāv no trīs atsevišķiem parametriem – taksonomiskās, funkcionālās un ģenētiskās daudzveidības (Swenson, 2014; van der Plas, 2019), un katra no tām raksturo noteiktu bioloģiskās daudzveidības aspektu.

Taksonomiskā daudzveidība, lai gan aprakstīta un pētīta visbiežāk, ietver salīdzinoši vismazāk ekoloģiski nozīmīgu informāciju par populāciju daudzveidību (Swenson, 2014; Pomerleau *et al.*, 2015). Tāpēc tikai šāda, uz taksonomisko daudzveidību tendēta pieeja nav pilnvērtīgi izmantojama ekoloģisku jautājumu risināšanā vai vides stāvokļa novērtēšanā, jo tā nenorāda uz izmaiņām sastopamo funkciju sadalījumā (piem., Petchey and Gaston, 2006; Barnett *et al.*, 2007; Litchman and Klausmeier, 2008; Pomerleau *et al.*, 2015; Hébert and Beisner, 2020), kuras ir tās, kas tiešā veidā raksturo ekosistēmas funkcionēšanu.

Funkcionālajā daudzveidībā balstītās metodes ignorē sugu-centrisko pieeju un raksturo populācijā sastopamo pazīmju un īpašību (angļu val. "*traits*") kopumu. Tās spēj sniegt informāciju par procesiem, mijiedarbībām un to ietekmēm uz ekosistēmas funkcionēšanu, rezultātā atļaujot novērtēt ekosistēmas stabilitāti. Funkcionālajā daudzveidībā balstītās metodes (angļu val. "*functional trait-based approaches*") ir iezīmētas, kā galvenais nākotnes virziens, analizējot trofisko līmeņu savstarpējās ietekmes, iekšgrupas procesus, novērtējot vides reakciju uz ilgtermiņa ietekmēm (klimata mainība, antropogēnie faktori), kā arī lai skaidrotu procesus ekosistēmas līmenī (Martini *et al.*, 2021).

Ūdens ekosistēmās zooplanktons ir vidusposms, kas darbojas kā enerģijas pārnese starpnieks starp producentiem (mikroskopiskajām aļģēm jeb fitoplanktonu) un gala konsumentiem (zivīm), tādejādi nodrošinot pelaģiāles barības tīkla funkcionēšanu. Seklākās ūdens tilpēs un jūras piekrastē (<50 m) zooplanktons ir cieši saistīts arī ar bentiskajiem procesiem. Tas kalpo par barību piegrunts meio- un makro-faunai (Rudstam *et al.*, 1992). Arī atsevišķa zooplanktona populācijas daļa kādu dzīves posmu pavada bentālē, piemēram, bentisko ilgolu veidā (Lindley, 1990; Viitasalo and Katajisto, 1994; Walsh, 2013). Tamdēļ zooplanktonam tiek piedēvēta atslēgas loma ūdens vidē kopumā, bet jo īpaši pelaģiskajā dzīvotnē (Barnett *et al.*, 2007; Sterner, 2009), un tā populācijas parametri ir iekļauti kā svarīgi ūdens kvalitātes kritēriji Baltijas jūras reģionam saistošajā **Jūras Stratēģijas pamatdirektīvā 2008/56/EK**.

Zooplanktona populāciju funkcionālā daudzveidība (FD) ir pētīta dažādās ūdenstilpēs (Gomes *et al.*, 2019), tai skaitā Baltijas jūrā (Helenius *et al.*, 2017; Lokko *et al.*, 2017; Jansson *et al.*, 2020; Pecuchet *et al.*, 2020). Novērots, ka zooplanktona FD ir saistīta ar temperatūras, sāļuma un dziļuma apstākļiem (Helenius *et al.*, 2017; Jansson *et al.*, 2020). Arī Rīgas līča zooplanktona populācijas dinamika un taksonomiskais sastāvs ir izteikti abiotisko faktoru ietekmēts (Ojaveer *et al.*, 1998; Ikauniece, 2001; Kotta *et al.*, 2009). Turklāt, hidroloģiskie apstākļi un klimata mainība ir minēti kā galveni faktori, kas kontrolē zooplanktona FD Rīgas līcī (Jansson *et al.*, 2020; Pecuchet *et al.*, 2020). Tomēr biotisko faktoru loma zooplanktona daudzveidības un funkcionēšanas mainībā līdz šim Baltijas jūras reģionā, ir nepietiekami pētīta. Informācija par biotisko faktoru mijiedarbībām sniegtu padziļinātāku priekšstatu par barības tīkla un ekosistēmas

funkcionēšanu kopumā.

Rīgas līcī ir vērtētas ekosistēmas funkcionālās izmaiņas, iekļaujot airkājvēžu grupu kā zooplanktonu raksturojošo elementu (Pecuchet *et al.*, 2020). Tomēr iesāļūdens ekosistēmās, arī kladoceras un virpotāji būtiski ietekmē pirmproducentus (Calbet, 2008) un uzņem enerģiju no mikrobiālās ķēdes (Johansson *et al.*, 2004; Motwani *et al.*, 2018), pildot nozīmīgu lomu ekosistēmā. Tamdēļ, mezozooplanktona FD izmaiņas un vides ekoloģiskā stāvokļa raksturošana būtu veicama, analizējot visu mezozooplanktona indivīdu kopumu.

**Darba mērķis:** Apzināt mezozooplanktona funkcionālo daudzveidību Latvijas jūras ūdeņos, izvērtēt tās ekoloģisko nozīmi ekosistēmā un potenciālu vides stāvokļa novērtēšanā, sniedzot jaunas zināšanas par iesāļūdens ekosistēmu funkcionēšanu.

#### **Darba uzdevumi:**

1. Noteikt Latvijas jūras ūdeņos sastopamās mezozooplanktona cenozes taksonomiskās un funkcionālās daudzveidības ilgtermiņa mainību;
2. Identificēt jūras mezozooplanktona cenozes funkcionālās daudzveidības ietekmējošos vides parametrus (abiotiskos un biotiskos);
3. Noskaidrot bentisko olu šķilšanās aktivitātes ietekmi uz Rīgas līča mezozooplanktona cenozes funkcionālo daudzveidību;
4. Vērtēt mezozooplanktona funkcionālās daudzveidības ekoloģisko nozīmi iesāļūdens ekosistēmā.

#### **Aizstāvēšanai izvirzītās tēzes:**

- Piekrastes un atklāto ūdeņu mezozooplanktona cenozes daudzveidības parametri (sugu skaits, funkcionālo grupu indivīdu skaits, vidējais izmērs un kopējais krājums, funkcionālās daudzveidības indeksi) ilgtermiņā uzrāda atšķirīgu dinamiku;
- Biotiskie faktori (upuru-plēsēju attiecības, konkurence) ir noteicošie Rīgas līča vasaras mezozooplanktona funkcionālās daudzveidības mainībā;
- Rīgas līča mezozooplanktona funkcionālā daudzveidība ir uzskatāmi saistīta ar zooplanktona bentisko olu šķilšanos;
- Mezozooplanktona funkcionālās daudzveidības parametri spēj raksturot pelagiskās dzīvotnes vides kvalitāti pētījuma reģionā.

**Disertācijas nozīmīgākie rezultāti publicēti:****I**

Labuce A., Strake S. (2017) An overview of *Synchaeta* Ehrenberg, 1832 (Rotifera: Monogononta: Synchaetidae) species in the Eastern Gotland Basin, Baltic Sea, with complementary characteristics for the trophi of *S.fennica* Rousselet, 1902 and *S.monopus* Plate, 1889. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences* 66(3):287-294. Autores ieguldījums: 95%. DOI: [10.3176/proc.2017.3.06](https://doi.org/10.3176/proc.2017.3.06)

**II**

Labuce A., Ikaunieca A., Strake S., Souissi A. (2018) Survey of Presence of non-indigenous *Eurytemora carolleea* in the Gulf of Riga (Baltic Sea) Five Years after its First Discovery. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences. Section B. Natural, Exact, and Applied Sciences* 72(4):230-235. Autores ieguldījums: 80%. DOI: [10.2478/prolas-2018-0032](https://doi.org/10.2478/prolas-2018-0032)

**III**

Labuce A., Dimante-Deimantovica I., Tunens J., Strake S. (2020) Zooplankton indicator-based assessment in relation to site location and abiotic factors: a case study from the Gulf of Riga. *Environmental Monitoring and Assessment* 192, 147. Autores ieguldījums: 70%. DOI: [10.1007/s10661-020-8113-9](https://doi.org/10.1007/s10661-020-8113-9) Erratum: Labuce et al. (2020a)

**IV**

Labuce A., Ikaunieca A., Jurgensone I., Aigars J. (2021) Environmental Impacts on Zooplankton Functional Diversity in Brackish Semi-Enclosed Gulf. *Water (Switzerland)*, 13(14): 1881. Autores ieguldījums: 80%. DOI: [10.3390/w13141881](https://doi.org/10.3390/w13141881)

Disertācijā iekļautie npublicētie rezultāti: **V**

Links between bottom-derived recruitment and brackish mesozooplankton diversity.

**Citas zinātniskās publikācijas:**

Tunēns J., Aigars J., Poikāne R., Jurgensone I., Labucis A., Labuce A., Liepiņa-Leimane I., Buša L., Vīksna A. (2022). Stable carbon and nitrogen isotope composition in suspended particulate matter reflects seasonal dynamics of phytoplankton assemblages in the Gulf of Riga, Baltic Sea. *Estuaries and Coasts*. DOI: [10.1007/s12237-022-01071-z](https://doi.org/10.1007/s12237-022-01071-z)

Labuce A., Strake S., I. Dimante-Deimantovica (2020). *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) (Copepoda, Calanoida) in the Gulf of Riga, Baltic Sea—elemental composition and diurnal vertical migration. *Crustaceana*, 93(3-5):447-466. DOI: [10.1163/15685403-00003977](https://doi.org/10.1163/15685403-00003977)

Labucis A., Purina I., Labuce A., Barda I., Strake S. (2017). Spring seasonal pattern of primary production in the Gulf of Riga (Baltic Sea) after a mild winter. *Environmental and Experimental Biology*, 15(4):247-255. DOI: [10.22364/eeb.15.26](https://doi.org/10.22364/eeb.15.26)

### Darba zinātniskā novitāte

Līdz šim veiktie pētījumi Baltijas jūras austrumu daļā, tai skaitā Latvijas jūras ūdeņos, apskatījuši atsevišķu taksonomisko grupu daudzveidību un to izmaiņas abiotisko faktoru ietekmē. Šis ir pirmais pētījums, kas (i) izvērtē ilgtermiņa izmaiņas mezozooplanktona taksonomiskajā un funkcionālajā daudzveidībā, iekļaujot visas mezozooplanktona taksonomiskās grupas (airkājvēžus, kladoceras, virpotājus un meroplanktonu) un (ii) analizē mezozooplanktona daudzveidības ekoloģisko nozīmi Rīgas līča ekosistēmā, ņemot vērā arī biotisko faktoru ietekmi (plēsonība, konkurence, bentāles-pelaģiāles sasaiste).

Promocijas darbā analizēti nacionālā monitoringa dati, lai novērtētu ilgtermiņa izmaiņas mezozooplanktona taksonomiskajā un funkcionālajā daudzveidībā un apzinātu vides faktoru ietekmes (**III un IV raksts**), un trīs atsevišķi pētījumi, kas precizē taksonomisko daudzveidību jūras mezozooplanktona sabiedrībā Latvijas teritorijā (**I un II raksts**) un izvērtē bentāles-pelaģiāles sasaisti Rīgas līcī (**V-nepublicētie rezultāti**). Kopumā plašā empīriskā informācija sniedz vispārīgu izpratni par mezozooplanktona un tā daudzveidības nozīmi iesāļūdēns ekosistēmā, atļaujot izvērtēt tās potenciālo pielietojumu vides stāvokļa novērtēšanā, identificējot gan iespējas, gan izaicinājumus turpmākajam darbam šajā virzienā.

### Vides politikas aktualitāte

Jūras vides politikas jomā aktuālākais Baltijas jūras reģionam saistošais dokuments ir **Jūras Stratēģijas pamatdirektīva 2008/56/EK (JSD)**, kas uzsver nepieciešamību samazināt ietekmes uz dabiskajiem jūras resursiem, lai nodrošinātu ekosistēmas funkcionēšanu ilgtermiņā. JSD galvenais mērķis ir sekmēt laba vides stāvokļa sasniegšanu vai uzturēšanu Eiropas jūrās. JSD nosaka, ka vides stāvoklis jāvērtē pamatojoties uz raksturlielumus (JSD I Pielikums) aprakstošiem indikatoriem. Šis pētījums ir tieši attiecināms uz JSD 1. raksturlieluma “Bioloģiskā daudzveidība tiek saglabāta” (JSD D1) novērtēšanu, kā arī daļēji attiecināms uz 2. raksturlielumu (svešzemju sugas; JSD D2), 4. raksturlielumu (barības ķēdes; JSD D4) un 5. raksturlielumu (eutrofikācija; JSD D5).

**Baltijas jūras rīcības plāns (BJRP)** ir reģionāla līmeņa vienošanās, kas noslēgta starp visām **Baltijas jūras vides aizsardzības komisijas (HELCOM)** dalībvalstīm (tai skaitā Latviju). BJRP ietver bioloģiskās daudzveidības un dabas saglabāšanas sadaļu, kurā noteikts, ka jāveicina tāda ūdens kvalitāte, kas nodrošina ekosistēmas integritāti, struktūru un funkcionēšanu, kā arī plaukstošas un līdzsvarotas augu un dzīvnieku populācijas. Eiropas Savienības **Baltijas jūras reģiona stratēģija un Zaļais Kurss** arī uzliek par pienākumu saglabāt un atjaunot ekosistēmas un bioloģisko daudzveidību. Tomēr, lai saglabātu un atjaunotu, nepieciešama dziļāka izpratne par procesiem un to mijiedarbībām; šis promocijas darbs sniedz informāciju par pelaģiskās dzīvotnes funkcionēšanu, papildinot zināšanu kopumu par jūras vides ekosistēmu.

### Darba praktiskā nozīmība

Ņemot vērā JSD uzstādījumu, ikvienai Eiropas Savienības valstij, tai skaitā Latvijai, katrus sešus gadus ir jānovērtē savu teritoriālo jūras ūdeņu vides stāvoklis. Šis promocijas darbs apkopo autores veiktos darbus periodā no 2014. gada, kas veicinājuši virzību uz šāda novērtējuma iespējamo veikšanu un iekļaušanu ik perioda novērtējumā. Tajā detalizēti atspoguļotas zooplanktona populācijas datu īpatnības un izskaidrota zooplanktona indikatoru un daudzveidības parametru aprēķināšanas metodika.



Kā arī šī promocijas darba rezultāti, kas analizē mezozooplanktona sabiedrības dinamiku, neatraujot to no ekosistēmas konteksta, sniedz iespēju pilnvērtīgāk virzīties uz ekosistēmā balstītu pārvaldību. Tie var kalpot par izejas materiālu vides stāvokļa novērtējumam, apskatot pelaģisko barības tīklu (JSD D4 raksturlieluma ietvarā) un tā funkcionēšanu. Papildus minētajam, veiktie pētījumi ir pamats tālākiem soļiem, lai Latvijā veicinātu jūras resursos balstītas bioekonomikas attīstību. Ilgstpējīga jūras bioekonomikas izaugsme tiek saistīta tieši ar barības ķēžu zemāko posmu resursu viedu izmantošanu, jo nepieciešams būtiski mainīt tradicionālās zvejniecības ietekmi uz ekosistēmu.

### Dissertācijas pētījuma iestrāde un rezultātu aprobācija

Promocijas darbs sastāv no trīs pētījumiem, kuros analizēti īstermiņa dati, un diviem pētījumiem, kuros apkopoti un analizēti ilgtermiņa monitoringa dati. Izmantotie dati iegūti Latvijas Hidroekoloģijas institūtā kopš 1993. gada. Autores ieguldījums datu ieguvē, kvalitātes pārbaudē un datu bāzes uzturēšanā ir, sākot ar 2007. gadu.

### Konferences:

1) Latvijas Universitātes 78. starptautiskā zinātniskā konference, Rīga, Latvija. 24.01.2020., mutisks referāts.

Labuce A. "Mezozooplanktona funkcionālā daudzveidība, un tās ietekmējošie faktori Rīgas līcī".

2) Latvijas Universitātes 77. starptautiskā zinātniskā konference, Rīga, Latvija. 01.02.2019., mutisks referāts.

Labuce A., Strāķe S., Tunēns J. "Zooplanktona populācijas parametru (vidējais izmērs un kopējā biomasa) izmantošana kā indikators pelaģisko barības ķēžu un eutrofikācijas ietekmes novērtēšanai: HELCOM pamat-indikatora MSTS pielietojums Rīgas līcī".

3) Use of molecular-genetic and morphological methods to study the taxonomy, phylogeny, biogeography, and ecology of *Eurytemora* species, Sanktpēterburga, Krievija. 13.-17.05.2019., mutisks referāts.

Labuce A., Ikauniece A., Strake S., Souissi A. "Survey of Presence of non-indigenous *Eurytemora carolleea* in the Gulf of Riga (Baltic Sea) Five Years after its First Discovery".

4) Latvijas Universitātes 76. zinātniskā konference, Rīga, Latvija. 30.01.2018., mutisks referāts.

Labuce A., Strāķe S. "Rīgas līcī dominējošo kopepodu populācijas dinamikas atšķirības saistībā ar nārstošanas stratēģijas īpatnībām".

5) 3rd ICES/PICES Early Career Scientist Conference "Climate, Oceans and Society: Challenges & Opportunities", Busan, Dienvidkoreja. 30.05.-2.06.2017., mutisks referāts.

Labuce A., Strake S. "Effect of variability in environmental conditions on Baltic Sea Calanoid Copepod egg bank and recruitment".

6) Latvijas Universitātes 74. zinātniskā konference, Rīga, Latvija. 01.02.2016., mutisks referāts.

Labuce A., Strāķe S., Ikauniece A. "Kopepoda *Eurytemora affinis* populācija Rīgas līcī".

7) Plankton Resting Stage Workshop "Geological, Ecological and Evolutionary Perspectives", Tvärminne zooloģiskā stacija, Hanko, Somija. 5.-8.10.2015., stenda referāts.

Labuce A. "Effect of variability in environmental conditions on Baltic Sea Calanoid Copepod egg bank and recruitment. Preliminary results".

8) 10th Baltic Sea Science Congress, Rīga, Latvija. 15.-19.06.2015., stenda referāts.

Labuce A., Strake S. "Seasonal and spatial occurrence and development of zooplankton benthic eggs under various environmental conditions in sediments of the Gulf of Riga, Baltic Sea".

#### **Mobilitāte/Kursi:**

- LNB izstrādātā izglītības programma "Atvērtā zinātne un zinātnes komunikācija", Rīga (Latvija), 76H periodā 04.10.-20.12.2021.
- EUMETSAT organizēti praktiskie kursi "Using the Copernicus Marine Data Stream for Ocean Applications". Rīga (Latvija), 16.04.-20.04.2018.
- Starptautiskā vasaras skola "Impact of Climate Change on the Marine Environment with special focus on the role of Changing Extremes", organizatori "Baltic Ecosystem Adaptive Management" (BEAM) un Baltic Earth programma, Askö (Zviedrija), 24.08.-30.08.2015.
- DEST Taxonomy Training Expert-in-training kursi "Morphology, taxonomy and identification of Rotifera", zin. vadītājs Dr. Hendrik Segers, Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brussels (Beļģija), 02.11.-07.11.2014. Rezultējies promocijas darba **I rakstā**.
- Stažēšanās Universitē Lille, Sciences et Technologies, Laboratory of Oceanography and Geosciences, OSMOZE programmas ietvarā, Bolougne-sur-Mer (Francija), zin. vadītājs Prof. Sami Souissi (3 nedēļas), 04.11.-30.11.2011. Rezultējies promocijas darba **II rakstā**.

#### **Darbā iekļauti rezultāti, kas izstrādāti sekojošos projektos:**

- LVFAFA finansētais projekts Nr.1-08/145/2017 "Pelaģisko indikatoru izstrāde LV jūras ūdeņu vides stāvokļa novērtējumam", 2016.-2017.g.
- Līgums ar VARAM Nr.IL/106/2017, finansēts no Eiropas Savienības Eiropas Jūrlietu un zivsaimniecības fonda Rīcības programmas zivsaimniecības attīstībai 2014.-2020.gadā prioritātes „Veicināt integrētās jūrlietu politikas īstenošanu” atbalstāmā pasākuma „Zināšanu uzlabošana jūras vides stāvokļa jomā” projekta Nr. 17-00-F06803-000001, 2017.-2022.g.
- Valsts Pētījumu programma 2014-2017 "Latvijas ekosistēmu vērtība un tās dinamika klimata ietekmē", 2014.-2017.g.
- LR Izglītības un zinātnes ministrijas un Francijas Ārlietu ministrijas "Osmozis" programmas apstiprināts projekts (Līguma Nr. 10-13/11)

## 2. LITERATŪRAS APSKATS

### 2.1. Bioloģiskā daudzveidība

Bioloģiskā daudzveidība kā termins pirmo reizi pieminēts Raymond F. Dassmann sarakstītajā grāmatā “Citāda veida valsts” (angļu val. “*A Different Kind of Country*”), bet kā vides stāvokļa raksturlielums tā tika aktualizēta ar 1992. gadā Riodežaneiro pieņemto Konvenciju par bioloģisko daudzveidību (turpmāk: Rio Konvencija). Rio Konvencija definē, ka “bioloģiskā daudzveidība nozīmē dzīvo organismu formu dažādību visās vidēs, tai skaitā sauszemes, jūras un citās ūdens ekosistēmās un ekoloģiskajos kompleksos, kuru sastāvdaļas tās ir”. Rio Konvencija, kā arī zinātniskais izdevums “Bioloģiskā daudzveidība un ekosistēmas funkcijas” (angļu val. “*Biodiversity and Ecosystem Function*”) (Schulze and Mooney, 1994) palielināja interesi par bioloģiskās daudzveidības mainību un nozīmi ekosistēmās (piem., Naeem *et al.*, 1994; Tilman *et al.*, 1996). Kā rezultātā tā tika apskatīta ne tikai kā vienmēr ietekmētais faktors, bet arī kā ekosistēmas funkcionēšanas noteicošais/ietekmējošais faktors (pārskats pēc van der Plas, 2019). Lai gan jānorāda, ka barības tīkla un sugu mijiedarbības izpētē hipotēze “daudzveidība-stabilitāte” (angļu val. “*diversity-stability*”) tika apspriesta jau krietni agrāk (Odum, 1953; MacArthur, 1955), un tā rezultējusies debatēs un kontrastējošos viedokļos, bez vienotas izpratnes vēl šodien (McCann, 2000; Gravel *et al.*, 2016).

Ekoloģijā valda uzskats, ka starp bioloģisko daudzveidību un ekosistēmas funkcionēšanu un tās ilgtspējību pastāv pozitīva korelācija (Heydari *et al.*, 2020, un tur minētās atsauces). Šī sakarība izceļ bioloģiskās daudzveidības dažādo aspektu (parametru) lomu ekosistēmas multifunkcionalitātes – ekosistēmas funkciju un ar tām saistīto pakalpojumu – nodrošināšanā (2.1. attēls).

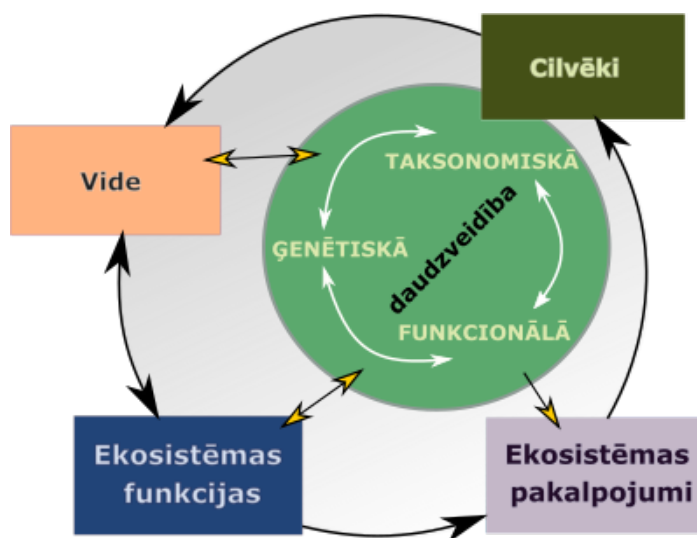
Bioloģisko daudzveidību var izteikt trīs dažādos parametros (Swenson, 2014; van der Plas, 2019):

1. taksonomiskā daudzveidība
2. funkcionālā daudzveidība
3. ģenētiskā (filoģenētiskā) daudzveidība.

Visi trīs bioloģiskās daudzveidības parametri ir savstarpēji saistīti, bet, analizēti atsevišķi, tie raksturo dažādus daudzveidības aspektus.

Taksonomiskā daudzveidība balstās uz tradicionālo organismu klasificēšanu taksonos, pamatojoties uz vispār pieņemto bioloģisko nomenklatūru. Taksonomiskās daudzveidības pamatvērtība ir taksonu (visbiežāk sugu vai ģinšu līmenī) skaits. Taksonomiskā daudzveidība tiek aprēķināta, izmantojot sugu bagātības (angļu val. “*species richness*”) vai sugu daudzveidības (angļu val. “*species diversity*”) indeksus. Kā piemēru tās aprakstīšanai var minēt Šenona un Simpsona indeksus (Shannon, 1948; Simpson, 1949; Hill, 1973), kas ir plaši pielietoti ekoloģijā, bet to aprēķins balstās uz pieņēmumiem, ka visi taksoni un visi indivīdi ir līdzvērtīgi (Mouchet *et al.*, 2010).

Funkcionālā daudzveidība, savukārt, ņem vērā organismu funkcionālās atšķirības, atmetot pieņēmumu, ka visi indivīdi ir līdzvērtīgi. Tā atspoguļo nodrošināto funkciju daudzumu un vienmērīgumu ekosistēmā, ņemot vērā taksona vai populācijas īpašības, piemēram, izmēru, barošanās veidu, aizsardzības stratēģijas, pārvietošanās īpatnības un citas (Litchman *et al.*, 2013).



**Attēls 2.1:** Bioloģiskās daudzveidības koncepta diagramma. Attēls pielāgots no Heydari *et al.* (2020). [CC BY 4.0]

**Figure 2.1:** The concept of biodiversity. Diagramm adapted from Heydari *et al.* (2020). [CC BY 4.0]

Funkcionālās daudzveidības izvērtējums sniedz ekoloģiski nozīmīgāko informāciju, kas ļauj izprast procesus un savstarpējās mijiedarbības (Petchey and Gaston, 2002; Mason *et al.*, 2013).

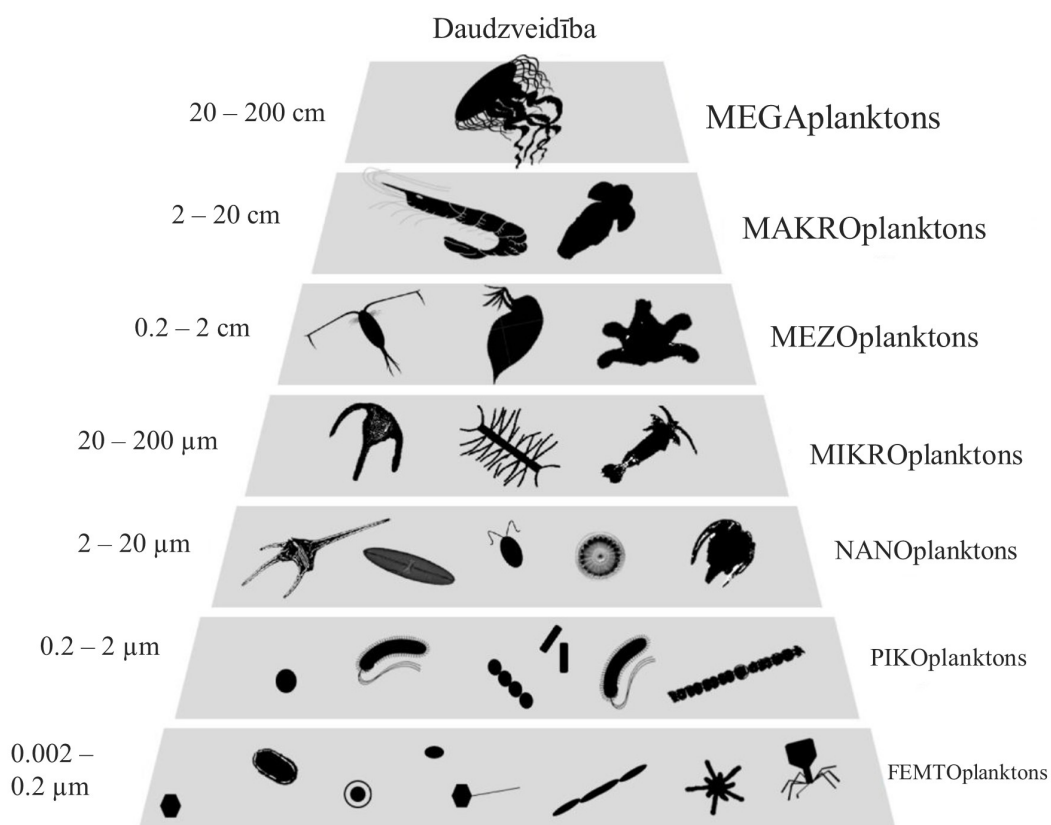
Ģenētiskā daudzveidība raksturo evolūcijas gaitu. Tā bieži tiek izmantota arī populācijas līmenī, skaidrojot konkrētā reģiona populācijas evolūciju un to pazīmju izveidi (Bucklin, 2000). Ģenētiskās daudzveidības analīze sniedz arī iespēju identificēt kriptisko (morfoloģiski līdzīgo) sugu klātbūtni (Lee, 2000; Cabrol *et al.*, 2016).

## 2.2. Zooplanktona daudzveidība

Zooplanktons ir ūdens masā dreifējoši dzīvnieki, kuriem ir ierobežotas spējas pretoties ūdens straumēm un plūsmām, tomēr gandrīz visi zooplanktona organismi ir spējīgi aktīvi kustēties (Lalli and Parsons, 1997). Zooplanktons ietver gan fagotrofiskos viensūņus, gan daudzšūņu organismus, tai skaitā tādus, kas visu savu dzīvi pavada planktona stadijā – holoplanktonu, kā arī tādus, kas tikai daļu dzīves pavada planktoniskā stadijā – meroplanktonu (piemēram, bentisko organismu kāpuri, zivju olas un kāpuri, medūzas). Zooplanktona kopums sastāv no daudz dažādu taksonu pārstāvjiem; kā vieni no biežāk sastopamajiem būtu jāmin **Crustacea**, **Rotifera**, **Cnidaria**, **Mollusca**, **Tunicata**. Kopumā ņemot, zooplanktona sastāvā ir organismi ar plaša spektra morfoloģiskām, uzvedības un funkcionālajām atšķirībām, kā arī organismi ar dažādām dzīves stratēģijām un ekoloģiskās nišas prasībām (Teodosio and Barbosa, 2020).

Kā vienu no galvenajām zooplanktona organisma pazīmēm jāmin tā izmērs (Litchman *et al.*, 2013). Zooplanktona izmēra diapazons ir plašs (2.2. attēls), sākot no mikroskopiskiem viensūņiem dažu mikronu lielumā līdz Cnidaria tipa scifozoju medūzām 2 m diametrā. Zooplanktona organismus pēc to izmēra iedala sekojošās izmēru klasēs (Lalli and Parsons, 1997): nano- no 2 līdz 20  $\mu\text{m}$ , mikro- no 20 līdz 200  $\mu\text{m}$ , mezo- no 200  $\mu\text{m}$  līdz 20 mm, makro- no 2 līdz 20 cm, mega- no 20 līdz 200 cm.

Šī darba galvenais pētījuma objekts ir mezozooplanktona grupa; tā ietver vēžveidīgos holoplanktona organismus – **Copepoda** jeb airkājvēžus (turpmāk: airkājvēži) un **Cladocera** jeb ūdens



**Attēls 2.2:** Shematisks planktona izmēru grupu attēlojums. Attēls no Colombet *et al.* (2020), tulkots latviski. [CC BY 4.0]

**Figure 2.2:** Schematic representation of plankton size classes by Colombet *et al.* (2020), translated in Latvian. [CC BY 4.0]

blusas jeb kladoceras (turpmāk: kladoceras), kā arī Rotifera jeb virpotāju tipa (turpmāk: virpotāji) taksonus un citus holoplanktona organismus (piemēram, Tunicata apakštipa organismus). Mezozooplanktona sastāvā ietilpst arī meroplanktoniskie kāpuri, piemēram, Bivalvia jeb divvāku gliemenes, Polychaeta jeb daudzstārpu un sesīlā vēžveidīgā *Amphibalanus* jeb jūras zīles kāpurus.

Vēl kā svarīgās zooplanktona pazīmes ir jāmin barošanās veids, vairošanās stratēģija un pārvietošanās īpatnības (Kjørboe, 2011; Litchman *et al.*, 2013). Visas šīs pazīmes, kombinācijā ar izmēru, tiešā veidā raksturo organisma vietu barības ķēdē un nosaka potenciālos tā upurus un plēsējus. Tomēr šo pazīmju izpausmes var variēt atkarībā no vides faktoriem gan starp taksonu grupām, gan vienas taksona grupas ietvaros (pat ģints un sugas līmenī). Katra taksona izpausto pazīmju kombinācija nosaka tā funkciju jeb lomu ekosistēmā atkarībā no konkrētā vides stāvokļa, un papildus informācijai par to "Kas ir šī suga?" atbild arī uz jautājumu "Ko tā dara?". Attiecīgi, ekoloģiskajos pētījumos taksonomiskā klasifikācija nespēj sniegt pilnvērtīgu informāciju, un lielākoties tas nav piemērotākais organismu klasificēšanas veids, piemēram, barības tīkla analīzē un ekosistēmas modelēšanā, jo tieši funkcionālā loma un savstarpējā iedarbība starp trofiskajiem līmeņiem ir nozīmīga.

Augu ekoloģija bija pirmā nozare, kuras pētījumos funkcionālā klasifikācija tika teorijā atīstīta un praksē pielietota (Lavorel and Garnier, 2002; McGill *et al.*, 2006; Westoby and Wright, 2006). Ūdeņu ekosistēmas pētījumos funkcionālās klasifikācijas izvērtēšanas metodes sāka pie-

lietot nedaudz vēlāk (Barnett *et al.*, 2007; Litchman *et al.*, 2013; Litchman and Klausmeier, 2008). Lai gan jānorāda, ka ūdeņu organismu funkcionālās daudzveidības pētījumu skaits ir strauji audzis pēdējos piecpadsmit gadus (piemēram, Reynolds *et al.*, 2002; Barnett *et al.*, 2007; Litchman and Klausmeier, 2008; Litchman *et al.*, 2013; Barton *et al.*, 2013; Magnus *et al.*, 2014; Gamfeldt *et al.*, 2015; Pomerleau *et al.*, 2015; Hébert *et al.*, 2017), apstiprinot tās pētniecisko un praktisko nozīmi nozarē. Tomēr par funkcionālās klasifikācijas un funkcionālās daudzveidības novērtēšanas pētījumu objektu visbiežāk izmantoti vēžveidīgie, it īpaši airkājvēži (Gomes *et al.*, 2019), kas ir visplašāk izplatītā un sastopamā mezozooplanktona grupa jūras vidē, bet sezonāli dominējoša arī saldūdeņos (Mauchline, 1988). Virpotāju, kā arī želejveidīgā-planktona (piemēram, Tunicata apakštipa Appendicularia klases taksoni) vai meroplanktona iekļaušana šāda veida pētījumos ir ievērojami retāka, jo to pazīmes globālā mērogā nav harmonizētas pēc vienotas metodikas (kā tas ir airkājvēžu gadījumā, sk. Brun *et al.*, 2017), tāpēc veiktie pētījumi, kas iekļauj arī virpotājus, meroplanktonu un citus taksonus, nereti nav salīdzināmi.

### 2.3. Baltijas jūras mezozooplanktons

Baltijas jūra nav tipiska jūras dzīvotne, jo to ļoti ietekmē saldūdens ieplūdes. Tā tiek klasificēta kā iesāļūdens (angļu val. "brackish") jūra. Baltijas jūras ekosistēmā līdzvērtīgu vietu aizņem gan airkājvēži (kas ir jūrās un okeānos dominējošā grupa), gan kladoceras un virpotāji (kuri tipiski dominē saldūdeņos) un meroplanktona grupas organismi (kuru klātbūtni veicina Baltijas jūras seklums un ciešā bentāles-pelaģiāles sasaiste) (Ojaveer *et al.*, 2010; Telesh *et al.*, 2015; Winder and Varpe, 2020). Līdz ar to par Baltijas jūras mezozooplanktona funkcionālo daudzveidību un tās ekoloģisko nozīmi grūti spriest tikai pēc airkājvēžu grupas vai pēc pētījumiem citviet, un pilnīgākai izpratnei par ekosistēmu un tās procesiem nepieciešama lokāla visu taksonomisko grupu aptveroša izpēte.

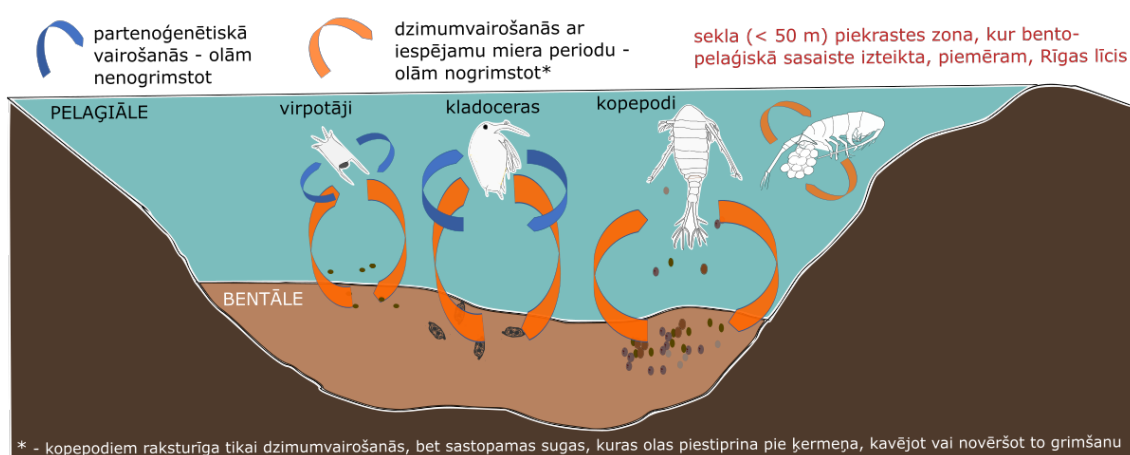
Baltijas jūra 1980-to gadu beigās piedzīvoja krasas izmaiņas funkcionēšanā jeb tā saukto "režīma maiņu", kas ietekmēja teju visus barības tīkla trofiskos līmeņus. Tās rezultātā strauji izmainījās arī mezozooplanktona cenoze no salīdzinoši pilnvērtīgāku un izmēros lielāku sugu dominances (airkājvēži *Pseudocalanus*) uz sīkākiem organismiem (airkājvēžiem *Acartia* un *Temora*) (Möllmann *et al.*, 2009). Šīs izmaiņas nebija viena konkrēta faktora ietekme, bet gan klimatisko, fizikāli-ķīmisko, antropogēno un bioloģisko faktoru mijiedarbība (Alheit *et al.*, 2005; Peters, 2006; Möllmann and Diekmann, 2012; Tomczak *et al.*, 2021).

Liela ietekme bija mitrajam klimatam 1980-tajos gados un stagnācijas periodam (no 1977. līdz 1992. gadam) (Hänninen *et al.*, 2000), kura laikā Baltijas jūrā nieplūda sāļais un ar skābekli bagātais ūdens no Ziemeļjūras, rezultējoties pakāpeniskā sāļuma samazinājumā un skābekļa trūkumā dziļajos jūras slāņos (Snoeijs-Leijonmalm and Andrén, 2017). Kā arī kopš 1980-to gadu beigām, novērojams ūdens temperatūras pieaugums (Möllmann *et al.*, 2005). Izmaiņas sāļuma un temperatūras režīmā veicināja eirihalīnu un eiritermu sugu (kā piemēram *Acartia* un *Temora*) intensīvāku attīstību, savukārt skābekļa trūkums dziļākos slāņos ietekmēja sugas, kuras ontogēnētiskās attīstības laikā veic izteiktu vertikālo migrāciju, kā tas ir airkājvēža *Pseudocalanus* gadījumā. Respektīvi, pieaugušie indivīdi uzturas dziļajos slāņos, kur arī vairojas, bet pazeminātā skābekļa koncentrācijas ietekmē, samazinājās to vairošanās rādītāji (Schmidt *et al.*, 2003).

Sugu izdzīvošana mainīgos vides apstākļos ir cieši saistīta ar to vairošanās stratēģiju. Air-

kārvēžu grupā sastopamas divas vairošanās stratēģijas: 1) brīvā olu nēršana un 2) olu maisu nēršana (Mauchline, 1988). Sugām, kas olas nērš brīvi ūdens kolonā ir augstāki vairošanās rādītāji, bet arī augsta olu un kāpuru mirstība. Savukārt sugas, kuru mātītes olas nēsā līdz olu maisos, lai gan uzrāda zemākus vairošanās rādītājus, iznēsā olas tām nepieciešamajā vidē, tādējādi tās sargājot. Visbiežāk šādas aizrkārvēžu mātītes uzturas tumšajos ūdens slāņos, slēpjoties no plēsējiem, jo ar olu maisiem tās ir īpaši pamanāmas vizuāli medījošajām planktonēdājām zivīm (Vuorinen, 1987; Schmidt *et al.*, 2003; Holliland *et al.*, 2012).

Baltijas jūrā airkārvēži ir tikai daļa no mezozooplanktona cenozes. Kladoceras un virpotāji nereti pavasaros un vasarās ir dominējošās grupas gan skaitā, gan biomasā (Telesh *et al.*, 2015). Abas šīs organismu grupas pie labvēlīgiem vides apstākļiem vairojas partenogēnētiski, nodrošinot strauju populācijas pieaugumu, savukārt airkārvēžiem raksturīga tikai dzimumvairošanās (2.3. attēls), un to olām nepieciešams ilgāks laiks attīstībai.



**Attēls 2.3:** Teorētisks shematiskais attēlojums mezozooplanktona vairošanās stratēģijām un to sasaistei ar bentisko dzīvotni (bentāli).

**Figure 2.3:** A theoretic scheme about reproduction strategies of mesozooplankton and their link to benthic habitat.

## 2.4. Zooplanktons Latvijas teritoriālajos jūras ūdeņos

Rīgas līča mezozooplanktona cenoze ir salīdzinoši ar viszemāko taksonomisko daudzveidību Baltijas jūrā (Ojaveer *et al.*, 2010). Tai raksturīga saldūdens un tipisko iesālūdens sugu klātbūtne, kā piemēram, saldūdens kladoceras Daphniidae, Sididae un Chydoridae, kā arī saldūdens virpotāji no *Asplancha*, *Brachionus* un *Notholca* ģintīm. Virpotāju taksoni ir īpaši bieži sastopami piekrastes reģionos, kur tie var sastādīt līdz pat 95% zooplanktona biomasas (Telesh, 2004; Ojaveer *et al.*, 2010), uzrādot arī visaugstāko daudzveidību tieši upju ieteku tuvumā.

Savukārt Austrumgotlandes baseinā vairāk sastopamas iesālūdens, kā arī jūras mezozooplanktona sugas (2.1 tabula), piemēram, airkārvēžu *Pseudocalanus* un *Centropages* ģints pārstāvji. Šāda dinamika izteikti parāda Baltijas jūras sāļuma gradienta ietekmi uz zooplanktona cenozi, kā arī uz pelagiskā barības tīkla funkcionālo grupu sadalījumu atšķirībām starp tuvu esošiem reģioniem.

Indivīdu taksonomiskā identifikācija nereti ir problemātiska, jo zooplanktona sabiedrībā ir sastopamas pēc izskata ļoti līdzīgas sugas, kā arī "kriptiskās sugas" (angļu val. "*cryptic species*"), kas morfoloģiski ir identiskas, bet ģenētiski attālas un uzskatāmas par atsevišķām

sugām (Bickford *et al.*, 2007). Tomēr zooplanktona cenozes monitoringa metodes Baltijas jūrā uz šo brīdi ietver klasisku taksonomiskās identifikācijas pieeju (HELCOM, 2017), un ne ģenētiskās analīzes, ne padziļinātas morfoloģiskās analīzes tradicionālā monitoringa programmā nav iekļautas. Līdz ar to lielā mērā dati par sastopamo sugu skaitu ir atkarīgi no katra taksonomista iemaņām, pieredzes un zināšanām (Austen *et al.*, 2016), kā rezultātā kopējais sastopamo taksonu skaits nereti tiek novērtēts par zemu.

**Tabula 2.1:** Mezozooplanktona sastopamo sugu saraksts Baltijas jūras austrumu daļai (RL – Rīgas līcis; AGB - Austrumgotlandes baseins). Dati no Latvijas Hidroekoloģijas institūta periodā 1993-2021. X - norāda taksona klātbūtni konkrētajā Baltijas jūras apakšbaseinā.

**Table 2.1:** Species list of mesozooplankton found in Eastern regions of the Baltic Sea (RL - the Gulf of Riga; AGB - Baltic Proper, Eastern Gotland Basin). Data from Latvian Institute of Aquatic Ecology covering period 1993-2021. X - indicates presence of taxa in the subbasin.

Taksons1	Taksons2	Saīsinājums	RL	AGB
<b>CRUSTACEA CLADOCERA</b>				
<i>Bosmina</i>	<i>coregoni</i>	Bos	X	X
<i>Bosmina</i>	<i>longirostris</i>	Bos	X	X
<i>Cercopagis</i>	<i>pengoi</i>	Cerc	X	X
Chydoridae			X	
Daphniidae			X	
<i>Evadne</i>	<i>anonyx</i>	Evad	X	X
<i>Evadne</i>	<i>nordmanni</i>	Evad	X	X
<i>Pleopis</i>	<i>polyphemoides</i>	Pleo	X	X
<i>Podon</i>	<i>intermedius</i>	Pleo	X	
<i>Podon/Pleopis</i>	sp	Pleo	X	X
Sididae			X	
<b>CRUSTACEA COPEPODA</b>				
<i>Acartia</i>	<i>bifilosa</i>	AcSpp	X	X
<i>Acartia</i>	<i>longiremis</i>	AcSpp	X	X
<i>Acartia</i>	<i>tonsa</i>	AcSpp	X	X
<i>Centropages</i>	sp	Cent	X	X
<i>Centropages</i>	<i>hamatus</i>	Cent		X
Cyclopoida		Cycl	X	
<i>Eurytemora</i>	<i>affinis</i>	Eury	X	X
<i>Eurytemora</i>	<i>carolleeae*</i>	Eury	X	X
Harpacticoida		Harp	X	X
<i>Limnocalanus</i>	<i>macrurus</i>	Limn	X	X
<i>Pseudocalanus</i>	sp	Pseud	X	X
<i>Pseudocalanus</i>	<i>elongatus</i>	Pseud		X
<i>Temora</i>	<i>longicornis</i>	Tem	X	X
<b>ROTIFERA</b>				
<i>Asplancha</i>	<i>priodonta</i>	Aspla	X	
<i>Brachionus</i>	<i>angularis</i>	Brach	X	
<i>Brachionus</i>	<i>calyciflorus</i>	Brach	X	
<i>Brachionus</i>	<i>diversicornis</i>	Brach	X	
<i>Brachionus</i>	<i>quadridentatus</i>	Brach	X	
<i>Brachionus</i>	sp	Brach	X	



<i>Keratella</i>	<i>cochlearis</i>	KerCoch	X	X
<i>Keratella</i>	<i>cruciformis</i>	KerCruc	X	X
<i>Keratella</i>	<i>quadrata</i>	KerQua	X	X
<i>Keratella</i>	<i>testudo</i>	KerCruc	X	
<i>Notholca</i>	<i>acuminata</i>		X	X
<i>Synchaeta</i>	<i>baltica</i>	SySpp	X	X
<i>Synchaeta</i>	<i>fennica</i>	SySpp	X	X
<i>Synchaeta</i>	<i>monopus</i> <sup>†</sup>	SySpp	X	X
<i>Synchaeta</i>	<i>triophthalma</i> <sup>*</sup>	SySpp		X
<i>Synchaeta</i>	sp. <sup>‡</sup>	SySpp	X	
VARIA - citi				
<i>Amphibalanus</i>		Amph	X	
Bivalvia		Bic	X	X
<i>Fritillaria</i>	<i>borealis</i>	Fritt		X
<i>Oikopleura</i>	<i>dioica</i>			X
Gastropoda		Gast	X	X
Mysidae			X	
Polychaeta		Poly	X	X

\* sugas klātbūtne Latvijas teritoriālajos ūdeņos precizēta promocijas darbā iekļautajos pētījumos

<sup>†</sup> bet skatīt Wilke *et al.* (2019) pētījumu, kurā apšaubīta *S.monopus* taksona leģitimitāte

<sup>‡</sup> *S. cf. oblonga*, *S. cf. pectinata* un, iespējams, citas *Synchaeta* sugas

Atsevišķās valstīs tiek pielietota arī automātiskā attēlu skenēšanas identifikācija, kas samazina nepieciešamo laiku un izmaksas zooplanktona paraugu analīzēm, bet šobrīd tā vēl ir tehnoloģiski limitēta un to iestatīšana balstās uz ekspertu-taksonomistu norādījumiem. Tomēr nākotnes monitoringa nepieciešamībām automātiskās un pusautomātiskās metodes būs ērts un praktisks rīks, lai novērtētu vides stāvokli, neiedziļinoties katra indivīda identifikācijā, bet izstrādājot automātiskos algoritmus konkrētu indikatoru nepieciešamībām (piemēram, Uusitalo *et al.*, 2016; Pitois *et al.*, 2021).

Identifikācijā sarežģītākie mezozooplanktona sabiedrības taksoni ir mīkstmiesīgie virpotāji *Synchaeta*, atsevišķu kladoceru dzimtu pārstāvji, meroplanktona grupas organismi un kriptiskās sugas, piemēram, *Eurytemora* (*E.affinis* un *E.carolleae*). Baltijas jūras reģionā ir veikti atsevišķi pētījumi, kuros *Synchaeta* ģints indivīdi identificēti līdz sugai (piemēram, Arndt *et al.*, 1990; Johansson, 1992; Ikaunieca, 2001; Werner and Auel, 2004; Telesh *et al.*, 2009; Lokko *et al.*, 2014), tomēr tie visi ir veikti piekrastes ūdeņos. Atklātajos ūdeņos padziļināta virpotāju daudzveidības analīze iztrūkst visā Baltijas jūrā (Mironova *et al.*, 2008). Attiecībā uz mīkstmiesīgo *Synchaeta* datu pieejamību sugas līmenī, novērots, ka lielākā daļa pētījumu ziņo vai nu visbiežāk sastopamās *S.baltica* un/vai *S.monopus* (piemēram Ojaveer *et al.*, 1998; Dippner *et al.*, 2000; Kornilovs *et al.*, 2004) vai nenosaka sugas, atstājot taksona nosaukumu ģints līmenī. Ojaveer *et al.* (2010) arī uzsver, ka mikrozooplanktons (ciliāti un virpotāji) ir visdaudzveidīgākā (sugu skaita ziņā) zooplanktona grupa Baltijas jūrā, bet tās patiesā daudzveidības aplēse nav zināma, jo pētījumos tā netiek pietiekami analizēta. Šī promocijas darba **I raksts**, kura rezultātu apraksts iekļauts 4.1.1. nodaļā, precīzē virpotāju *Synchaeta* sugu sastopamību Austrumgotlandes baseina piekrastē un papildina *S.monopus* un *S.fennica* sugu morfoloģiskos aprakstus.

Morfoloģiski sarežģīti identificējamas ir arī *Eurytemora affinis* kriptisko sugu kompleksā iekļautās sugas. *E.affinis* ir tipisks estuāriju kalanoīdais airkājvēzis (Calanoida Copepoda). Tas

apdzīvo iesāļūdens un saldūdens ekosistēmas viscaur ziemeļu puslodē un ir atzīts par sugu kompleksu, kas ietver sevī vairākas morfoloģiski ļoti līdzīgas sugas (Lee, 2000; Lee and Frost, 2002; Winkler *et al.*, 2011; Sukhikh *et al.*, 2013). Šī promocijas darba **II raksts**, kura rezultāti arī aprakstīti 4.1.1. nodaļā, pievēršas relatīvi nesen aprakstītas, no *E.affinis* kriptisko sugu kompleksa atdalītas sugas – *Eurytemora carolleeae* (Aleksseev and Souissi, 2011) – sastopamībai Rīgas līcī. Par *E.carolleeae* izcelsmes reģionu tiek uzskatīta Ziemeļamerika, bet tā ir konstatēta arī vairākās vietās Baltijas jūrā (Sukhikh *et al.*, 2013), tai skaitā Rīgas līcī, kurā 2008. gadā ievāktos paraugos novērots neliels apjoms (2-7% morfoloģiski analizētie) tās indivīdu.

*E.carolleeae* uzrāda augstākus vairošanās rādītājus (Beyrend-Dur *et al.*, 2009; Pierson *et al.*, 2016) un garāku dzīvildzi pieaugušajiem indivīdiem (Beyrend-Dur *et al.*, 2009), salīdzinot ar vietējo *E.affinis*. Kā rezultātā tā spēj strauji izplatīties, it īpaši kontinentālo ūdeņu baseinos (Lee and Petersen, 2003) un ir uzskatāma par konkurentu vai pat apdraudējumu vietējām *E.affinis* populācijām.

## 2.5. Zooplanktons kā vides stāvokļa indikators

Zooplanktona populāciju parametru dinamikas un to saistības ar vides faktoriem pārveidošana par praktiski pielietojamiem indikatoriem ūdens ekosistēmu vides stāvokļa noteikšanai ir aktuāls jautājums vismaz pēdējos 10 gadus (Gorokhova *et al.*, 2013, 2016; Bedford *et al.*, 2018; Chiba *et al.*, 2018; McQuatters-Gollop *et al.*, 2019), tomēr lielākoties pētījumi ir rezultējušies ar lokāla mēroga vides indikatoriem. Līdz ar to, lai integrētu zooplanktona populācijas parametrus vides stāvokļa novērtēšanā, ir nepieciešama konkrētā ūdens baseina izpēte ar detalizētu indikatoru testēšanu.

### 2.5.1. Pelaģiskā dzīvotne (bioloģiskā daudzveidība un barības tīkli)

Baltijas jūra ir izrādījusies problemātiska pelaģisko un barības ķēdi raksturojošo indikatoru izstrādes jomā (Gorokhova *et al.*, 2016), jo topogrāfiskās barjeras un izteiktais sāļuma gradients, kā arī sezonālā mainība ietekmē vides apstākļus pat tuvu esošos Baltijas jūras reģionos (Snoeijs-Leijonmalm and Andrén, 2017), kā rezultātā tajos ievērojami atšķirīga gan pelaģiskā, gan arī bentiskā dzīvotne. Planktona taksonomiskais sadalījums un to ekoloģiskā loma arī var krasi atšķirties starp šādiem reģioniem.

Par visefektīvākajiem pelaģiskās dzīvotnes un tās barības ķēdes stāvokļa indikatoriem tiek uzskatīti dzīvības-formu indeksi (angļu val. “*life-form indices*”) (McQuatters-Gollop *et al.*, 2019). Bet Baltijas jūras zooplanktona cenozē sastopamie taksoni ir salīdzinoši vienveidīgāki nekā izteiktā sāļūdens vai saldūdens ekosistēmā. Līdz ar to līdzšinējie mēģinājumi izveidot zooplanktona dzīvības-formu indeksu, kas raksturotu pelaģisko dzīvotni vai barības ķēdes stāvokli, ir rezultējušies tikai vienā indikatorā (Gorokhova *et al.*, 2016).

Indikators “zooplanktona vidējais izmērs un kopējais krājums” (angļu val. “*Mean size Total Stock*”; turpmāk: MSTS) ir izveidots, lai novērtētu vides stāvokli atklāta tipa ūdeņos, ņemot vērā augēdāju jeb herbivoro zooplanktona taksonu izmēru un to sastādīto kopējo krājumu (Gorokhova *et al.*, 2013; HELCOM, 2018). Tas raksturo JSD D1 (bioloģiskā daudzveidība) un D4 (barības ķēdes) kvalitatīvos raksturlielumus, un par labu vides stāvokli atzīst situāciju, kad zooplanktona populācijā dominē liela izmēra organismi, nodrošinot piemērotu un kvalitatīvu

barību planktonēdājām zivīm, tai pat laikā mazinot eitrofikācijas izraisītos efektus, lielos apjomos izēdot fitoplanktonu. MSTs indikators ir testēts vairākos Baltijas jūras apakšbaseinos, un ir pierādījies, ka tas adekvāti atspoguļo reņģes *Clupea harengus membras* populācijas izmaiņas (Jernberg *et al.*, 2017) un zooplanktona taksonomisko daudzveidību (Simm *et al.*, 2014). Tomēr MSTs indikatora uzvedība un reprezentivitāte ir mainīga starp Baltijas jūras apakšbaseiniem (Otto *et al.*, 2018) un, lai to pilnvērtīgi izmantotu Latvijas teritoriālo jūras ūdeņu novērtēšanā, nepieciešama indikatora metodikas validēšana ar reģionālajiem datiem.

Šī darba ietvarā apgūta un testēta MSTs indikatora metode Latvijas teritoriālajos ūdeņos (4.2. nodaļa). MSTs indikators uzskatāms par pelaģiskās dzīvotnes daudzveidības un funkcionēšanas indikatoru; pieejams arī automātiskais aprēķinu rīks ([./helcomsecretariat/Zooplankton-MeanSizeTotalStock](#)), ko izstrādājusi šī darba autore. Kā arī veikta izpēte bentāles-pelaģiskās saiknes ietekmei uz zooplanktona daudzveidību (4.4. nodaļa), kas līdz šim reģionā nav fundamentāli analizēta.

### 2.5.2. Svešzemju sugas

Baltijas jūrā iedzīvojušās 75-79 svešzemju sugas (Zaiko *et al.*, 2011; Tsiamis *et al.*, 2019). Kopumā no tām četras ir mezozooplanktona sugas: airkājvēzis *Acartia tonsa*, kladoceras *Cerropagis pengoi* un *Evadne anonyx* un meroplanktoniskais *Amphibalanus improvisus*. Vēl trīs zooplanktona sugas ir ar neapstiprinātu iedzīvošanās statusu (Ojaveer *et al.*, 2010).

Baltijas jūras līči, tai skaitā Rīgas līcis, ir atzīmēti kā potenciāli visapdraudētākie apakšbaseini bioinvāziju radītajām sekām (Zaiko *et al.*, 2011), kas visticamāk cieši saistīts ar to, ka Baltijas jūrā lielākoties iedzīvojas Ponto-Kaspijas baseina sugas (Ojaveer *et al.*, 2010), kas īpaši pielāgojušās zemam sāļumam. Kā arī daļa no svešzemju sugām ir makrofīti un bentiskie organismi (Zaiko *et al.*, 2011), kas lielos apjomos apdzīvo seklākas teritorijas un piekrasti. Jānorāda, ka Latvija ir viena no Eiropas valstīm (kopā ar Slovēniju, Lietuvu un Somiju), kura uzrāda zemāko jūras svešzemju sugu skaitu, ko Tsiamis *et al.* (2019) skaidro ar piekrastes garumu (jeb precīzāk īsumu, salīdzinot ar pieoķēna valstīm), monitoringa zemo intensitāti un relatīvi mazintensīvu "karsto punktu" (piemēram, ostas, akvakultūru audzētavas) klātbūtni.

Baltijas jūras novērtējumā (ik sešu gadu periodā) tiek izvērtēts, vai ir konstatēta jaunas sugas ienākšana Baltijas jūrā. Šim nolūkam ir izstrādāts JSD D2 aprakstošais indikators (HELCOM, 2018), kas uzrāda "sliktu vides stāvokli", ja Baltijas jūrā ir parādījusies kaut viena jauna svešzemju suga. Tiek analizēta arī zooplanktona cenoze. Šāda indikatora metodika īpaši izceļ sugu identificēšanas precizitātes nozīmi.

Šī darba (**II raksta**) ietvarā tika sīkāk aplūkotas airkājvēža *Eurytemora* morfoloģiskās īpašības Rīgas līcī ar mērķi novērtēt, vai Rīgas līcī ir konstatējama *E.carolleeae* pastāvīga klātbūtne. Sīkāk par *Eurytemora* populācijas izvērtējumu skatīt 4.1.1. nodaļu.

## 2.6. Zooplanktona daudzveidību ietekmējošie faktori

Zooplanktona cenozi un katras konkrētas sugas sastopamību tajā ietekmē abiotiskie vides faktori, kā arī lejupejošā kontrole (angļu val. "top-down"), respektīvi zooplanktona konsumēti, un augšupejošā kontrole (angļu val. "bottom-up") jeb barošanās resursi un to pieejamība (Winder and Varpe, 2020). Zooplanktona cenzē pastāv arī savstarpējā iekšgrupas konkurence par

resursiem un telpu (Tilman, 2004). Katra organisma izdzīvošana ir tieši atkarīga no tā morfoloģiskajām un uzvedības pazīmēm (angļu val. *traits*), kas nodrošina vai attiecīgi nenodrošina atbildes reakcijas uz abiotisko faktoru ietekmi un biotiskajām mijiedarbībām (barošanas, plēsonību un konkurenci starp sugām un vienas sugas populācijas iekšienē) (Menge and Olson, 1990; Chapin *et al.*, 1996; Winder and Varpe, 2020).

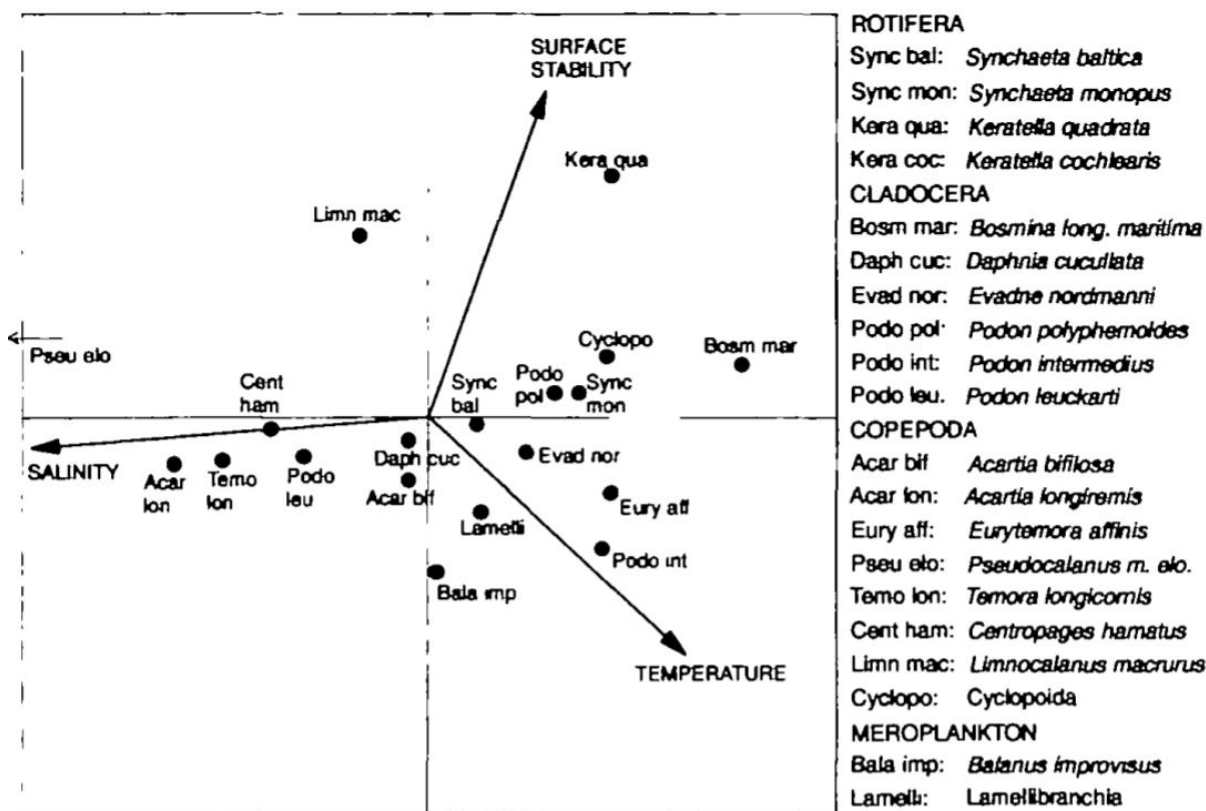
### 2.6.1. *Abiotiskie vides faktori*

Baltijas jūra atrodas subarktiskajā-mērenajā klimata zonā un, neskaitot iepriekš pieminēto sāļuma gradientu, tā ir pakļauta izteiktam sezonālam temperatūras mainības ciklam, kas lielā mērā nosaka Baltijas jūras planktona dinamiku (Snoeijs-Leijonmalm, 2017) gan tiešā, gan netiešā veidā (Viitasalo *et al.*, 1995). Temperatūras palielināšanās sekmē termoklīna veidošanos, kas savukārt veicina ūdens kolonnas noslāņošanu (stratifikāciju). Stratifikācijas periodā ir apgrūtināta vielu un daļiņu aprīte ūdens kolonnā starp virsējiem (eifotiskajiem, siltajiem, produktīvajiem) un dziļākajiem (afotiskajiem, vēsajiem, neorganisko barības vielu bagātajiem) slāņiem. Bet, no otras puses, ūdens kolonnas stabilizēšanās rada brīvas ekoloģiskās nišas, kas rudens-ziemas konvekcijas periodā nav pieejamas (Schulz *et al.*, 2012; Telesh *et al.*, 2015).

Ūdens stratifikācija, kas nodrošina virsējo slāņu stabilitāti, veicina termofīlo sugu, tādu kā virpotāju, it īpaši *Keratella*, un kladoceru savairošanos. Arī airkājvēzis *E.affinis* visaugstākās biomasas sasniedz vasaras periodā (Viitasalo *et al.*, 1995). Savukārt tipiskie jūras airkājvēži dominē periodos ar vāju vai neesošu ūdens stratifikāciju, bet tomēr sāļuma palielināšanās ir galvenais faktors, kas veicina to populācijas pieaugumu (skatīt 2.4 attēlu). Baltijas jūras ziemeļu daļā, tai skaitā arī Rīgas līcī, sastopams glaciālais relikts – *Limnocalanus macrurus*. Šis airkājvēzis izteikti sastopams vēsos ūdeņos (skatīt 2.4 attēlu).

Globāla pozitīva sakarība novērojama starp temperatūru un bioloģisko daudzveidību. Piemēram, bioloģiskā daudzveidība (sastopamo taksonu skaita ziņā) okeānos ir augstāka mazākos platuma grādos (Angel, 1996). Tā pat Baltijas jūras reģionā siltākā sezona ir raksturīga ar vislielāko sastopamo sugu skaitu (Snoeijs-Leijonmalm, 2017).

Skābekļa koncentrācija piegrunts slāņos ir īpaši nozīmīga sugām, kas izmanto uz grunts nogrimušās olas, lai atjaunotu populāciju pēc nelabvēlīga perioda pārciešanas (Marcus *et al.*, 1994), kā arī seklās ūdenstilpēs (Lindley, 1990). Vietās, kur dziļums nepārsniedz 50 metrus, t.i., piekrastē un citās seklās tilpēs, brīvi nērstās olas visbiežāk nogrimst līdz bentālei pirms izšķilšanās (skatīt 2.3. attēlu), veidojot "olu banku" (angļu val. *egg bank*) sedimentos (Marcus *et al.*, 1994; Hairston, 1996). Baltijas jūras ziemeļu reģionā mezozooplanktona olu banka ir nozīmīga atsevišķu sugu populāciju veidošanā pēc miera perioda, piemēram, pavasarī (Katajisto *et al.*, 1998). Tādejādi olu banka un tās stāvoklis var ietekmēt bioloģisko (gan taksonomisko, gan funkcionālo) daudzveidību ekosistēmā (Patterson *et al.*, 2020). Hipoksija (zema skābekļa koncentrācija;  $< 2 O_2 \text{ mg L}^{-1}$ ) un anoksija (bezskābekļa vide;  $< 0.5 O_2 \text{ mg L}^{-1}$ ) tiešā veidā ietekmē bentisko olu izdzīvošanu un līdz ar to populācijas ataudzes (angļu val. *recruitment*) veidošanu. Ilgstošas hipoksijas vai anoksijas rezultātā var tikt apdraudētas sugas, kuru dzīves stratēģija ietver bentisko olu stadiju kā dominējošo pārziemošanas vai miera perioda stadiju, piemēram, kladoceras (Kankaala, 1983; Sopanen, 2008) un atsevišķas virpotāju sugas (Gilbert and Schröder, 2004; Schröder, 2005).



**Attēls 2.4:** Attēls no Viitasalo *et al.* (1995): Kanoniskās Korespondences analīzes (CCA) ordinācijas diagramma, kas atspoguļo ziemeļu Baltijas jūras mezozooplanktona sugu saistību ar vides faktoriem (*Salinity* - sāļums, *Temperature* - temperatūra, *Surface Stability* - ūdens kolonas stabilitāte)<sup>OC1</sup>.

**Figure 2.4:** Figure from Viitasalo *et al.* (1995): Ordination diagram of the Canonical Correspondence Analysis (CCA) on the relationship between the time series of hydrographical variables and zooplankton species<sup>OC1</sup>.

#### 2.6.2. Biotiskie faktori un ar tiem saistītā zooplanktona uzvedība

Kā vienu no galvenajiem iemesliem tipisko jūras aizkārvēžu klāstera nošķiršanā no klado-ceru, virpotāju grupām (2.4 attēls) Viitasalo *et al.* (1995) min atšķirības to dzīves stratēģijās. Airkārvēži funkcionē kā K-stratēģi: tie vairojas lēnāk, dzīvo ilgāk un spēj pārciest nelabvēlīgus vides apstākļus. Savukārt klado-ceras un virpotāji vairāk atbilst r-stratēģiem: tie spēj vairoties partenogēnētiski, tādejādi ļoti strauji spēj sasniegt lielus populāciju apjomus un pie labvēlīgiem apstākļiem efektīvi izmantot pieejamos resursus un telpu (Allan, 1976). Tāpēc r-stratēģi izrāda izteiktu saistību ar faktoriem, kuri tiešā veidā ietekmē to vairošanās rādītājus, t.i., temperatūra un pieejamās barības daudzums (2.4 attēls). Stratificēta ūdens kolona tiem ir piemērota, jo virsējie slāņi ir silti, kā arī tos parasti apdzīvo liels skaits primāro un sekundāro producentu (Winder and Varpe, 2020), kas nodrošina barības bāzi. Savukārt airkārvēži (it īpaši tipiskie jūras airkārvēži) ir adaptējušies dinamiskām dzīvotnēm, tādēļ stratificētā vidē r-stratēģi tos izkonkurē.

*Eurytemora affinis* ir tipisks estuāriju iemītnieks, kurš maksimālās biomasas vērtības sasniedz vasaras periodā. Tādejādi secināms, ka tas spēj veiksmīgi konkurēt ar izteiktajiem r-

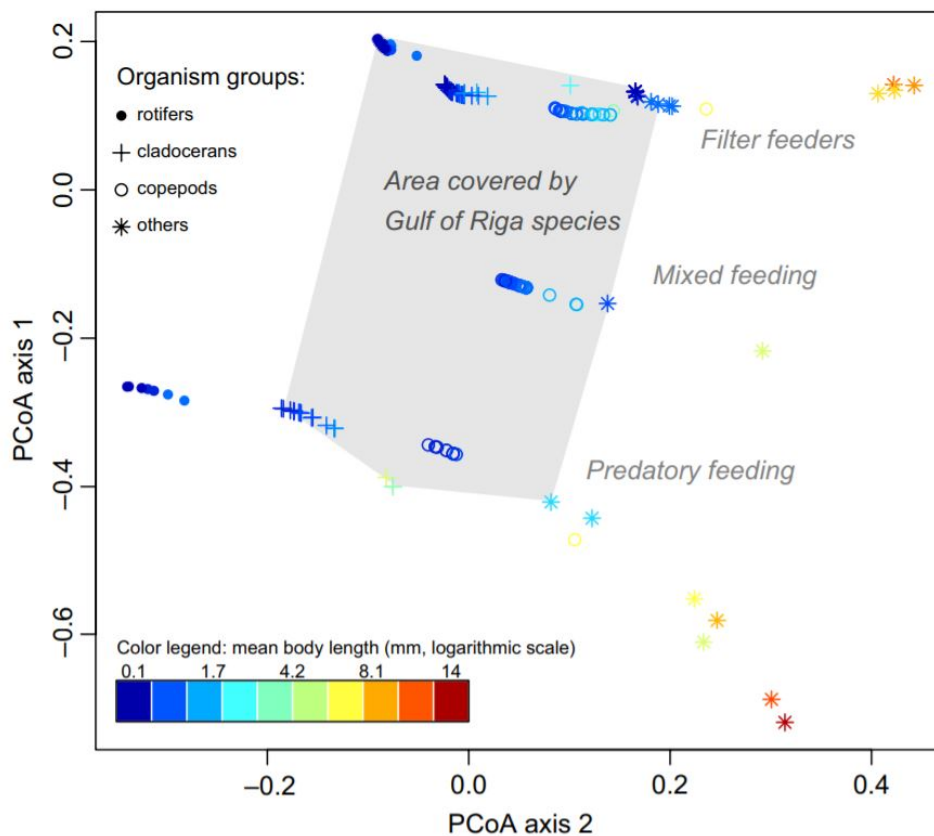
<sup>OC1</sup>”Republished with permission of Elsevier Science & Technology Journals, from ”Mesozooplankton dynamics in the northern Baltic Sea: implications of variations in hydrography and climate” by Viitasalo, M.; Vuorinen, I.; Saesmaa, S., 43(5) 1996; permission conveyed through Copyright Clearance Center, Inc.”



stratēģijām. Viitasalo *et al.* (1995) norāda, ka *E.affinis* sekmīgo attīstību stratificētajā periodā veicina tā barošanās stratēģija. *E.affinis* barošanos nodrošina filtrēšanas mehānisms un mutes atvere, kas visefektīvāk spēj noķert un apstrādāt mazas daļiņas (Mauchline, 1988; Cabrol *et al.*, 2015), kuras Baltijas jūrā izteikti dominē vasarās.

Barošanās pazīmes un stratēģijas izteikti sadala Baltijas jūrā, tai skaitā Rīgas līcī, sastopamās mezozooplanktona sugas klāstos (Jansson *et al.*, 2020). Virpotāju un kladoceru grupas ietver gan plēsējus, gan filtrētājus, savukārt airkājvēži un Varia grupas pārstāvji spēj pielāgot gan barošanās veidu, gan barības bāzi, veicot jaukto barošanos (angļu val. "mixed feeding") (2.5. attēls). Kiørboe (2011) novērojis, ka zooplanktona populācijās globāli var novērot vienas un tās pašas medību metodes:

- aktīva sēdi-un-gaidi metode. Upura medīšana notiek pēc tam, kad upuris ir attālināti uzvertis, visbiežāk paļaujoties uz hidrodinamikas izmaiņām, nevis ķīmiskajām. Līdz ar to dinamiskās ekosistēmās šī stratēģija nav efektīva.
- aktīva filtrēšanas straumes veidošana (angļu val. "feeding current feeders; filter feeders"). Šādi barojas ar maza izmēra upuriem (vienšūņiem, baktērijām, <20 μm fitoplanktonu);



**Attēls 2.5:** Attēls no Jansson *et al.* (2020): Baltijas jūras zooplanktona funkcionālo pazīmju vērtību galveno komponentu analīze (PCoA). Gaiši pelēkais poligons raksturo Rīgas līča zooplanktona funkcionālo pazīmu raskurojošās vērtības. *Filter feeders* - filtrētāji, kas barojas, veidojot filtrēšanas straumi; *Mixed feeding* - zooplanktona organismi, kas spēj mainīt barošanās metodi un upuru tipu; *Predatory feeding* - plēsēji, kuri lielākoties aktīvi vai pasīvi meklē upurus. [CC BY 4.0]

**Figure 2.5:** Figure from Jansson *et al.* (2020): Principal coordinate analysis (PCoA) of the functional trait values of Baltic Sea zooplankton. Light gray polygon is a convex hull defined by the subset of taxa that were found in the Gulf of Riga. [CC BY 4.0]

tādiem, kurus ar filtrēšanas plūsmu var iekustināt, kā arī upuri neizrāda bēgšanas manevrus (mazkustīgi vai nekustīgi). Negatīvais aspekts šai metodei ir liela apmēra hidrodinamiskais signāls, kas tiek radīts, filtrēšanas straumi veidojot, padarot sevi par vieglu upuri plēsējiem.

- aktīva barības meklēšana, attālināta atrašana, kuras nobeigumā ir upura medīšana (angļu val. "*cruise feeders*"). Aktīvos medniekus iedala divās kategorijās:
  - tie, kuri medī par sevi mazākus upurus. Šie mednieki spēj attālināti uztvert upuri (ķīmiski, hidrodinamiski vai vizuāli). Zivju kāpuri spēj vizuāli uztvert upurus (tie ir obligāti *cruise feeders*), savukārt pārējie paļaujas uz citām maņām vai tās kombinē. Kiørboe (2011) uzsver, ka vizuālas medīšanas priekšrocības (liels skenējamais attālumš, plašš skenētā laukuma nosegums) izzūd turbulentās sistēmās, dziļumā, kā arī naktī.
  - tie, kuri medī par sevi izteikti lielākus upurus, piemēram, kāda veida agregātus — salīpušas kopas. Atsevišķas tipiskās jūras airkājvēžu sugas pat ir specializējušās šajā metodē. Tomēr šī barošanās metode nav tipiska šelfa zonas jūru zooplanktonam; tā tiek realizēta dziļās ekosistēmās, visbiežāk okeānos.
- pasīva sēdi-un-gaidi metode (angļu val. "*ambush*"; "*sit-and-wait*"). Šie mednieki paļaujas uz upura pārvietošanās spējām un uzbrūk tikai tad, kad tas ir jau pavisam tuvu. Šādi barojas ar kustīgiem upuriem, respektīvi plēsīgie zooplanktona organismi. Ciklopoīdie airkājvēži (Cyclopoida) lielākoties ir pasīvie mednieki, kā arī *Acartia* un *Centropages* šādi barojas fakultatīvi.

Zooplanktona upuri vidēji ietilpst attiecībā plēsēja:upura garums = 10:1 (Kiørboe, 2008). Tomēr šīs attiecības variē starp zooplanktona grupām un sugām, piemēram, virpotājiem un airkājvēžiem tā ir 18:1, kladocerām un meroplanktonam  $\approx$ 50:1 (Hansen *et al.*, 1994), savukārt kalanoīdo airkājvēžu kāpuriem jeb nauplijiem šī attiecība ir tuva vidējam, respektīvi 11:1 (Helénus *et al.*, 2017). To, kura no barošanās metodēm ir visefektīvākā katrā konkrētajā ekosistēmā un situācijā, nosaka vide, plēsēji un pieejamie barības resursi (upuri). Piemēram, ja no barošanās neatkarīgā mirstība ir palielināta, tad pasīvā barošanās metode zaudē savu zemās mirstības priekšrocību, tāpat ir ar turbulenci, kas apgrūtina sēdi-un-gaidi barošanās pieejas (Kiørboe, 2011).

## 2.7. Zooplanktona daudzveidības nozīme ekosistēmas funkcionēšanā

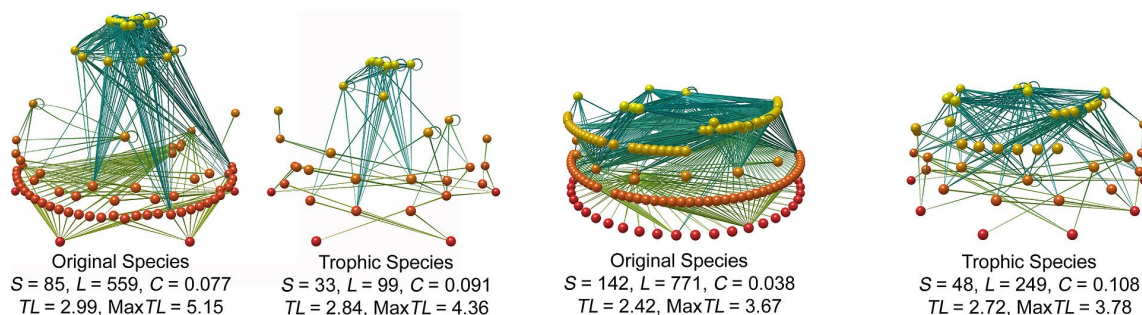
Izvēršot jau 2.1. nodaļā pieminēto "daudzveidība-stabilitāte" hipotēzi (Odum, 1953; MacArthur, 1955), jānorāda, ka ekosistēmas elementu daudzveidība tiešā veidā ietekmē barības tīkla stabilitāti, enerģijas pārnesešs efektivitāti. Augsta funkcionālā daudzveidība nozīmē, ka ekosistēmā ir sastopamas funkcionāli atšķirīgas taksonu grupas jeb funkcionālās ģildes. Funkcionāli daudzveidīga populācija nodrošina vairākus nesaistītus enerģijas pārnesešs ceļus, kas rezultātā rada alternatīvas iespējas barības tīklam funkcionēt pat tad, ja atsevišķi enerģijas pārnesešs ceļi izzūd.

Trofiskā barības tīkla sasaiste (angļu val. "*connectivity*"; bieži apzīmēta ar C) ir plaši pielietots indekss, kas raksturo, cik cieši tīkla elementi ir savstarpēji vienoti, būtībā, norādot proporciju starp reālajiem savienojumiem un visiem iespējamajiem savienojumiem (Landi *et al.*,

2018, tur minētās atsauces). Globāli vidēji ekoloģiskie trofiskie tīkli uzrāda  $\approx 11\%$  sasaisti starp elementiem (Landi *et al.*, 2018).

Savienojumu blīvums (angļu val. "link density"; bieži apzīmēta ar LD vai L) starp elementiem/funkcionālajām ģildēm ir otrs nozīmīgs indekss, kas vērtē barības tīkla stabilitāti. Tas raksturo vidējo savienojumu skaitu uz vienu elementu, tādejādi atļaujot novērtēt, vai sistēmā dominē ģildes-speciālisti vai ģildes-ģenerālisti. Ja savienojumu blīvums ir zems, tad barības tīklā dominē organismi, kuri specializējušies enerģijas pārnēsē starp kādiem konkrētiem elementiem; t.i., barojas izvēlīgi ar kādiem atsevišķiem konkrētiem organismiem. Savukārt, ja savienojumu blīvums ir augsts, tas nozīmē, ka ģenerālisti ir dominējoši. Barības tīkli, kurās dominē ģenerālisti, ir uzskatāmas par stabilākām, jo izzūdot kādam no barības objektiem, tie spēj viegli pārslēgties uz citu barību. Tomēr speciālisti ir efektīvāki enerģijas pārnēsē, veidojot mazākus zudumus (Montoya *et al.*, 2006).

Barības tīkli sastāv no vairākiem trofiskajiem līmeņiem (2.6. attēls). Katrs līmenis savukārt sastāv no elementiem. Zooplanktons ir 2.-3. trofijas līmenis (turpmāk: TL) Baltijas jūras pelagiskajā barības tīklā (piemēram, Kortsch *et al.*, 2021), atkarībā no to barošanās veida: herbivori ir 2.TL; omnivori ir  $\approx 2.5$ TL; plēsēji ir ap 3.TL, līdz pat 3.5TL (atkarībā vai pārtiek no herbivoriem, omnivoriem vai plēsējiem). Neatkarīgi no katras funkcionālās ģildes trofijas līmeņa, zooplanktons ir neatņemama pelagiskā barības tīkla sastāvdaļa, jo tie pārnēs enerģiju no pirmproducentiem (fitoplanktona) un mikrobiālās ķēdes uz planktonēdāju zivju (piemēram, reņģe, zivju kāpuri) līmeni.



**Attēls 2.6:** Trofiskā barības tīklā attēlojums. Original Species - attēlojums sugu līmenī; Trophic Species - attēlojums trofisko grupu jeb ģilžu līmenī. S - elementu skaits; L - saišu skaits, savienojumu blīvums; C - sasaiste; TL - vidējais trofijas līmenis sistēmā; MaxTL - maksimālais trofijas līmenis sistēmā. Attēls no Dunne *et al.* (2008), pielāgots. [CC BY 2.5]

**Figure 2.6:** An example of trophic food-web. Figure from Dunne *et al.* (2008), modified. [CC BY 2.5]

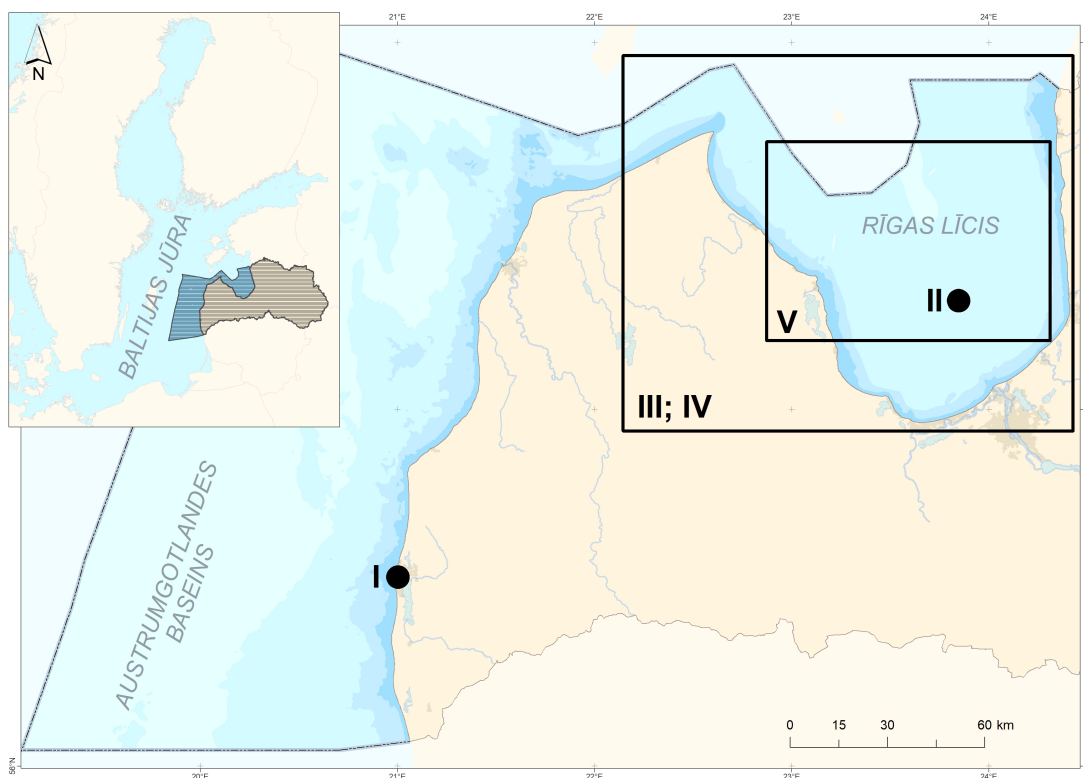
Pamatojoties uz iepriekš izklāstīto, jānorāda, ka ir svarīgi izziņāt katra trofiskā līmeņa, tai skaitā zooplanktona, funkcionālo daudzveidību, lai labāk izprastu ekosistēmas stāvokli, kā arī gudrāk pārvaldītu jūras vides resursus ilgtermiņā. Tomēr pelagiskā barības tīkla kontekstā zooplanktons kā vidējais posms ir īpaši nozīmīgs. Zooplanktons vienlaicīgi piedalās gan eitrofikācijas izpausmju kontrolēšanā (izēdot fitoplanktonu), gan nodrošina barību zivīm, tai skaitā komerciāli nozīmīgām sugām. Līdz ar to, zooplanktons veic svarīgas funkcijas gan ekosistēmā, gan cilvēku labklājības nodrošināšanā.



### 3. MATERIĀLS UN METODES

#### 3.1. Pētījumu teritorijas raksturojums

Šī promocijas darba pētījuma reģions ir Latvijas teritoriālie ūdeņi. Tie atrodas Baltijas jūras austrumu daļā. Pētījuma reģions ietver gan Austrumgotlandes baseina piekrasti, gan Rīgas līča centrālos atklātos ūdeņus, austrumu, rietumu un dienvidu piekrasti (3.1. attēls). Tomēr lielākais uzsvars ir likts tieši uz Rīgas līča ekosistēmu.



**Attēls 3.1:** Pētījuma vietas karte. I - virpotāju (Rotifera) daudzveidības izpēte Liepājas ostas akvatorijā; II - svešzemju sugas *Eurytemora carolleeae* klātbūtnes izpēte Rīgas līcī; III - MSTS indikatora testēšana Rīgas līcī; IV - mezozooplanktona funkcionālās daudzveidības izvērtējums Rīgas līcī; V - mezozooplanktona bento-pelaģiskās sasaistes izpēte Rīgas līča atklātajā daļā.

**Figure 3.1:** Map of the study area. I - Case study on diversity of rotiferans in the Liepāja Port waters; II - Case study on inspection of non-indigenous *Eurytemora carolleeae* presence in the Gulf of Riga; III - testing of MSTS indicator in the Gulf of Riga; IV - study on long term dynamics of mesozooplankton functional diversity in the Gulf of Riga; V - study on benthic-pelagic coupling in open waters of the Gulf of Riga.

Baltijas jūra ir Atlantijas okeāna sekla iekšzemes jūra. Tā ir viena no lielākajām iesāļūdens jūrām pasaulē. Baltijas jūras kopējais virsmas laukums ir ap 369 000 km<sup>2</sup>, kopējais tilpums ap 21 000 km<sup>3</sup> un vidējais dziļums 57 m (Snoeijs-Leijonmalm and Andrén, 2017). Tās sateces baseina teritorija ir aptuveni 1 729 000 km<sup>2</sup> (Bergström *et al.*, 2001) un iekļauj teritorijas no 14 valstīm (3.1. attēls).

Baltijas jūra ir dinamiska, sezonāli mainīga ūdens tilpe, kas stiepjas no 53°Z līdz 66°Z paralēlei. To galvenokārt ietekmē liela mēroga atmosfēras cirkulācijas, hidroloģiskie procesi noteces baseinā un ierobežotā ūdens apmaiņa ar Ziemeļu jūru (Von Storch *et al.*, 2015). Tā ir pakļauta

izteiktam sezonālam ciklam ar konvekcijas periodu no rudens līdz pavasarim un stratifikācijas periodu – vasarā. Ziemā vidēji ap 50% no Baltijas jūras virsmas var klāt ledus (Snoeijs-Leijonmalm and Andrén, 2017).

Baltijas jūrai ir plašs sateces baseins, kas, pretstatā neregulārajai ūdens apmaiņai ar Ziemeļu jūru, sniedz ievērojamu saldūdens pieplūdi. Tā nodrošina pastāvīgu sāļuma gradientu virzienā uz ziemeļiem un austrumiem. Baltijas jūras ūdens virsmas vidējais sāļums svārstās no 5-8 PSU, bet ziemeļu un austrumu līčos (piemēram, Rīgas līcī, Somu līcī, Botnijas līcī) tas var samazināties pat zem 2 PSU (Snoeijs-Leijonmalm and Andrén, 2017). Šis sāļuma gradients veido galvenās vides atšķirības starp Baltijas jūras apakšbaseiniem, kā arī spēcīgi ietekmē sastopamo organismu daudzveidību un skaitu. Iesāļais ūdens ir šķērslis gan tipisko jūras sugu, gan tipisko saldūdens sugu masveida invāzijām Baltijas jūrā (Ojaveer *et al.*, 2017). Baltijas jūra sastāv no 17 apakšbaseiniem (3.2. attēls), kuri atšķiras temperatūras un sāļuma režīmā, produktivitātes apjomā, eutrofikācijas izpausmēs, kā arī barības ķēdes funkcionēšanā (Winder and Varpe, 2020).

Baltijas jūras austrumu daļā, kas ir šī darba pētījuma reģions, produktīvā sezona sākas marta beigās ar kramaļģu (galvenokārt *Thalassiosira baltica*, *Chaetoceros wighamii*, *Ch. holsaticus*, *Melosira nummuloides*, *Navicula vanhoeffenii*) masveida savairošanos, kuru veicina fotosintētiski aktīvās radiācijas intensitātes palielināšanās (Kotta *et al.*, 2008; Jurgensone *et al.*, 2011; Winder and Varpe, 2020).

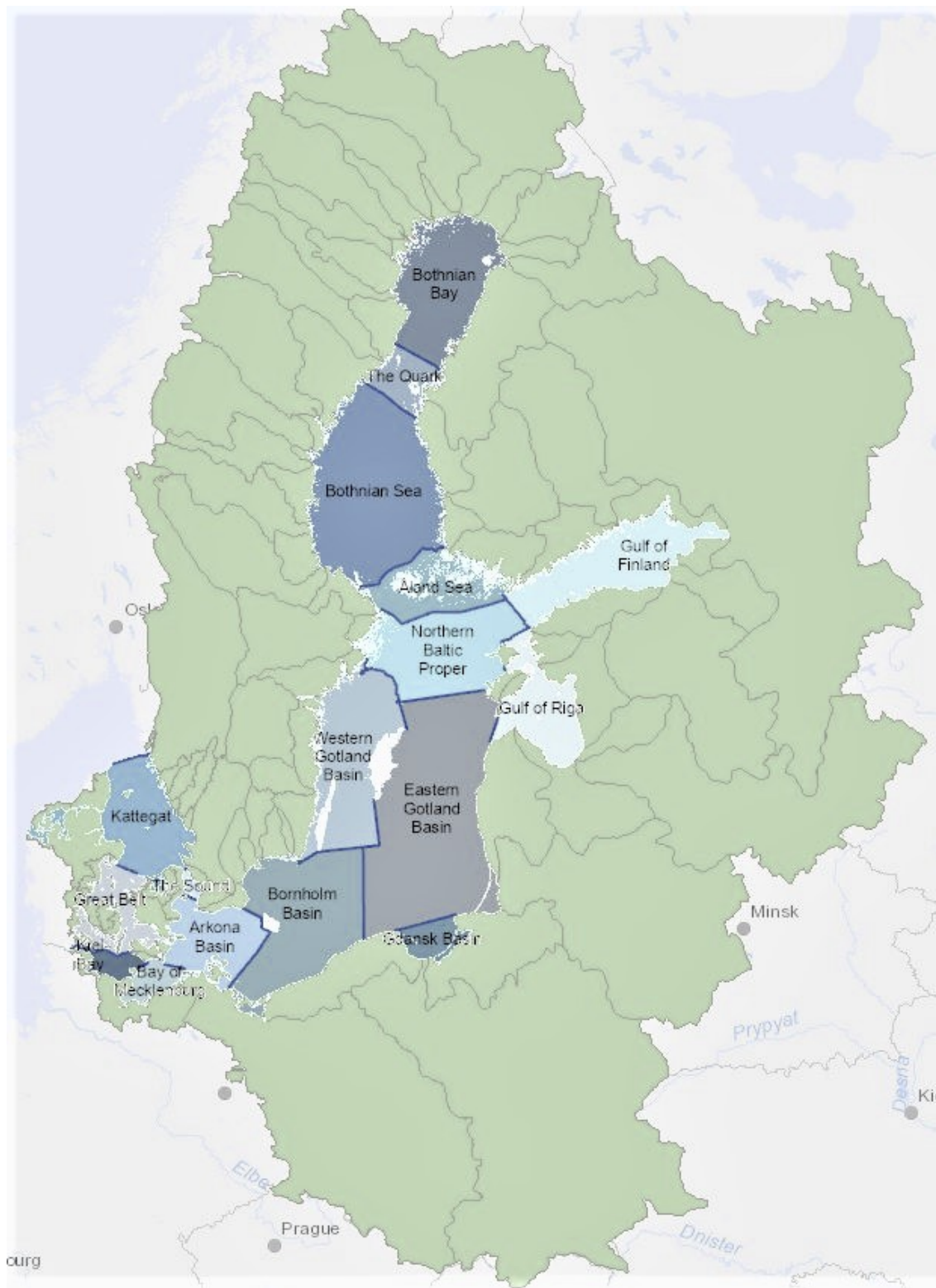
Pavasara fitoplanktona "ziedēšana" turpinās līdz jūnijam, bet kramaļģu dominanci līdz ar silikātu koncentrācijas strauju samazināšanos (vidēji - maijā) nomaina dinoflagelāti (galvenokārt *Peridiniella catenata*). Drīz pēc fitoplanktona biomasas pieauguma un temperatūras palielināšanās strauji savairojas virpotāji *Synchaeta*. Palēnām sāk pieaugt arī airkājvēžu *Acartia* un *Eurytemora* indivīdu skaits un biomasas. Tomēr tiek uzskatīts, ka Rīgas līcī mezozooplanktonam pavasara vēsajā ūdenī nav vēl nepieciešamības ļoti intensīvi baroties, kā rezultātā tas nespēj ievērojami ietekmēt fitoplanktona biomasu (Jurgensone *et al.*, 2011). Mezozooplanktona populācijas pieaugums pavasarī primāri ir cieši saistīts ar vides apstākļu izmaiņām, vistiešāk ar temperatūras palielināšanos.

Vasarā (jūnija vidus - augusts) raksturīga izteikta ūdens kolonnas stratifikācija. Virsējie 10-15 metri var sasniegt 15-22°C temperatūru, savukārt dziļākie slāņi neiesilst vairāk par 4°C. Eifotiskais slānis ietver virsējos 10-20 m (Winder and Varpe, 2020); tajā sastopamajai fitoplanktona cenozei kopumā ir zema biomasas, taču vienlaikus ir liela taksonomiskā daudzveidība.

Vasaras fitoplanktona cenzē Rīgas līcī vidēji 33-41% no biomasas sastāda cianobaktērijas (Jurgensone *et al.*, 2011). Zooplanktona, it īpaši vēžveidīgo (kladoceru un airkājvēžu), biomasas pakāpeniski pieaug līdz ar stratifikācijas iestāšanos un parasti visaugstākās vērtības sasniedz zilaļģu masveida savairošanās laikā - augustā (Winder and Varpe, 2020). Vasaras periodā mezozooplanktona cenzē ir vislielākais sugu skaits, visbiežāk lielāka sugu daudzveidība ir virsējā, siltajā ūdens slānī, savukārt augstākās biomasas koncentrācijas – dziļākajos ūdens slāņos, kur uzturas dažādu airkājvēžu sugu pieaugušie indivīdi, aukstūdens mezozooplanktona sugas un halofīlas sugas (Line and Sidrevics, 1995). Papildus airkājvēžu, kladoceru un virpotāju sugām, vasarā mezozooplanktona cenzē ievērojamā skaitā ir sastopami arī bentosa dzīvnieku brīvi peldošās kāpura stadijas, piemēram, *Balanus* (jūraszīļu) kāpuri un Polychaeta (daudzsartāru) kāpuri (Line and Sidrevics, 1995).

Septembrī-oktobrī, samazinoties ūdens temperatūrai, pakāpeniski sāk izzust stratifikācija, veicinot ūdens kolonnas saujaukšanos. Rezultātā strauji samazinās termofilo sugu sastādītā bio-

masa. Ziemas mēnešos dominē airkājvēži un virpotāji *Synchaeta*. Sugas, kas pārziemo bentisko ilgolu formā, ziemā ir ļoti mazā skaitā vai vispār nav sastopamas (Winder and Varpe, 2020).



**Attēls 3.2:** Baltijas jūras apakšbaseinu iedalījums un sateces baseins (pelēkā teritorija ap Baltijas jūru). Attēls no <https://maps.helcom.fi/website/mapservice/> [Public Domain]

**Figure 3.2:** Subdivisions of the Baltic Sea and the catchment area. Figure from <https://maps.helcom.fi/website/mapservice/> [Public Domain]

### 3.2. Mezozooplanktona paraugu ievākšana un analīze

Mezozooplanktona paraugi ievākti ar WP-2 tīklu (acs izmērs 100  $\mu\text{m}$ ) (**II, III, IV raksts**), izņemot ostu, tai skaitā Liepājas ostas ūdeņus (**I raksts**), kuros izmantots Apšteina tipa planktona tīkls (acs izmērs 56  $\mu\text{m}$ ; laukuma atvērums 0.09 m<sup>2</sup>) un bentāles-pelaģiskās sasaistes pētījumu (**V** - nepublicētais materiāls), kurā mezozooplanktona ievākšanai izmantots Van Dorna batometrs (tilpums ap 5 L) un filtrēšana caur 56  $\mu\text{m}$  sietu. Visi zooplanktona paraugi, neatkarīgi no to ievākšanas metodes, fiksēti 4% BORAX-buferētā formalīnā.

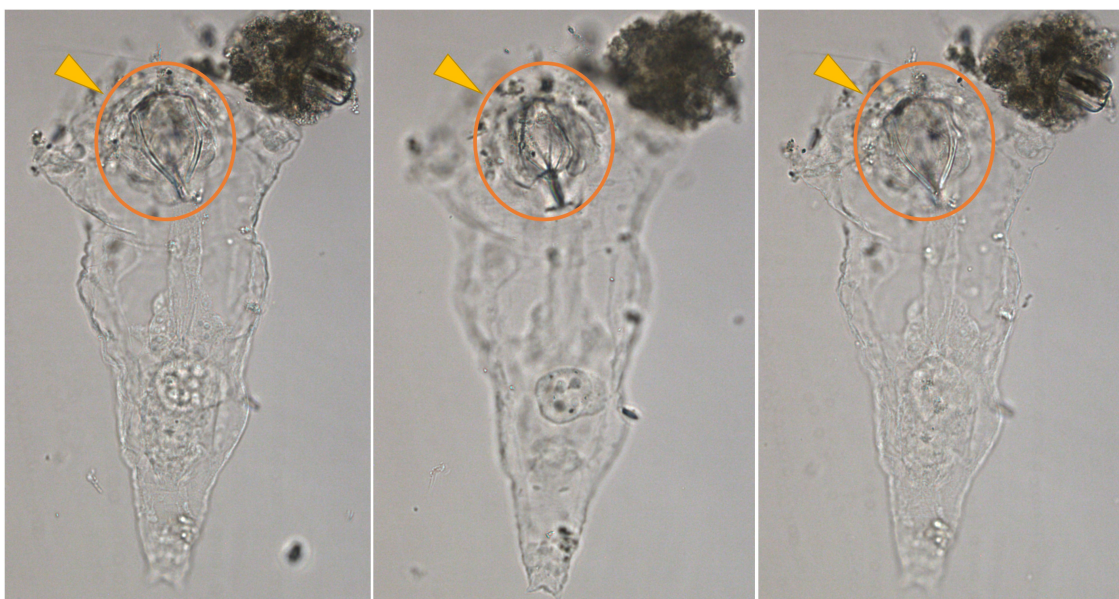
Laboratorijā, izmantojot sietiņu (atkarībā no ievākšanas metodes 50 vai 100  $\mu\text{m}$ ), fiksētais mezozooplanktona paraugs atfiltrēts no formalīna šķīduma, iegūtais paraugs ieskalots mērglāzē un atšķaidīts ar ūdensvada ūdeni līdz precīzi nosakāmam tilpumam (piemēram, 100 mL, 200 mL, 250 mL utt.). Iegūtais tilpums vienmērīgi samaisīts, paņemts apakšparaugs ar Štempel-pipeti (tilpums  $2.0 \pm 0.5$  mL) un ieliets Bogorova kamerā, kas tālāk analizēts zem nepieciešamā palielinājuma (vismaz 25 $\times$ ), izmantojot Latvijas Hidroekoloģijas institūta (turpmāk: LHEI) Hidrobioloģijas laboratorijas caurejošās gaismas mikroskopu.

Zooplanktona taksoni noteikti līdz zemākajam iespējamajam taksonomiskajam līmenim. Airkājvēži analizēti līdz kārtai (Cyclopoida), ģintij vai sugai (piemēram, *Acartia*, *Eurytemora affinis*, *Temora longicornis*) pēc Einsle (1993), Nielsen and Hansen (1999) un Telesh and Heerkloss (2004) noteicējiem. Airkājvēžiem noteiktas to attīstības stadijas – nauplijs (kāpura stadija), I-V kopepodītu stadija un pieaugušajiem indivīdiem (VI attīstības stadijai) noteikts arī dzimums. Kladoceras analizētas līdz ģintij (piemēram, *Podon* spp.) vai līdz sugai (piemēram, *Cercopagis pengoi*, *Bosmina longispina*) pēc Мануйлова (1964), Nielsen and Hansen (1999) un Telesh and Heerkloss (2004) noteicējiem. Virpotāji identificēti līdz sugai (piemēram, *Keratella quadrata*, *Synchaeta baltica*) vai ģintij (*Synchaeta* spp.) pēc Hollowday (2002), Voigt and Koste (1978), Telesh and Heerkloss (2002) un Кутикова (1970) sugu aprakstiem. Varia grupas organismi analizēti vismaz līdz klasei, izmantojot Telesh and Heerkloss (2004) un Nielsen and Hansen (1999) noteicējus. Visu taksonu noteikšanai (pēc nepieciešamības) izmantotas arī Starptautiskās jūras pētniecības padomes (turpmāk: ICES) veidotās identifikācijas lapas (ICES, 2021). Mezozooplanktona paraugā skaitīti tik daudz apakšparaugu, lai vismaz trīs līdz pieci dominējošie taksoni sasniegtu 100 indivīdus (HELCOM, 2017).

#### 3.2.1. *Synchaeta* indivīdu identificēšana **I raksta** ietvarā

Pēc ģints identifikācijas, balstoties uz organisma ārējām morfoloģiskajām pazīmēm, indivīdi novietoti nelielā ūdens pilienā uz mikroskopa priekšmetstikliņa (76  $\times$  26 mm), kas pārsegts ar segstikliņu (18  $\times$  18 mm). Blakus segstikliņam uzpilināts balinātājs ©ACE (NaOCl < 5%), tā, lai tas būtu kontaktā ar ūdens pilienu un tiktu pasūckts zem segstikliņa. Pāris minūšu laikā visi organisma mīkstie audi izšķīst un paliek tikai barības sasmalcināšanas aparāta jeb mastaksa (angļu val. "mastax") cietais elements - trofi (angļu val. "trophi") (3.3. attēls). Audu izšķīšanas process uzmanīgi novērots caur gaismas mikroskopu 100 $\times$  palielinājumā. *Synchaeta* indivīdu un trofi mikroattēli uzņemti ar ©Leica Application Suite programmu. Sugas identificētas, balstoties uz Hollowday (2002) aprakstiem.





**Attēls 3.3:** *Synchaeta* sugu identificēšanai izmantotā sasmalcināšanas aparāta jeb mastaksa cietā elementa trofi atrašanās vieta organismā (dzeltenā bulta ar oranžo apli). Attēlos atspoguļota pakāpeniska mīksto audu izšķīšana (no kreisās uz labo).

**Figure 3.3:** Position of trophi (hard element of mastax) in the body of *Synchaeta* is shown by yellow arrow and orange circle. Trophi are used for identification of *Synchaeta* species. Micrographs show gradual dissolving of soft tissue (from left to right).

### 3.2.2. *Eurytemora* indivīdu identificēšana II raksta ietvarā

Zooplanktona parauga analīzes procesā, pēc ģints identifikācijas, atlasītas 75 ♀ un 75 ♂, 25 no katras sezonas: pavasarī (maijā), vasarā (augustā), rudenī (novembrī). Morfometriskais salīdzinājums starp *E. affinis* un *E. carolleae* veikts izmantojot trīs indeksus kā norādīts Sukhikh *et al.* (2013) aprakstītajā metodē.

- abiem dzimumiem (♀, ♂), furka:

$$\text{morfometriskais Indekss 1 (I1)} = \frac{\text{posma garums}}{\text{posma platums}} \text{ (3.4.A attēls);}$$

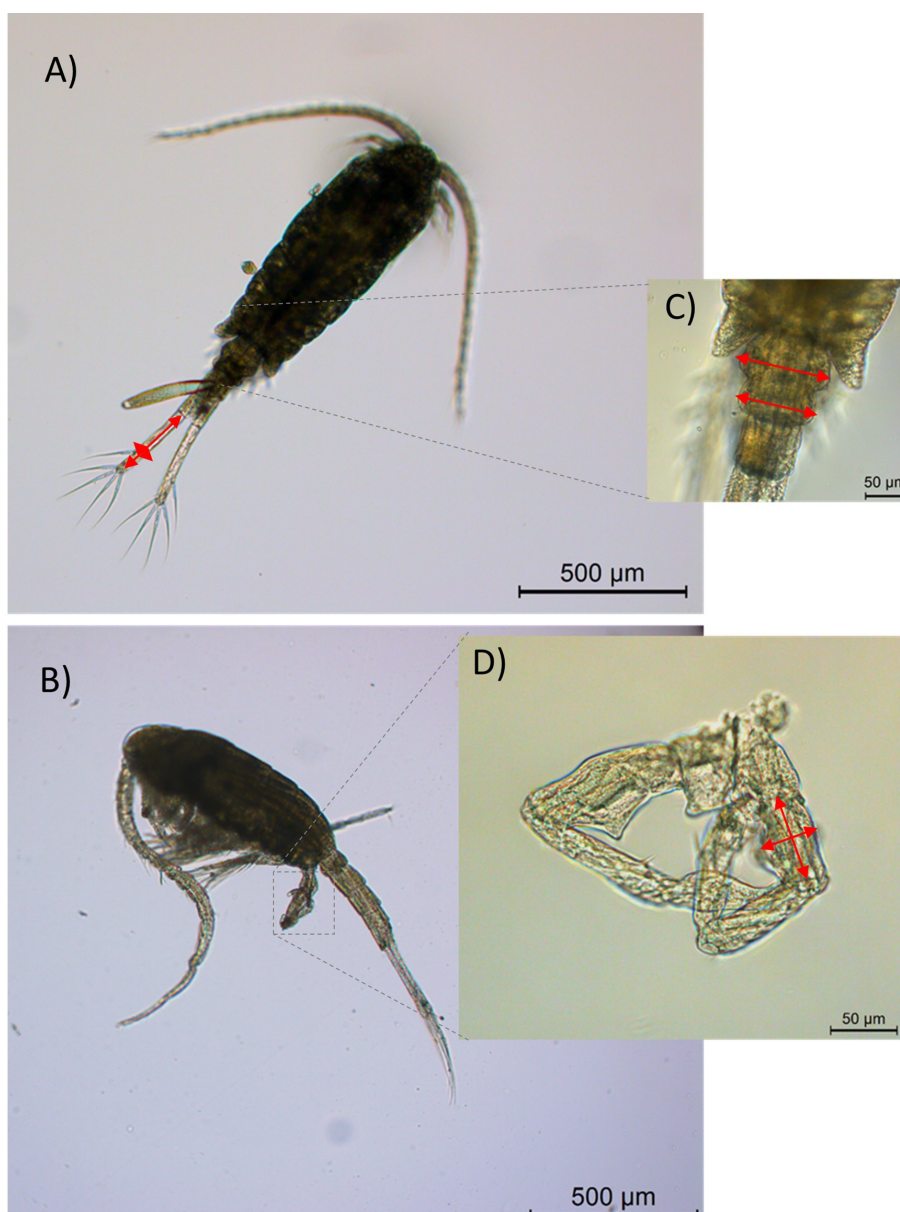
- mātītēm (♀), ģenitālais segments:

$$\text{morfometriskais Indekss 2 (I2)} = \frac{\text{anterior platums}}{\text{posterior platums}} \text{ (3.4.C attēls);}$$

- tēviņiem (♂), 5. peldkāju pāra eksopodīta pirmais segments:

$$\text{morfometriskais Indekss 3 (I3)} = \frac{\text{segmenta garums}}{\text{segmenta platums}} \text{ (3.4.D attēls).}$$

Katra indeksa nepieciešamo morfometrisko īpašību novērtēšanai iegūti to mikroattēli, izmantojot ©Leica Application Suite programmu. Mikroattēlu mērogs kalibrēts programmā ©ImageJ, kurā arī veikti semi-automātiski morfometriskie mērījumi. Mērījumi apkopoti un analizēti, ņemot vērā *E. carolleae* sugas primāro aprakstu (Alekseev and Souissi, 2011) un tam



**Attēls 3.4:** Izmantotie morfometriskie indeksi airkājvēža *Eurytemora* sugas identifikācijai: A) pieaugusi *Eurytemora* ♀; sarkanās bultas norāda garumu/platumu furkas posmam (attiecināms abiem dzimumiem; Indeks 1); B) pieaudzis *Eurytemora* ♂; C) ♀ ģenitālais segments (Indekss 2); D) ♂ piektais peldkāju pāris (Indekss 3). Sarkanās bultas norāda mērītos morfometriskos parametrus. Attēls no Labuce *et al.* (2018).

**Figure 3.4:** Chosen morphometric indices for copepod *Eurytemora* identification: A) adult *Eurytemora* ♀; red arrows indicate length/width of caudal rami (used for both sexes; Index 1); B) adult *Eurytemora* ♂; C) ♀ genital segment (Index 2); D) fifth pair of ♂ swimming legs (Index 3). Red arrows indicate measured parameters. Figure from Labuce *et al.* (2018).

sekojošo pētījumu, kuros abos apskatīts arī Baltijas jūras reģions, tai skaitā Rīgas līča *Eurytemora* populācija (Sukhikh *et al.*, 2013). Lai konstatētu *E.carolleae* klātbūtni un pie iespējas arī procentuālo sastāvu Rīgas līča *Eurytemora* populācijā, pamatojoties uz sugu aprakstiem un to novērotajām atšķirībām, noteiktas indikatīvās morfometrisko indeksu vērtības (3.1. tabula).

**Tabula 3.1:** Indikatīvās vērtības, pielietotajiem morfoloģiskajiem indeksiem, *Eurytemora* sugu izšķiršanai Rīgas līča zooplanktona populācijā. Vērtības definētas pamatojoties uz Alekseev and Souissi (2011) un Sukhikh *et al.* (2013).

**Table 3.1:** Indicative values used for differentiation between *Eurytemora* species in the Gulf of Riga. Values defined based on Alekseev and Souissi (2011) and Sukhikh *et al.* (2013).

Suga/Indekss	♀ I1	♀ I2	♂ I1	♂ I3
<i>E.affinis</i>	> 6.50	< 1.35	> 9.50	< 1.40
<i>E.carolleeae</i>	< 6.50	> 1.35	< 9.50	> 1.40

### 3.3. Mezozooplanktona skaita un biomasas aprēķini

Mezozooplanktona skaits izteikts ind  $m^{-3}$  un tā aprēķināšanai izmantota formula:

$$n_{kop} = n_a \times \frac{V_p}{mV_s V_i}, \text{ kur}$$

$n_{kop}$  - indivīdu skaits kubikmetrā;

$n_a$  - skaits apakšparaugā/-os;

$V_p$  - visa parauga atšķaidītais tilpums, mL;

$V_s$  - apakšparauga (Štempelpipetes) tilpums mL, kurš ņemts  $m$  reizes;

$V_i$  - ar ievākšanas tīklu izfiltrētais ūdens daudzums, vai nolasīts no caurplūsmas mērītāja ( $m^3$ ) vai aprēķināts pēc formulas:

$$V_i = (a_0 - a_1) \times S, \text{ kur}$$

$a_0$  - troses garuma skaitītāja rādījums (metros), sākot filtrāciju;

$a_1$  - troses garuma skaitītāja rādījums (metros), beidzot filtrāciju;

$S$  - tīkla ieejas atvēruma laukums (WP-2 tīklam  $S = 0.25 m^2$ ; izmantotajam Apšteina tipa planktona tīklam  $S = 0.09 m^2$ )

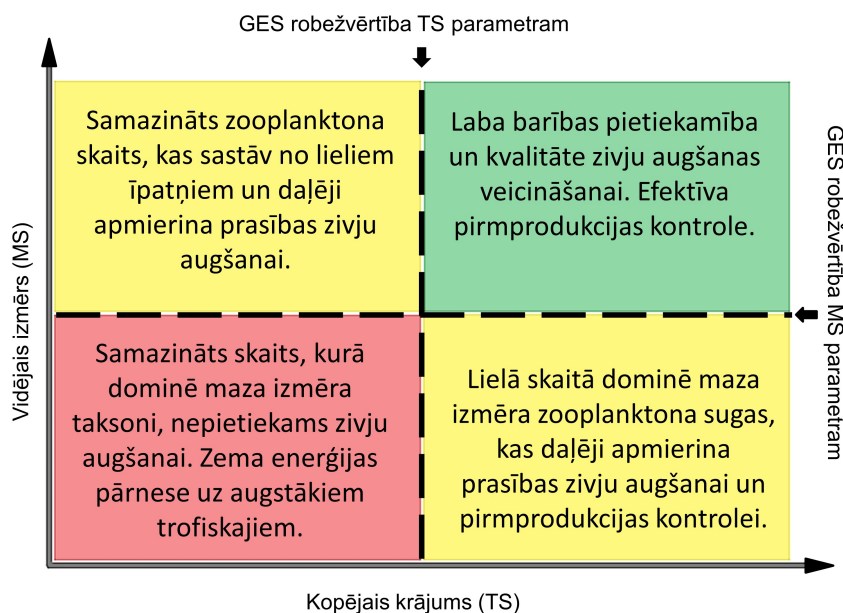
Organismu biomasu noteikta reizinot organismu skaitu kubikmetrā ar attiecīgo individuālās ķermeņa masas standartlielumu pēc Hernroth and Viljamaa (1979) mērījumiem. Organismiem, kuru individuālā ķermeņa masa nav ietverta minētajā avotā, tā aprēķināta izmantojot izveidotās standartizmēru klases (Witek *et al.*, 1996). Biomasu izteikta slapjā svara vienībā:  $mg m^{-3}$ .

### 3.4. Indikators MSTS metode (III raksts)

#### 3.4.1. MSTS indikatora koncepts

”Zooplanktona vidējā izmēra un kopējā krājuma” (turpmāk: MSTS) indikators ir izstrādāts Baltijas jūras atklāto ūdeņu vides stāvokļa novērtēšanai. Tas analizē zooplanktona vidējo izmēru (MS,  $\mu g ind^{-1}$ ) un zooplanktona kopējo krājumu (TS,  $mg m^{-3}$ ) (3.5. attēls) (Gorokhova *et al.*, 2016; HELCOM, 2018). MSTS parametri uztverami kā pelagiskā barības tīkla funkcionēšanas atspoguļotāji. TS parametra stāvoklis raksturo, cik labi zooplanktona populācija spēj kontrolēt fitoplanktona biomasu (eitrofikācijas izpausmes). Savukārt MS parametrs raksturo planktonēdāju zivju un zivju kāpuru barības bāzes kvalitāti. MSTS metodiskā pieeja ir testēta arī OSPAR reģionā, kur tā uzrādījusi labi interpretējamus un pārvaldībā izmantojamus rezultātus (Pitois *et al.*, 2021). Šajā promocijas darbā, MSTS koncepts (kā aprakstīts Gorokhova *et al.*, 2016;





**Attēls 3.5:** Shematiskais MSTS indikatora attēlojums. Zaļais lauks (augšējais labais kvadrants) atbilst GES stāvoklim, dzeltenie lauki – sub-GES stāvoklim, kur tikai viens no parametriem ir izpildīts, un sarkanais lauks (apakšējais kreisais kvadrants) norāda uz apstākļiem, kuros abi parametri nesasniedz robežvērtības. Attēls no Gorokhova *et al.* (2016), tulkots latviski. [CC BY 4.0]

**Figure 3.5:** Schematic illustration of the MSTS indicator. Green area (upper right quadrant) represents GES; yellow area - sub-GES, when only one of the parameters has reached GES; red area (lower left quadrant) - sub-GES, when both parameters do not meet GES thresholds. Figure from Gorokhova *et al.* (2016), translated in Latvian. [CC BY 4.0]

HELCOM, 2018) ir testēts Rīgas līcī ar mērķi vērtēt tā izmantošanas potenciālu vides stāvokļa novērtēšanā gan atklātajos, gan piekrastes reģionos.

Sekojošā HELCOM MSTS indikatora metodikai (HELCOM, 2018), definēti divi references periodi Rīgas līcim:

1.  $Ref_{CHL}$ : 1993-2000 – novērotas zemas hlorofila *a* vērtības (Andersen *et al.*, 2017), līdz ar to pieņemts, ka eitrofikācijas sekas mazākas un zooplanktona populācija sekmīgi kontrolē fitoplanktona biomasu;
2.  $Ref_{FISH}$ : 1993-1997 – novērots pastāvīgi augsts reņģu skaits Rīgas līcī (0.93-1.18 milj.) (ICES, 2018), līdz ar to pieņemts, ka zooplanktona biomasu un kvalitāti ir pietiekama lielā reņģu skaita uzturēšanai.

Katram references periodam ( $Ref_{CHL}$ ,  $Ref_{FISH}$ ) aprēķināts vidējais aritmētiskais ( $\mu_{TS}$ ,  $\mu_{MS}$ ), standartnovirze ( $\sigma_{TS}$ ,  $\sigma_{MS}$ ) un 99% ticamības intervāla zemākā robeža ( $LCI99\%^{TS}$ ,  $LCI99\%^{MS}$ ), kas attiecīgi atbilst GES robežvērtībai katram parametram un periodam, pirms tam pārbaudot datu atbilstību normālajam sadalījumam (pie nepieciešamības datu kopu normalizējot ar Box-Cox transformāciju). Labs vides stāvoklis ir sasniegts, ja pārsniegtas abas GES vērtības (jo kā GES robežvērtība noteikta lielākā no abām aprēķinātajām katram parametram, bet būtībā jāpārsniedz visas četras vērtības). Augstākā no periodu  $LCI99\%$  vērtībām katram parametram (TS un MS) piemērojama kā GES robežvērtība Rīgas līcim MSTS indikatora novērtējuma veikšanai:

$$\max(GES_{Chl}^{TS}, GES_{Fish}^{TS}) = GES^{TS} ; \max(GES_{Chl}^{MS}, GES_{Fish}^{MS}) = GES^{MS}$$



Turpinot izvērtēt vides stāvokli, pēc MSTS indikatora metodikas, aprēķinātas z-vērtības katram MSTS parametram un references periodam. Pēc tam noteikta zemākā kumulatīvā z-vērtību summa (angļu val. "lower CuSum") visai datu kopai un katram parametram (Gorokhova *et al.*, 2016). Lower CuSum robežvērtība noteikta -5, līdz ar to, ja tā noslīd zem šīs robežas, uzskatāms, ka GES nav sasniegts, jo uzrāda ilgtermiņa lejupejošu trendu un liecina par nestabiliem apstākļiem ekosistēmā.

### 3.4.2. Vides faktoru ietekmes uz MSTS indikatora parametriem

Vides faktoru ietekme uz MSTS indikatora parametriem (MS un TS – izteikts gan kā kopējā biomasa (TZB), gan kā kopējais indivīdu skaits (TZA)) analizēta, izmantojot vispārināto aditīvo modelēšanas metodi (turpmāk: GAM; angļu val. "generalized additive modelling"), pielietojot to katram parametram atsevišķi. Analīzē izmantotas z-vērtības (nevis absolūtās vērtības). Rīgas līča apstākļiem attiecīgi par visnozīmīgākajām abiotiskajām ietekmēm noteiktas temperatūras, sāļuma izmaiņas un saldūdens noteces apjomi, kuru dinamikas ietekme analizēta uz MSTS vērtībām un tā vides stāvokļa novērtējumu. Indikatora sniegums un tā saistība ar abiotiskajiem faktoriem izvērtēta gan piekrastes, gan atklātajos Rīgas līča ūdeņos (3.6. attēls, 3.2. tabula). Temperatūras un sāļuma dati iegūti no LHEI datubāzes, savukārt upju noteces dati iegūti no Latvijas vides, ģeoloģijas un meteoroloģijas centra datubāzes (<https://www.meteo.lv/en/>)

**Tabula 3.2:** MSTS indikatora testēšanas pētījumā analizēto staciju raksturojums. Nr. - publikācijā (**III raksts**) piešķirtā numerācija; Monit. stacijas nr. - Latvijas Nacionālā monitoringa staciju numerācija.

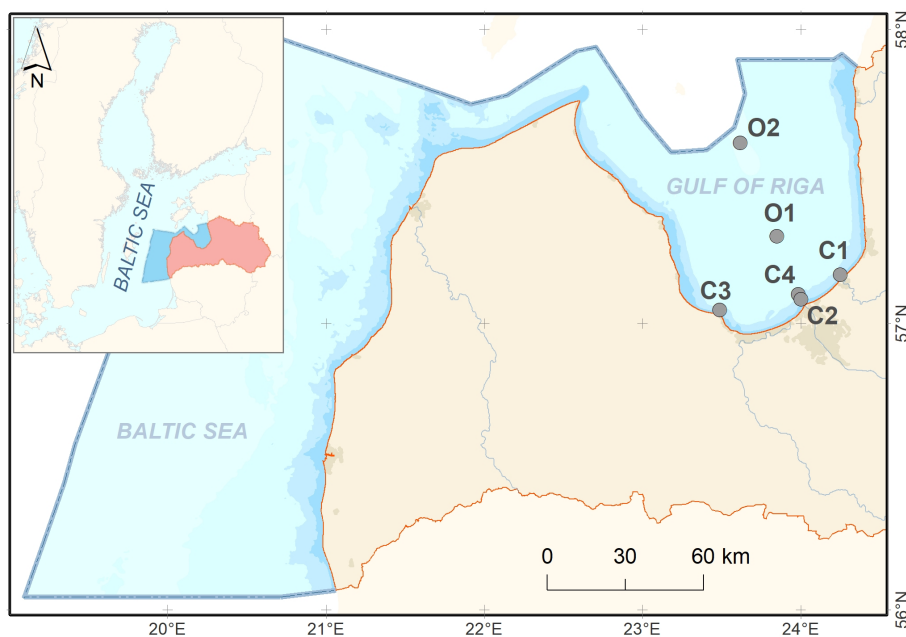
**Table 3.2:** Description of MSTS indicator testing sites. Nr. - assigned site numbering in **paper III**; Monit. stacijas nr - site numbering in national monitoring station net; Z platums - N Latitude; A Garums - E Longitude; Dziļums (m) - depth in meters; ūdeņu tips - water type (piekraste - coastal; atklāti ū. - off-shore/open waters).

Nr.	Monit. stacijas nr.	Z Platums	A Garums	Dziļums (m)	Ūdeņu tips
C1	163	57°10'	24°15'	12	piekraste
C2	165	57°05'	24°01'	12	piekraste
C3	170	57°03'	23°29'	12	piekraste
C4	101A	57°06'	23°59'	22	piekraste
O1	119	57°18'	23°51'	44	atklāti ū.
O2	121	57°37'	23°37'	56	atklāti ū.

## 3.5. Funkcionālās daudzveidības novērtēšana (IV raksts)

### 3.5.1. Mezozooplanktona pazīmes un dalījums funkcionālajās grupās

Vasaras zooplanktona cenozes funkcionālā daudzveidība (turpmāk: FD) novērtēta, pamatojoties uz kategorizētām vērtībām, kas raksturo organisma izmēru, barošanās metodi un trofisko lomu (3.3. tabula) – pazīmju kombinācija, kas norāda uz savstarpējām biotiskajām mijiedarbībām un lielā mērā atbild uz jautājumu "kurš ar ko barojas?" (Hébert and Beisner, 2020). Barošanās metodes definētas pēc Kiørboe (2011) klasifikācijas, izņemot "plēsēja" (angļu val. "raptorial") barošanās veidu, kas pievienots C kategorijai (saīsinājums no angļu val. "cruising").



**Attēls 3.6:** MSTS indikatora testēšanas pētījumā analizētās stacijas Latvijas teritoriālajos ūdeņos (iekrāsoti tumšāk zili mazajā attēlā augšējā kreisā stūrī). C1, C2, C3, C4 - piekrastes stacijas; O1, O2 - atklātu ūdeņu stacijas. Attēls no Labuce *et al.* (2020b).

**Figure 3.6:** MSTS testing sites (C1, C2, C3, C4 dots (coastal zone); O1, O2 dots (off-shore zone)) in the Latvian territorial waters (dark area in the small panel figure) Figure from Labuce *et al.* (2020b).

”Plēsēja” barošanās metode definēta kā plēsīgo kladoceru (*Onychopoda* dzimtas pārstāvju) barošanās veids. ”Jauktā tipa” barošanās piedēvēta organismiem, kuri izrāda spēju pārslēgties starp diviem vai vairākiem barošanās veidiem (3.3. tabula).

Funkcionālās mezozooplanktona grupas noteiktas izmantojot hierarhisko aglomeratīvo klāsteranalīzi, pamatojoties uz 3.3. tabulā norādīto vērtību atšķirībām (raksturotas izmantojot Gower (Gower, 1971; Podani, 1999) nevienlīdzības matricu). Piemērotākā aglomerācijas metode un optimālais klāsteru skaits novērtēti pēc klāsteru validācijas statistiskajiem rādītājiem (R programmas (R Core Team, 2020) ”fpc” v.2.2-5 pakotnes funkcionalitāte (Hennig, 2020)). Rezultātā, kā aglomerācijas metode izmantota maksimālā distanču variācija (angļu val. ”complete linkage”) un taksoni grupēti piecos klāsteros (3.3. tabula).

Pirmā funkcionālā mezozooplanktona grupa (turpmāk: G1) apvieno maza izmēra herbivoro filtrētājus. Otrā grupa (turpmāk: G2) identificēta kā maza izmēra plēsīgie airkājvēži no *Cyclopoida* kārtas; šī grupa analizē nav iekļauta nelielā novērojumu skaita dēļ. Trešā (turpmāk: G3) un ceturtā (turpmāk: G4) grupa sastāv no omnivoriem. Liela izmēra omnivori, kas barojas ar salīdzinoši lielākiem upuriem sagrupēti G3, savukārt maza izmēra omnivori, kas pārtiek no maza izmēra barības, apvienoti G4 grupā. Piekto grupu veido taksoni, kurus selektīvi medī Rīgas līča reņģe (Livdāne *et al.*, 2016), nezskatoties uz to barošanās metodes un morfoloģiskajām atšķirībām.

Identificētās funkcionālās grupas pētījumā izmantotas ar mērķi vispusīgi novērtēt kopējās mezozooplanktona FD izmaiņu ekoloģiskās ietekmes un mijiedarbības. Funkcionālo grupu indivīdu skaits izmantots kā vides parametrs, un mezozooplanktona FD indeksi aprēķināti taksonu līmenī, ignorējot klāsteru sadalījumu.

**Tabula 3.3:** Mezozooplanktona funkcionālās pazīmes un to raksturojums. Taksonu saīsinājumi atšifrēti 2.1. tabulā. Visas pazīmes ir kategorizētas. FM (barošanās metode): A - pasīvā sēdi-un-gaidi, F - filtrēšanas straumes veidošana, C - aktīvā barības meklēšana, M - jauktā tipa barošanās; ML (vidējais garums): 1 -  $\leq 0.40$  mm, 2 - 0.41–0.80 mm, 3 - 0.81–1.20 mm, 4 - 1.21–1.60 mm, 5 - 1.61–2.00 mm; PS (upura izmērs): 1 -  $\leq 0.010$  mm; 2, - 0.011–0.050 mm; 3 -  $> 0.050$  mm; TG (trofijas grupa): H - herbivors jeb augēdājs; C - plēsējs; O - omnivors jeb visēdājs; HS (reņģes selektīvā medīšana; kategorijas definētas balstoties uz Livdāne *et al.* (2016) pētījumu): 0 - netiek selektīvi medīts, 1 - vidēji selektīvi medīts, 2 - izteikti selektīvi medīts. Dendrogramma veidota no Gowera nevienlīdzības matricas, ar "complete linkage" aglomerācijas metodi. References atšifrētas tabulas beigās. Tabula no Labuce *et al.* (2021).

**Table 3.3:** Meso zooplankton functional traits and their values. Abbreviations of taxa (Saīsinājums) as in Table 2.1. All traits are categorical. FM (feeding mode): A, ambush; F, feeding current; C, cruising/raptorial; M, mixed feeding; ML (mean length): 1,  $\leq 0.40$  mm; 2, 0.41–0.80 mm; 3, 0.81–1.20 mm; 4, 1.21–1.60 mm; 5, 1.61–2.00 mm; PS (prey size): 1,  $\leq 0.010$  mm; 2, 0.011–0.050 mm; 3,  $> 0.050$  mm; TG (trophic group): H, herbivore; C, carnivore; O, omnivore; HS (selectively predated by herring; categories defined based on a study by Livdāne *et al.* (2016): 0, not selectively predated; 1, moderately selected; 2, highly selected. The dendrogram is based on Gower's dissimilarity using 'complete linkage' agglomeration. References shown in table footnotes. Table from Labuce *et al.* (2021).

Funkc. grupa	Saīsinājums	FM	ML	PS	TG	HS	Dendrogramma
G1	KerCoch	F <sup>a</sup>	1 <sup>b</sup>	1 <sup>a</sup>	H <sup>a</sup>	0	
	KerQua	F <sup>a</sup>	1 <sup>b</sup>	1 <sup>a</sup>	H <sup>a</sup>	0	
	KerCruc	F <sup>a</sup>	1 <sup>b</sup>	1 <sup>a</sup>	H <sup>a</sup>	0	
	Amph	F <sup>c</sup>	1 <sup>d</sup>	1 <sup>c</sup>	H <sup>c</sup>	0	
	Poly	F <sup>a</sup>	1 <sup>e</sup>	1 <sup>e</sup>	H <sup>e</sup>	0	
	Biv	F <sup>f</sup>	1 <sup>g</sup>	1 <sup>f</sup>	H <sup>g</sup>	0	
	Bos	F <sup>h</sup>	1 <sup>d</sup>	1 <sup>i</sup>	H <sup>h</sup>	1	
G2	Cycl	A <sup>j</sup>	2 <sup>d</sup>	2 <sup>i</sup>	C <sup>k</sup>	0	
G3	Pleo	M <sup>lm</sup>	3 <sup>d</sup>	2 <sup>lm</sup>	C <sup>lm</sup>	1	
	Evad	M <sup>lm</sup>	4 <sup>d</sup>	2 <sup>lm</sup>	O <sup>lm</sup>	1	
	AcSpp	M <sup>j</sup>	3 <sup>j</sup>	2 <sup>i</sup>	O <sup>n</sup>	0	
	AcLon	M <sup>j</sup>	3 <sup>j</sup>	2 <sup>i</sup>	O <sup>n</sup>	0	
	Tem	F <sup>j</sup>	4 <sup>j</sup>	2 <sup>i</sup>	O <sup>o</sup>	0	
G4	SySpp	C <sup>a</sup>	1 <sup>p</sup>	1 <sup>a</sup>	O <sup>a</sup>	0	
	SyBal	C <sup>a</sup>	1 <sup>p</sup>	1 <sup>a</sup>	O <sup>a</sup>	0	
	CalN	C <sup>r</sup>	1 <sup>r</sup>	1 <sup>i</sup>	O <sup>s</sup>	0	
	CycN	C <sup>r</sup>	1 <sup>r</sup>	1 <sup>i</sup>	O <sup>k</sup>	0	
G5	Limn	C <sup>t</sup>	5 <sup>j</sup>	3 <sup>i</sup>	C <sup>t</sup>	2	
	Cerc	C <sup>u</sup>	5 <sup>u</sup>	3 <sup>i</sup>	C <sup>u</sup>	1	
	Eury	C <sup>j</sup>	4 <sup>j</sup>	2 <sup>i</sup>	O <sup>u</sup>	2	

<sup>a</sup> Ruttner-Kolisko (1974) <sup>b</sup> Berzins (1960) <sup>c</sup> Pansch *et al.* (2013) <sup>d</sup> Telesh and Heerkloss (2004)

<sup>e</sup> Burckhardt *et al.* (1997) <sup>f</sup> Arapov *et al.* (2010) <sup>g</sup> Raby *et al.* (1994) <sup>h</sup> Sommer and Sommer (2006)

<sup>i</sup> Hansen *et al.* (1994) <sup>j</sup> Brun *et al.* (2017) <sup>k</sup> García *et al.* (2011) <sup>l</sup> Eglöf *et al.* (1997) <sup>m</sup> Katechakis and Stibor (2004)

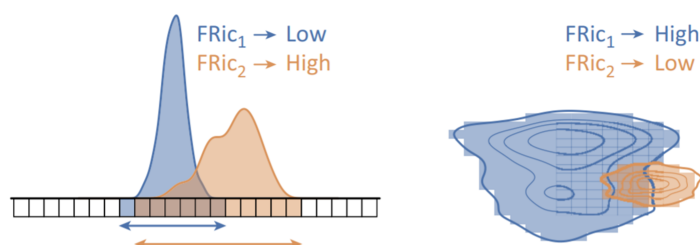
<sup>n</sup> Tiselius (1989) <sup>o</sup> Gentsch *et al.* (2009) <sup>p</sup> Hollowday (2002) <sup>r</sup> Titelman and Kiørboe (2003)

<sup>s</sup> Stoecker and Eglöf (1987) <sup>t</sup> Warren (1985) <sup>u</sup> Rivier *et al.* (1998) <sup>u</sup> Grigorovich *et al.* (2000) <sup>u</sup> Revis *et al.* (1991)

### 3.5.2. Funkcionālās daudzveidības indeksi

Šajā pētījumā mezozooplanktona FD novērtēta ar četriem indeksiem (FRic, FEve, FDis, FDiv). Tie aprēķināti izmantojot *dbFD* funkciju no "FD" pakotnes (Laliberté and Legendre, 2010; Laliberté *et al.*, 2014) R v3.6.1. vidē. FD indeksu aprēķini balstīti uz 3.3. tabulā norādīto pazīmju vērtībām, kas izteiktas Gower (Gower, 1971; Podani, 1999) nevienlīdzības matricā. Visas pazīmes tika svērtas vienlīdzīgi, savukārt FD indeksi svērti pēc relatīvā sugu skaita, kuras sastopamas ar konkrēto pazīmi.

Funkcionālā bagātība (turpmāk: FRic; no angļu val. "*functional richness*") raksturo nišas telpu, ko aizpilda taksonu cenoze (Villéger *et al.*, 2008), sniedzot informāciju par FD izkliedi (angļu val. "*dispersion*"). To aprēķina saskaitot kopā visu pazīmju aizpildīto iedomāto daudzdimensionālo telpu jeb hipervolumu (angļu val. "*hypervolume*"). FRic aprēķinos neņem vērā indivīdu skaitu, tikai pazīmes esamību; jo vairāk pazīmes sastopamas nišas telpā, jo tā ir plašāka un līdz ar to FRic vērtība augstāka. FRic ir jutīgs pret outlieriem. FRic grafiskais attēlojums redzams 3.7. attēlā.



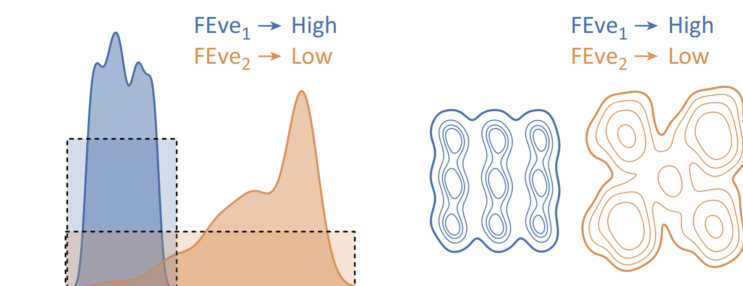
**Attēls 3.7:** Funkcionālās bagātības indeksa FRic grafisks attēlojums. Attēls no Carmona *et al.* (2016)<sup>0C2</sup>.

**Figure 3.7:** Schematic illustration of functional richness index FRic. Figure from Carmona *et al.* (2016)<sup>0C2</sup>.

Funkcionālais vienmērīgums (turpmāk: FEve; no angļu val. "*functional evenness*") norāda kā sadalīta pazīmju sastopamība aizpildītajā nišas telpā (Villéger *et al.*, 2008), raksturojot pazīmju izplatību (angļu val. "*distribution*"), neņemot vērā pašu aizpildītās telpas apjomu. Sabiedrībās, kur visu pazīmju izplatība ir vienlīdz liela jeb vienmērīga, FEve uzrāda augstākas vērtības un otrādi. Proti, sabiedrībās, kur izteikti dominē indivīdi ar atsevišķām pazīmēm, bet pārējās pazīmes sastopamas reti FEve uzrāda zemākas vērtības. FEve aprēķini ņem vērā indivīdu skaitu. Tā grafiskais attēlojums redzams 3.8. attēlā.

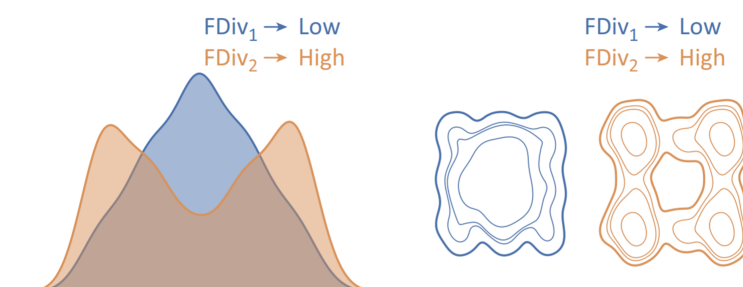
Funkcionālā novirze (turpmāk: FDiv; no angļu val. "*functional divergence*") kvantitatīvi nosaka, kā pazīmju vērtības sadalītas pret aizpildītās nišas telpas centroīdu (Villéger *et al.*, 2008), neņemot vērā tās kopējo tilpumu. FDiv raksturo FD izplatību (angļu val. "*distribution*"); augstas FDiv vērtības norāda par brīvo nišu pieejamību un pazeminātu konkurenci par resursiem (Mason *et al.*, 2005). FDiv ņem vērā indivīdu skaitu pazīmju sastopamības aprēķinā, savukārt centroīda koordinātu aprēķins nav indivīdu skaita svērts. FDiv grafiskais attēlojums redzams 3.9. attēlā.

<sup>0C2</sup>”Republished with permission of Elsevier Science & Technology Journals, from "Traits Without Borders: Integrating Functional Diversity Across Scales" by Carmona, C.P.; de Bello, F.; Mason, N.W.H.; Lepš, J., 31(5) 2016; permission conveyed through Copyright Clearance Center, Inc.”



**Attēls 3.8:** Funkcionālā vienmērīguma indeksa FEve grafisks attēlojums. Attēls no Carmona *et al.* (2016)<sup>OC2</sup>.

**Figure 3.8:** Schematic illustration of functional evenness index FEve. Figure from Carmona *et al.* (2016)<sup>OC2</sup>.



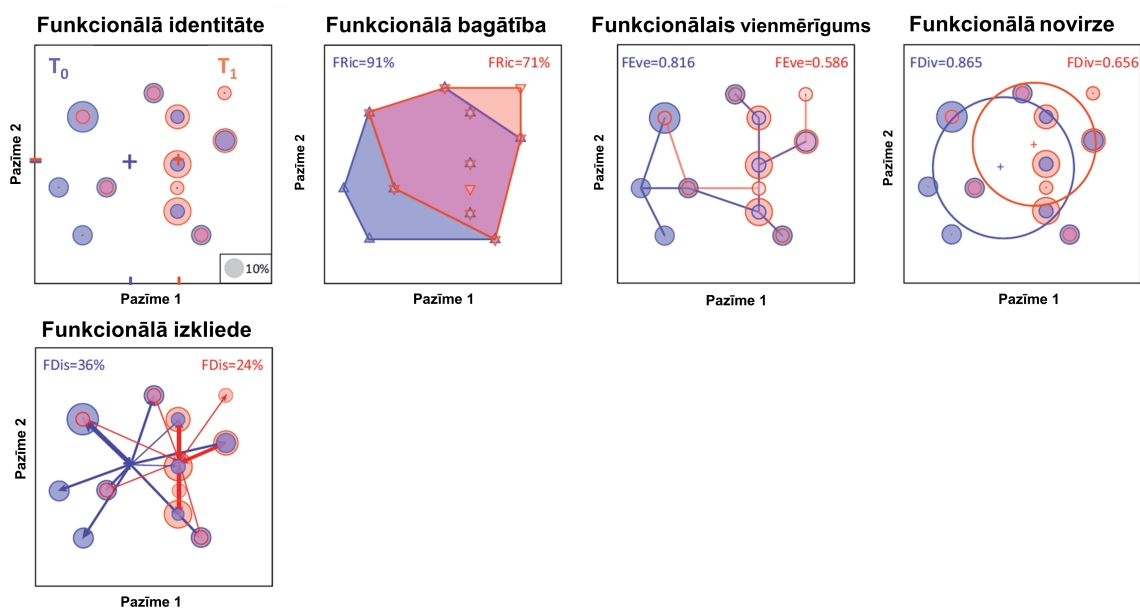
**Attēls 3.9:** Funkcionālās novirzes indeksa FDiv grafisks attēlojums. Attēls no Carmona *et al.* (2016)<sup>OC2</sup>.

**Figure 3.9:** Schematic illustration of functional divergence index FDiv. Figure from Carmona *et al.* (2016)<sup>OC2</sup>.

Funkcionālā izkliede (turpmāk: FDis; no angļu val. *“functional dispersion”*) ir multidimensionāls indekss, kas novērtē savstarpēju taksonu izkliedi (Laliberté and Legendre, 2010); matemātiski tas ir ļoti tuvs Rao kvadrātiskās entropijas aprēķiniem (Rao, 1982). FDis vērtības rāda vidējo attālumu no katra indivīda līdz skaita-svērtajam centroīdam, kas raksturo analizētās sabiedrības pazīmju aizpildīto telpu, ņemot vērā tās kopējo tilpumu. FDis nav jutīgs pret anomālajiem datu punktiem un uzskatāms par robustu FD izklijes (angļu val. *“dispersion”*) indeksu (Laliberté and Legendre, 2010). Izmantoto FD indeksu vienkāršots aprēķinu shematiskais attēlojums redzams 3.10. attēlā.

FRic, FDis un FDiv indeksi koriģēti, izmantojot matricu-maiņas nulles modeļus (angļu val. *“matrix-swap null models”*) kā norādīts Mason *et al.* (2013) un Swenson (2014). Matricas randomizācija ar neatkarīgo matricas-maiņas algoritmu (1000 permutācijas) veikta ar *randomizeMatrix* funkciju no *“picante”* pakotnes (Kembel *et al.*, 2010) R vidē. Pētījuma analīzē izmantotas tikai standartizētās FRic, FDis un FDiv indeksu efektu vērtības (angļu val. *“standardised effect sizes”*), iegūstot SESFRic, SESFDis un SESFDiv. FEve netika koriģēts (Mason *et al.*, 2013) un izmantotas tā vērtības kā aprēķinātas *dbFD* funkcijas rezultātā.

<sup>OC2</sup>“Republished with permission of *Elsevier Science & Technology Journals*, from *“Traits Without Borders: Integrating Functional Diversity Across Scales”* by Carmona, C.P.; de Bello, F.; Mason, N.W.H.; Lepš, J., 31(5) 2016; permission conveyed through Copyright Clearance Center, Inc.”



TRENDS in Ecology &amp; Evolution

**Attēls 3.10:** Divdimensionāls izmantoto funkcionālās daudzveidības indeksu attēlojums.  $T_0$  un  $T_1$  - raksturo situācijas pirms (zilganie punkti) un pēc (sārti punkti), salīdzināšanas uzskatāmībai; punktu rādiuss reprezentē indivīdu skaitu. Attēls no Mouillot *et al.* (2013), tulkots latviski.<sup>0C3</sup>

**Figure 3.10:** Two-dimensional illustration of the used functional diversity indicators. Circle sizes are proportional to species relative abundances before ( $T_0$ ) and after ( $T_1$ ) disturbance in blue and red, respectively. First plot (top left) shows functional identify; FRic - functional richness; FEve - functional evenness; FDiv - functional divergence; FDis - functional dispersion. Figure adapted from Mouillot *et al.* (2013), translated in Latvian<sup>0C3</sup>.

### 3.5.3. Vides faktoru ietekmes uz mezozooplanktona funkcionālo daudzveidību

Pētījumā analizēta ūdens kolonas virsējā slāņa (0-10 m) temperatūras (turpmāk: SST), sāļuma (turpmāk: SSS), kā arī cianobaktēriju dominances (turpmāk: cyano:other; cianobaktēriju biomasas attiecība pret pārējo fitoplanktona biomasu), reņģu populācijas biomasas (turpmāk: *her-totBio*), reņģu nārstojošās populācijas biomasas (turpmāk: *her-totSPbio*), reņģu ataudzes (turpmāk: *her-Rec*) un mezozooplanktona funkcionālo grupu (3.3. tabula) skaita izmaiņu ietekmes uz FD indeksu vērtībām. Vides dati (SST, SSS, cyano:other) iegūti no LHEI datubāzes. Rīgas līča reņģu populācijas dati iegūti no ICES "Baltic Fisheries Assessment Working Group" ikgadējās atskaites (ICES, 2018).

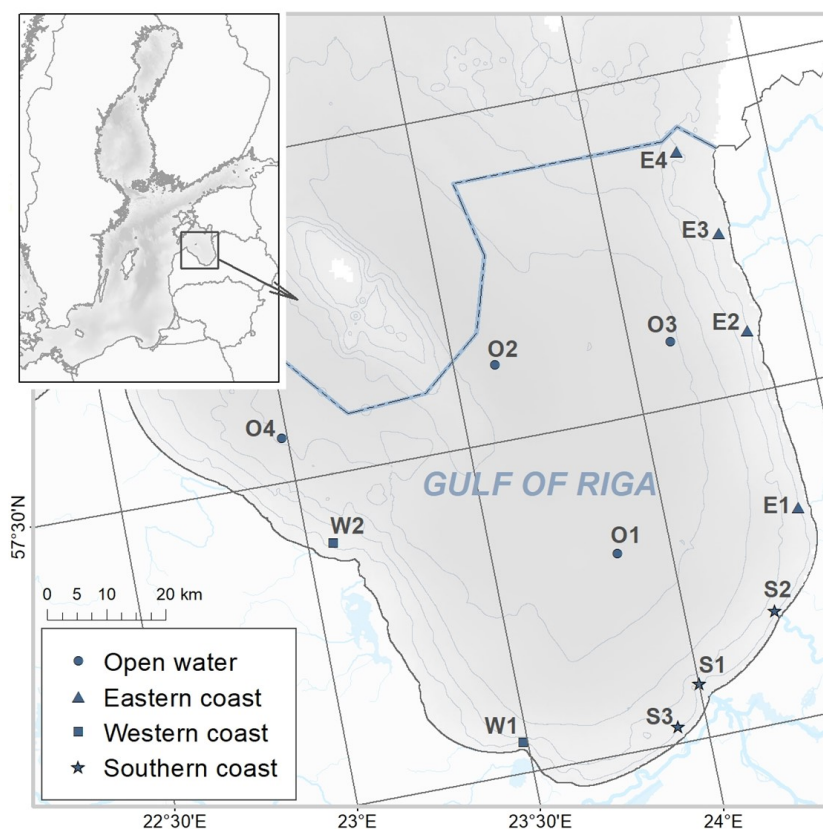
Daudzfaktoru analīze (turpmāk: MFA; no angļu val. "multiple factor analysis") pielietota, lai novērtētu vides abiotisko faktoru ietekmes Rīgas līcī, ar mērķi identificēt līdzības/atšķirības starp pētījumā iekļautajiem reģioniem (3.11. attēls, 3.4. tabula): atklāti ūdeņi, austrumu piekrastes, rietumu piekrastes un dienvidu piekrastes (pārejas) ūdeņi. Ievaddati MFA analīzei bija FD indeksu vērtības, SST, SSS, cyano:other un mezozooplanktona funkcionālo grupu indivīdu skaits. MFA analīze veikta, izmantojot "FactoMineR" pakotnes funkcionalitāti (Lê *et al.*, 2008). Piekrastes stacijas apvienotas grupās, atbilstoši to ģeogrāfiskajam novietojumam (3.11. attēls).

<sup>0C3</sup> "Republished with permission of Elsevier Science & Technology Journals, from "TA functional approach reveals community responses to disturbances" by Mouillot, D.; Graham, N.A.J.; Vileger, S.; Mason, N.W.H.; Bellwood D.R. 28(3) 2013; permission conveyed through Copyright Clearance Center, Inc."



Vidējā vērtība no katra reģiona (austrumu piekraste, rietumu piekraste, dienvidu piekraste) stacijām izmantota MFA analīzē, jo stacijas atsevišķi ir apsektas neregulāri. Savukārt atklāto ūdeņu stacijas analizētas katra atsevišķi, jo datu pieejamība to atļauj. Rezultātā analizēts periods no 1993. līdz 2017. gadam, kur katrs gads aprakstīts ar vienu vērtību katram piekrastes reģionam un katrai atklāto ūdeņu stacijai. Mezozooplanktona funkcionālo grupu indivīdu skaits pirms analīzes Box-Cox transformēts ("bestNormalize" pakotne (Peterson and Cavanaugh, 2019)).

FD indeksu saistība ar hidroloģiskajiem parametriem (SSS, SST), cianobaktēriju dominanci (*cyano:other*), mezozooplanktona funkcionālo grupu dinamiku un plēsēju ietekmi (*her-totSPbio*, *her-totBio*, *her-Rec*) novērtēta, pielietojot GAM metodi, ar izlīdzināšanas parametru, kas ierobežots līdz piecām brīvības pakāpēm. Lai noteiktu identificēto saistību tiešo ietekmi (atšķirot korelācijas no cēloņsakarībām), piemērots apmācības-testa datu iedalījums attiecībā 9:1. Saistība starp FD indeksiem un vides faktoriem novērtēta uz apmācības datu kopu (1993.-2014. gads), savukārt tās prognozēšanas spēja novērtēta ar neatkarīgo testa datu kopu (2015.-2017. gads). GAM analīzei izmantotas gada vidējās vērtības katram reģionam (apvienotas ne tikai piekrastes stacijas, bet arī atklāto ūdeņu stacijas), jo reņģu populācijas aplēses ir ar zemu telpisko dalījumu, t.i., visam Rīgas līcim vienkopus (ICES, 2018). Jānorāda, ka MFA analīzes rezultāti apstiprināja staciju apvienošanu reģionālās grupās (4.11. attēls). GAM analīze un statistiski būtisko saistību vizualizācija veikta ar "INDperform" pakotnes funkcionalitāti (Otto *et al.*, 2020).



**Attēls 3.11:** Mezozooplanktona funkcionālās daudzveidības novērtēšanas pētījumā analizētās stacijas. Aplis - atklāto ūdeņu stacijas; trīsstūris - austrumu piekrastes stacijas; kvadrāts - rietumu piekrastes stacijas; zvaigzne - dienvidu piekrastes/pārejas ūdeņu stacijas. Attēls no Labuce *et al.* (2021).

**Figure 3.11:** Sites analyzed in the mesozooplankton functional diversity assessment study. Station grouping see in the legend. Figure from Labuce *et al.* (2021).



**Tabula 3.4:** Mezozooplanktona funkcionālās daudzveidības noteikšanas pētījumā analizēto staciju raksturojums. Nr. - publikācijā (**IV raksts**) piešķirtā numerācija; Monit. stacijas nr. - Latvijas Nacionālā monitoringa staciju numerācija.

**Table 3.4:** Study sites analysed in mesozooplankton functional diversity determination study. Nr. - assigned site numbering in **paper IV**; Monit. stacijas nr - site numbering in national monitoring station net; Z platums - N Latitude; A Garums - E Longitude; Dziļums (m) - depth in meters; ūdeņu tips - water type (piekraste - coastal; atklāti ū. - off-shore/open waters)).

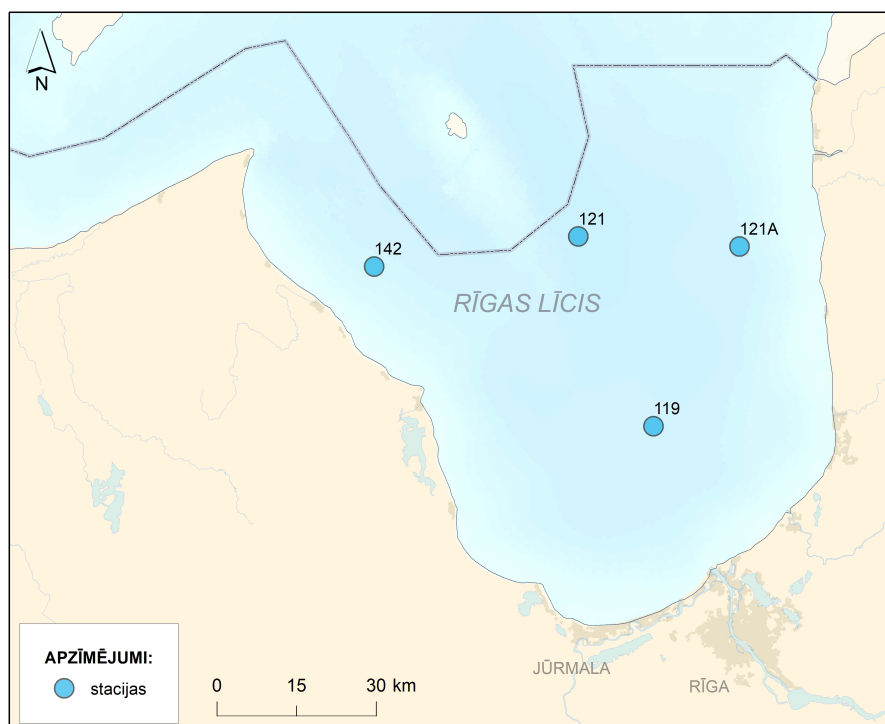
Nr.	Monit. stacijas nr.	Z Platums	A Garums	Dziļums (m)	Ūdeņu tips
O1	119	57°18'	23°51'	44	atklāti ū.
O2	121	57°37'	23°37'	56	atklāti ū.
O3	121A	57°36'	24°07'	43	atklāti ū.
O4	142	57°34'	23°58'	42	atklāti ū.
S1	165	57°05'	24°01'	12	piekraste
S2	163	57°10'	24°15'	12	piekraste
S3	167	57°02'	23°55'	12	piekraste
W1	170	57°03'	23°29'	12	piekraste
W2	172	57°24'	23°04'	12	piekraste
E1	162	57°19'	24°22'	12	piekraste
E2	160	57°36'	24°20'	12	piekraste
E3	159	57°46'	24°15'	12	piekraste
E4	158	57°53'	24°15'	12	piekraste

### 3.6. Pelagiāles-bentāles procesu izvērtēšana (V-nepublicēts)

#### 3.6.1. *Bentisko olu ievākšana un analīze*

Paraugi – grunts virsējais slānis 0-2 cm dziļumā – ievākti ar sedimentu koreru, kura diametrs 8 cm. Četrās Rīgas līča atklātās daļas stacijās (3.12. attēls) ievākts viens paraugs vienā apsekošanas reizē, kas fiksēts ar 96% etilspirtu. Kopumā periodā no 2014. gada līdz 2018. gadam ievākti un analizēti 23 sedimentu paraugi: 7 paraugi ievākti pavasarī (maijā), 8 paraugi ievākti vasarā (augustā) un 8 paraugi - rudenī (novembrī). Eksperimentālo darbu veikšanai ievākti seši paraugi katrā sezonā (pavasaris, vasara, rudens) 2018.gadā; kopā - 18 paraugi. Tie uzreiz, bez fiksācijas ievietoti plastmasas spainīšos (1L), kuri uzglabāti aukstuma kastēs līdz nogādāšanai laboratorijā.

Mezozooplanktona bentisko olu atdalīšana no fiksētajiem sedimentu paraugiem veikta pēc Onbé (Onbé, 1978 cit. pēc Katajisto *et al.* (1998) un Sopenen (2008)) metodikas. Paraugs atdalīts no fiksatora, filtrējot caur sietu (acs izmērs 50µm), un atšķaidīts ar destilētu ūdeni līdz precīzi nosakāmam tilpumam (mērīts mērglāzē). No parauga ar mērpipeti paņemti četri 10 mL apakšparaugi, un katrs no šiem četriem apakšparaugiem ieliets atsevišķā centrifugēšanas stobriņā (ar tilpumu 50 mL). Lai bentiskās olas atdalītu no sedimentiem, pie apakšparaugiem centrifugēšanas stobriņos pievienots 30 mL glikozes šķīdums (destilēts ūdens:glikoze = 1:1), un tie centrifugēti centrifūgā Heraeus Multifuge 3L-R trīs minūtes pie 3000 rpm. Nocentrifugētais glikozes šķīdums ar bentiskajām olām izfiltrēts caur 50 µm sietiņu un koncentrētais paraugs ieskalots Bogorova kamerā tālākai analīzei.



**Attēls 3.12:** Mezozooplanktona bento-pelaģiskās sasaistes novērtēšanas pētījumā analizētās stacijas. Sedimentu paraugi bentisko olu skaita novērtēšanai vākti visās četrās stacijās; sedimentu paraugi eksperimentālajiem darbiem, kā arī ūdens paraugi zooplanktona vertikālā sadalījuma novērtēšanai ievākti 121.A stacijā.

**Figure 3.12:** Sites included in the mesozooplankton bento-pelagic coupling assessment. Sediment samples for egg bank analysis sampled in all noted station; sediments for experimental works and water samples for analysis of vertical distribution of zooplankton taken in st. 121A.

Bentisko olu identifikācija, skaitīšana un mērīšana veikta ar caurejošās gaismas mikroskopu Leica DM4000. Bentiskās olas noteiktas līdz iespējami zemākajai taksonomiskajai piederībai pēc Viitasalo and Katajisto (1994), Sopanen (2008), Marcus (1990) un Madhupratap *et al.* (1996) izveidotajiem aprakstiem un uzņemtajiem mikroattēliem. Olas, kuras nebija iespējams identificēt, aprēķinos un analizē nav iekļautas.

Bentisko olu skaits izteikts uz  $\text{dm}^2$  sedimentu, un tā aprēķināšanai izmantota formula:

$$m_{kop} = \frac{m_s \times V_s}{S_{par} \times V_p}, \text{ kur}$$

$m_{kop}$  - bentisko olu skaits kvadrātdecimetrā;

$m_s$  - bentisko olu skaits apakšparaugā/-os;

$V_s$  - visa parauga atšķaidītais tilpums, mL;

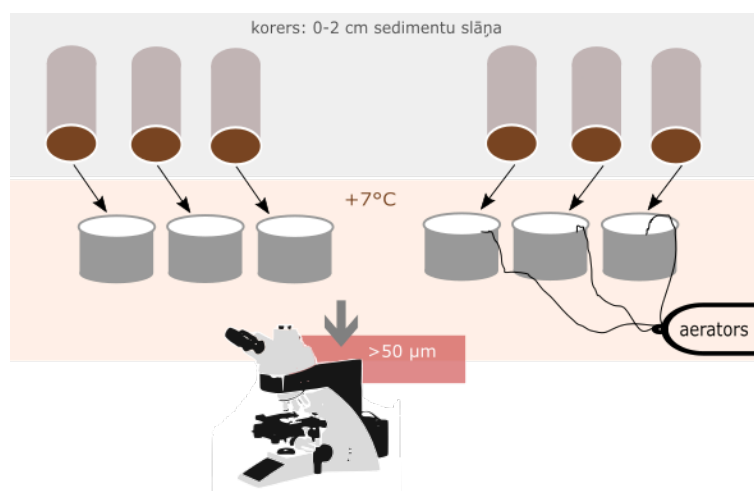
$V_p$  - apakšparauga/-u tilpums, mL;

$S_{par}$  - ievāktā parauga laukums,  $\text{dm}^2$ .

### 3.6.2. Bentisko olu inkubēšanas eksperimenti

Laboratorijas eksperimentā tika izmantoti 6 sedimentu paraugi (0-2 cm virsējā sedimentu slāņā) no 121A stacijas. Katru sedimenta paraugu uzreiz no korera (8 cm diametrā) ievietoja

500 ml traukā (plastmasas spainīts ar vāku) un uzmanīgi, pēc iespējas neuzduļķojot sedimentus, pārlēja tos ar filtrētu (Whatman GF/C klases stiklašķiedras filtrs ar poru izmēru 1.2  $\mu\text{m}$ ) Rīgas līča ūdeni ( $\approx 300$  mL). Aukstuma kastēs paraugus nogādāja laboratorijā, kur tos ievietoja temperatūras kontrolētā istabā ar 7°C temperatūru, trīs paraugiem pievadīja gaisu ar aeratoru un trīs paraugiem nepievadīja (3.13. attēls). Kopējais eksperimenta ilgums bija 2 nedēļas. Divas reizes nedēļā no katra parauga nolēja ūdeni un pārlēja to ar filtrētu (Whatman GF/C klases stiklašķiedras filtrs ar poru izmēru 1.2  $\mu\text{m}$ ) Rīgas līča ūdeni, kurš uzglabāts tādā pašā temperatūrā kā paraugi. No paraugiem ievākto ūdeni izfiltrēja caur sietu (acs izmērs 50  $\mu\text{m}$ ) un analizēja uzreiz, bez fiksācijas ar caurejošās gaismas mikroskopu (3.13. attēls). Starp ūdens maiņas reizēm bija vismaz 72 stundas. Katrā paņemtajā ūdens paraugā tika izskaitīti visi izšķīlušies organismi, izmantojot noteicējus, kas uzskaitīti 3.2. nodaļā. Organismu skaits aprēķināts uz indivīdiem no  $\text{dm}^2$  sedimentu.



**Attēls 3.13:** Shematiskais attēlojums bentisko olu šķīlšanās aktivitātes novērtēšanas eksperimentālajiem darbiem.

**Figure 3.13:** Schematic treatment design for benthic egg hatching experiments.

### 3.6.3. Mezozooplanktona un to olu vertikālais sadalījums ūdens kolonā

Papildus sedimentu paraugiem, ko ievāca eksperimentālajiem darbiem, ņemti arī ūdens paraugi 1 m, 15 m, 30 m un piegrunts dziļumā 121A stacijā. Ūdens paraugi iegūti ar Van Dorna batometru (tilpums ap 5 L) un filtrēti caur 56  $\mu\text{m}$  sietu. Paraugi fiksēti 4% BORAX-buferētā formalīnā.

Laboratorijā zooplanktona indivīdi, kā arī olas noteiktas līdz zemākajam iespējamajam taksonomiskajam līmenim, izmantojot noteicējus, kas uzskaitīti 3.2. nodaļā (zooplanktona indivīdu identifikācijai) un 3.6.1. nodaļā (olu identifikācijai).

## 4. REZULTĀTI UN DISKUSIJA

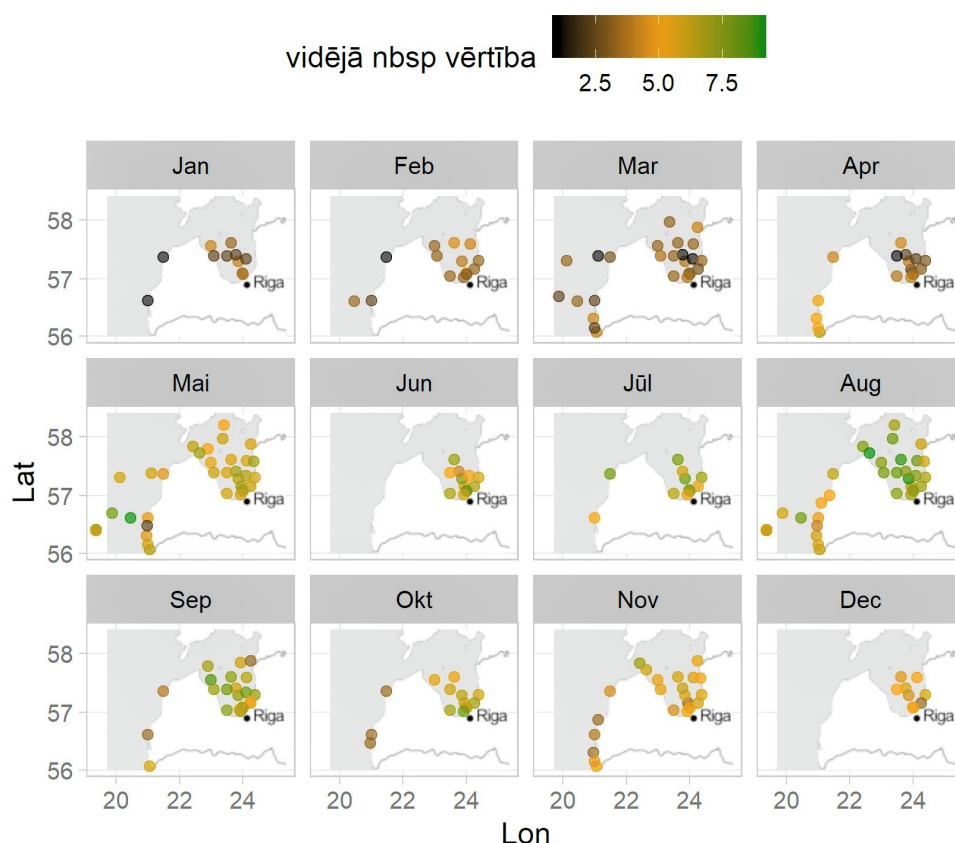
Šīs sadaļas struktūra veidota pamatojoties uz izvirzītajiem darba uzdevumiem un tēzēm. Rezultāti aprakstīti un analizēti tādā secībā kā izvirzīti darba uzdevumi. Nodaļās, kurās specifiski skaidrota kāda no izvirzītajām tēzēm, tas ir izcelts teksta logā nodaļas ietvarā.

### 4.1. Mezozooplanktona daudzveidība

#### 4.1.1. Taksonomiskā daudzveidība

Sezonālā mainība tiešā veidā ietekmē Baltijas jūras, tai skaitā Rīgas līča un Austrumgotlandes baseina (AGB) mezozooplanktona taksonomisko daudzveidību (4.1. attēls). Vislielākais sastopamo sugu skaits ir novērojams no jūlija līdz septembrim, Rīgas līcī uzrādot nedaudz augstākas vērtības (augustā vidēji 8 sugas) nekā AGB piekrastē. Tas ir arī periods ar visizteiktāko un stabilāko stratifikāciju un siltākajiem ūdens kolonas virsējiem slāņiem (Skudra and Lips, 2017). Temperatūrai un taksonomiskajai daudzveidībai ir globāli pozitīva sakarība (Angel, 1996), tāpēc šāda dinamika ir likumsakarīga.

Tomēr, šīs aplēses ietekmē sarežģīti identificējamo taksonu klātbūtne pētījuma ūdeņos, kuru



**Attēls 4.1:** Sastopamo mezozooplanktona sugu vidējā skaita sezonālā mainība (nbsp) Latvijas jūras ūdeņos periodā no 1993. līdz 2017. gadam.

**Figure 4.1:** Seasonal dynamics of mean number of present mesozooplankton species in marine waters of Latvia during 1993-2017.

sugu noteikšanai nepieciešama padziļinātāka morfoloģiskā analīze. Kā piemērus grūti identificējamajiem taksoniem var minēt mīkstmiesīgo virpotāju *Synchaeta* sugas (Hollowday, 2002) un kriptisko *Eurytemora affinis* sugu kompleksu (Lee and Frost, 2002). Šādi taksoni nereti tiek apvienoti augstākā taksona līmenī, ko arī rāda Latvijas monitoringa dati (2.1. tabula), kā rezultātā kopējais sugu apjoms varētu būt novērtēts par zemu.

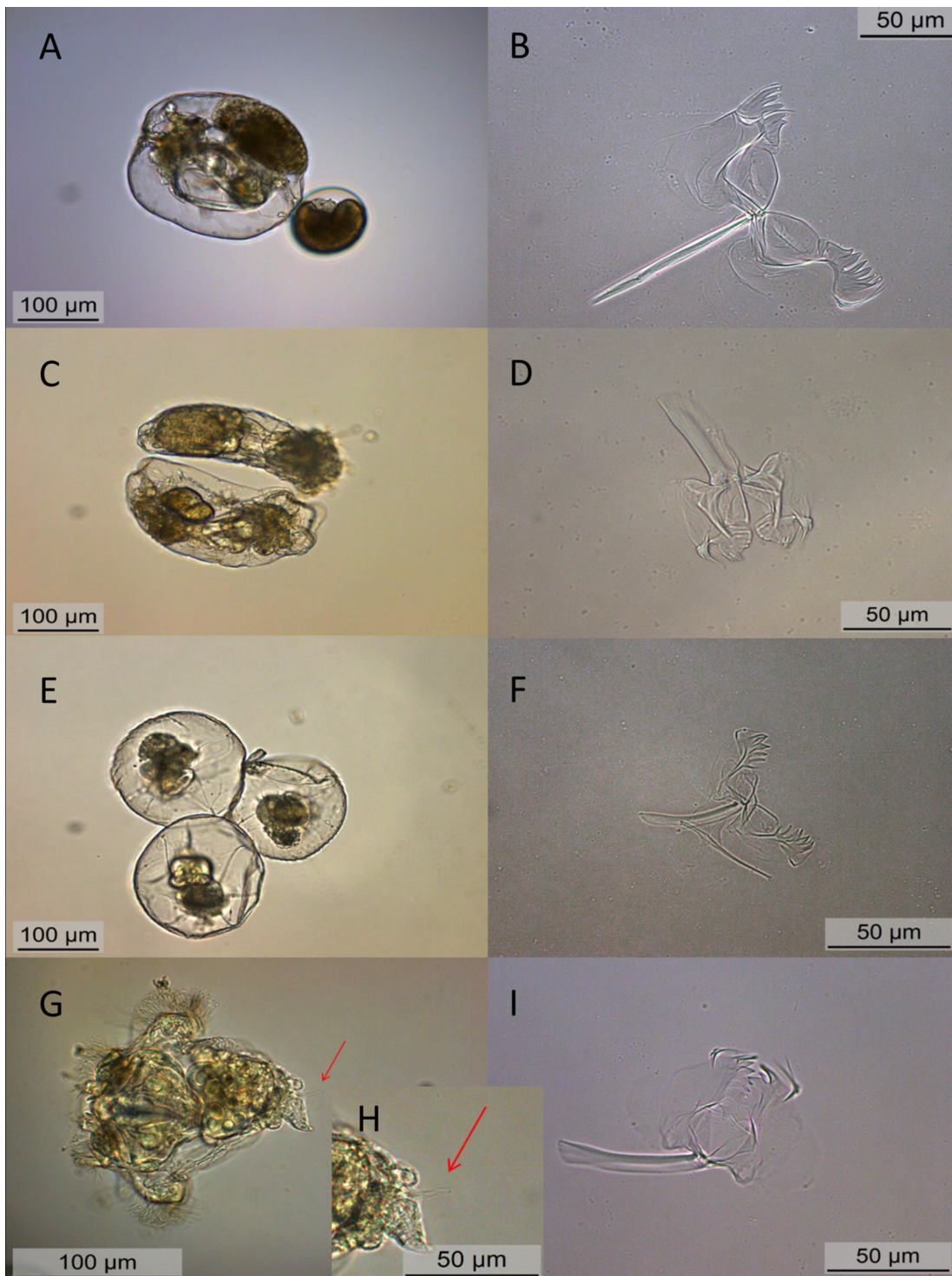
Virpotāju *Synchaeta* identificēšana līdz ģints līmenim ir plaši pielietota Baltijas jūras reģionā (piemēram Ojaveer *et al.*, 1998; Dippner *et al.*, 2000; Kornilovs *et al.*, 2004), jo to precīza sugas identifikācija prasa katra indivīda analīzi, izpreparējot un pietuvinājumā apskatot tā barības sasmalcināšanas aparātu jeb mastaksu (angļu val. "mastax"), kas atrodas virpotāja rīklē (skat. 3.3. attēlu). Mastakss sastāv no muskuļiem un cietā elementa - trofi (angļu val. "trophi"). Identificēšanai visnozīmīgākais ir trofi elements un tā virsmas struktūra (De Smet, 1998; Oberegger *et al.*, 2006). Šāda analīze ir laikietilpīga un prasa taksonomistam īpašas iemaņas un zināšanas.

Šī promocijas darba **I raksts** pievēršas ģints *Synchaeta* sugu identifikācijai un to daudzveidībai AGB piekrastē, Liepājas ostas reģionā (3.1. attēls). Apskatot *Synchaeta* populācijas indivīdus, pielietojot augstāk minēto preparēšanas pieeju, konstatētas četras sugas: *S.baltica*, *S.fennica*, *S.monopus* un *S.triophthalma* (4.2. attēls). Šī pētījuma laikā *S.triophthalma* konstatēta pirmo reizi Latvijas teritoriālajos ūdeņos un līdz ar to iekļauta Latvijas jūras ūdeņos sastopamo sugu sarakstā (2.1. tabula). Šāda pati *Synchaeta* identificēšanas metode ir pielietota arī Rīgas līča zooplanktona paraugu analīzē. Rīgas līcī lielākoties konstatētas Baltijas jūrai tipiskās *S.baltica*, *S.fennica* un *S.monopus*, kā arī atsevišķos gadījumos (agrā pavasarī, piegrunts slāņos) līdz galam neidentificējama suga, kas līdzinās *S.vorax*; bet tomēr trofi struktūra pilnībā neatbilst *S.vorax* aprakstam. Līdz ar ko *Synchaeta* daudzveidības izvērtējums AGB, Rīgas līcī un visā Baltijas jūrā kopumā joprojām paliek nepilnīgs un tam būtu nepieciešama padziļināta izpēte, iekļaujot gan elektronmikroskopijas metodi trofi analīzei, gan molekulārās metodes sugu identifikēšanā. Kopumā Baltijas jūrā ir ziņojumi par 11 sastopamām *Synchaeta* sugām (Berzins, 1960; Kutikova, 1970; Hollowday, 2002; Telesh and Heerkloss, 2002; Telesh *et al.*, 2009).

Kā arī mezozooplanktona monitoringam rekomendētā ievākšanas metode (HELCOM, 2017), t.i., WP-2 tīkls ar 100 μm tīkla acs izmēru, nav uzskatāma par pilnvērtīgu virpotāju ievākšanas metodi, jo nereti tie ir mazāki par 100 μm vai uzturās piekrastes ūdeņos, kuros WP-2 tīkla garums (≈3 m) ierobežo tā pielietošanas iespējas. Konkrētajā pētījumā (**I raksts**) zooplanktons ievākts ar Apšteina tipa zooplanktona tīklu (garumā <1 m), kam acs izmērs 56 μm, kas uzlabo virpotāju reprezentivitātes kvalitāti paraugā.

Savukārt **II rakstā** izvērtēta nesen Baltijas jūrā konstatētās *Eurytemora carolleae* klātbūtne un tās potenciālā iedzīvošanās Rīgas līcī. *E.carolleae* morfoloģiski ir ļoti līdzīga vietējai *E.affinis*, tāpēc sugas identifikēšanā izmantoti morfometriskie indeksi (aprakstīti 3.2.2. nodaļā). Kopumā piecu ♀ I2 vērtības pārsniedza definēto robežu (1.35), bet tām visām I1 svārstījās starp 8.3 un 10.8, norādot uz piederību *E.affinis* sugai. No ♂ datu kopas 15 indivīdi pārsniedza I3 robežvērtību (1.4) un viens no tiem tika identificēts kā statistiski atšķirīgs datu punkts no pārējās datu kopas (metode pēc Hoaglin *et al.*, 1986) (4.3. attēlā izcelts treknrakstā). Vēl viens statistiski atšķirīgs datu punkts identificēts augšējā kreisajā kvadrantā, bet tas ignorēts, jo robežvērtības nevienam no morfometriskajiem indeksiem nebija sasniegtas un līdz ar to piedēvēts *E.affinis* sugai. Tomēr, kopumā neviens no indivīdiem neuzrādīja pilnīgu atbilstību *E.carolleae* pazīmēm, jo netika sasniegtas abu izmantoto indeksu robežvērtības (neviens datu punkts neatrodas





**Attēls 4.2:** Formalinā fiksētu dzīvnieku attēli (pa kreisi) un to mastaksa cietais elements - trofi (pa labi): A,B – *S.baltica*; C,D – *S.fennica*; E,F – *S.monopus*; G,H,I – *S.triophthalma*. Sarkanā bulta norāda uz *S.triophthalma* tipisko pazīmi - asimetrisko sānu antenu. Attēls no Labuce and Strāķe (2017).

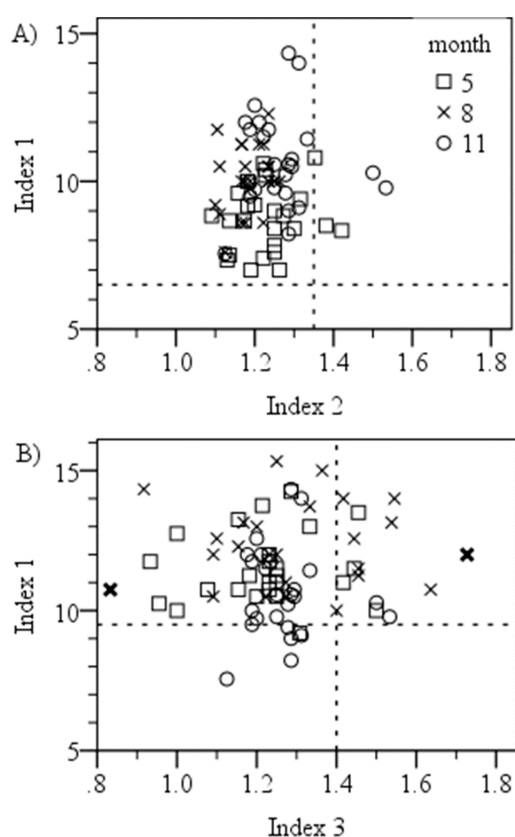
**Figure 4.2:** Micrographs of preserved animals (left) and respective trophi (right): A,B – *S.baltica*; C,D – *S.fennica*; E,F – *S.monopus*; G,H,I – *S.triophthalma*. Red arrow points to the typical feature of *S.triophthalma* – asymmetrical lateral antenna. Figure from Labuce and Strāķe (2017).

apakšējā labajā kvadrantā).

Iegūtie rezultāti liecina, ka, neskatoties uz Sukhikh *et al.* (2013) prognozēm, piecu gadu laikā, kopš pirmā konstatēšanas gadījuma 2008. gada paraugos (Sukhikh *et al.*, 2013), *E.carolleae*

nav izdevies izveidot patstāvīgu populāciju Rīgas līcī. Tomēr, ņemot vērā *E. carolleae* augstos vairošanās rādītājus (Pierson *et al.*, 2016) un ilgāku dzīvildzi (Beyrend-Dur *et al.*, 2009) *Eurytemora* sugu precīzai identifikācijai būtu jāpievērš pastiprināta uzmanība visā Latvijas jūras ūdeņu akvatorijā arī turpmāk.

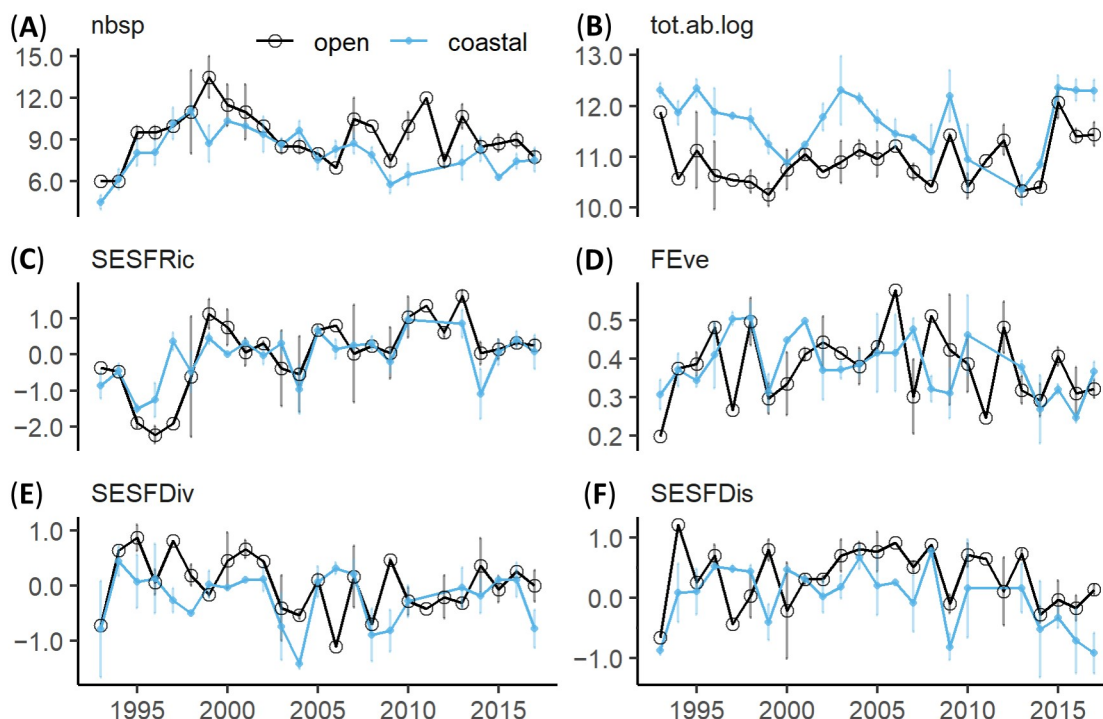
Ilgtermiņā skatoties, mezozooplanktona sugu skaits Rīgas līcī pieaudzis periodā no 90-to gadu vidus (vidēji 6 sugas 1994. gadā) līdz 2000-to gadu sākumam, kad vidēji zooplanktona cenozē sastopamas 10-13 sugas (4.4.A. attēls). Pieaugumam sekoja pakāpenisks samazinājums (līdz pat vidēji 7 sugām 2006.gadā), un kopš aptuveni 2008. gada vidējais mezozooplanktona sastopamo taksonu skaits vasaras periodā Rīgas līča piekrastes reģionos ir saglabājies nemainīgs (ap 7), savukārt atklātajā daļā sugu skaits uzrāda ikgadēju mainību, svārstoties vidēji no 7 līdz 12. Tai pat laikā mezozooplanktona kopējais skaits uzrāda pretējas tendences; piekrastes ūdeņos tas bija lielāks nekā atklātajos ūdeņos, bet arī krasi mainīgs (4.4.B attēls).



**Attēls 4.3:** *Eurytemora affinis* un *Eurytemora carolleae* identificēšanas morfometrisko indeksu vērtības: A) ♀ and B) ♂. Punktotā līnija - indeksu robežvērtības; augšējais kreisais kvadrants norāda uz *E. affinis* piederību; visi pārējie (bet vistiešāk abi apakšēji) kvadranti norāda uz *E. carolleae* piederību (skat. 3.1. tabulu). Treknrakstā izceltie punkti statistiski būtiski atšķirās no datu kopas vidējām vērtībām (identificēti pēc Hoaglin *et al.* (1986)). Attēls no Labuce *et al.* (2018).

**Figure 4.3:** Values of morphometric indices used for separation between *Eurytemora affinis* and *Eurytemora carolleae*: A) ♀ and B) ♂. Dotted lines show defined border of indices between both species — upper left quadrant corresponds to *E. affinis* indication; all other (but mostly two lower quadrants) — might correspond to *E. carolleae* indication (see Table 3.1). Bolded markers indicate statistically significant outliers (identified by “Outlier Labeling Rule”; (Hoaglin *et al.*, 1986)). Figure from Labuce *et al.* (2018).





**Attēls 4.4:** Vasaras mezozooplanktona cenozes ilgtermiņa dinamika Rīgas līča piekrastes (*coastal*) un atklātajos ūdeņos (*open*). (A) nbsp — konstatētais kopējais sugu/taksonu skaits; (B) tot.ab.log — kopējā skaita naturāllogaritms; (C) SESFRic — funkcionālā bagātība; (D) FEve — funkcionālais vienmērīgums; (E) SESFDiv — funkcionālā novirze; (F) SESFDis — funkcionālā izkliede. Attēls no Labuce *et al.* (2021).

**Figure 4.4:** Long-term dynamics of summer mesozooplankton communities in open and coastal areas (mean of western, eastern, and southern coastal area) of the Gulf of Riga. Error bars represent the standard deviation of the mean. (A) nbsp — number of observed taxa; (B) tot.ab.log — natural log of total abundance; (C) SESFRic — functional richness; (D) FEve — functional evenness; (E) SESFDiv — functional divergence; (F) SESFDis — functional dispersion. Figure from Labuce *et al.* (2021).

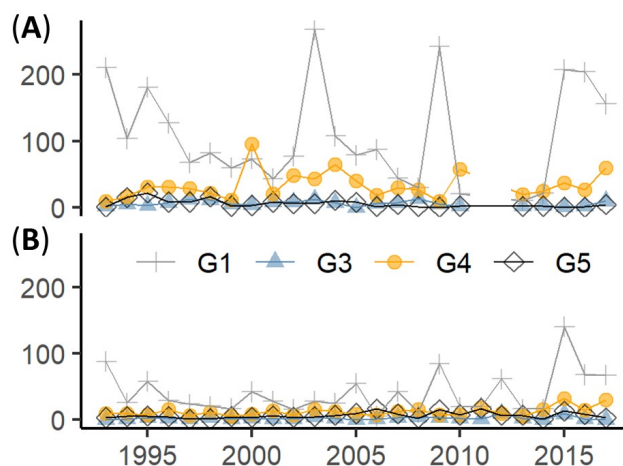
#### 4.1.2. Funkcionālā daudzveidība

Skaidro tēzi: **Piekrastes un atklāto ūdeņu mezozooplanktona cenozes daudzveidības parametri (sugu skaits, funkcionālo grupu indivīdu skaits, vidējais izmērs un kopējais krājums, funkcionālās daudzveidības indeksi) ilgtermiņā uzrāda atšķirīgu dinamiku**

Tēze nav apstiprināta. Piekrastes mezozooplanktona cenožē sastopams lielāks skaits indivīdu nekā atklātajos ūdeņos, kā arī piekrastes mezozooplanktona cenoze ir raksturojama kā mazāk daudzveidīga. Novērotās atšķirības starp piekrasti un atklātajiem ūdeņiem ir saistītas ar telpiskajām vides izmaiņām. Funkcionālo grupu sadalījuma un daudzveidības parametru ilgtermiņa mainība uzrāda līdzīgas tendences starp Rīgas līča piekrasti un atklātajiem ūdeņiem.

**IV raksta** pētījumā, analizējot periodu no 1993. līdz 2017. gadam, konstatēts, ka gan Rīgas līča piekrastes, gan atklātajos ūdeņos mezozooplanktona cenožē dominēja herbivo-

rie filtrētāji (G1) (4.5. attēls). Tie konstatēti ikvienā analizētajā paraugā un vidēji sastāda 71% (piekraste) un 65% (atklāti ūdeņi) no kopējā zooplanktona indivīdu skaita. G1 grupas vērtības piekrastē izteikti svārstījas gadu no gada, pastāvīgi augstas vērtības uzrādot 90-to gadu sākumā (robežās no 103 763 līdz 210 452 ind  $m^{-3}$ ) un periodā no 2015.-2017.g. (robežās no 156 214 līdz 207 793 ind  $m^{-3}$ ). Atklātajos ūdeņos G1 grupas indivīdu skaits visā pētījumu periodā turējās vienmērīgs, ar īslaicīgu palielinājumu atsevišķos gados (4.5.B attēls), svārstoties starp 5711 un 140 302 ind  $m^{-3}$ , augstākās vērtības sasniedzot pētījuma perioda beigās (sākot ar 2015.g.)



**Attēls 4.5:** Mesozooplanktona funkcionālo grupu indivīdu skaita ilgtermiņa dinamika Rīgas līča (A) piekrastē un (B) atklātajos ūdeņos. Vērtības norādītas 1000 ind  $m^{-3}$ . Funkcionālās grupas sīkāk aprakstītas 3.5. nodaļā, 3.3. tabulā. Attēls no Labuce *et al.* (2021).

**Figure 4.5:** Long-term abundances of mesozooplankton functional groups in the Gulf of Riga coastal (A) and open (B) areas. Values shown as 1000 ind  $m^{-3}$ . Functional groups (G1, G3, G4, and G5) are described in Section 3.5., Table 3.3. Figure from Labuce *et al.* (2021).

Maza izmēra omnivori (G4) ir otra biežāk sastopamā mezozooplanktona grupa, kas gan piekrastes, gan atklātajos ūdeņos sastādīja ap 20% no kopējā indivīdu skaita (vidēji piekrastē 33 480 ind  $m^{-3}$ ; atklātajos ūdeņos - 12 372 ind  $m^{-3}$ ). Piekrastē G4 grupas sastopamība pakāpeniski pieauga, sākot ar 2000-šo gadu sākumu (4.5.A attēls), svārstoties robežās no 20 473 līdz 95 180 ind  $m^{-3}$ . Lielie omnivori (G3) un reņģu nozīmīgākie barības objekti (G5) bija sastopami ievērojami mazākā skaitā; piekrastē vidēji ap 4% no kopējā zooplanktonu skaita gan G3, gan G5, savukārt atklātajos ūdeņos G3 grupa - 4%, bet G5 - ap 11%. G3 un G5 grupas indivīdu skaitā nebija novērojams izteikts pieaugums vai kritums pētījuma periodā.

Apskatot funkcionālās daudzveidības (turpmāk: FD) indeksu ilgtermiņa mainību (4.4.C-F attēls), secināms, ka dažādi FD raksturlielumi uzrāda atšķirīgas tendences. Funkcionālās bagātības (turpmāk: SESFRic) dinamika bija gandrīz identiska piekrastes zonā un atklātajos ūdeņos (4.4.C attēls). Tā uzrādīja zemākās vērtības 90-to gadu sākumā, kas sakrīt ar periodu, kad Rīgas līča ekosistēmā konstatēta arī viszemākā taksonomiskā daudzveidība sugu skaita ziņā (4.4.A attēls). SESFRic un kopējais sastopamo sugu skaits ir savstarpēji pozitīvi saistīti lielumi (e.g. Mason *et al.*, 2005), tāpēc varētu pieņemt, ka SESFRic vienlaikus sniedz informāciju gan par funkcionālo bagātību ("cik pazīmes ir sastopamas?"), gan par sugu skaita dinamiku ("vai sastopamo sugu skaits pieaug vai samazinās?"). Visticamāk, ja pieaug sastopamo pazīmju skaits, tad sistēmā ir parādījušās pirms tam nebijušas sugas un līdz ar to arī

sastopamo sugu skaits pieaug. 90-to gadu beigās SESFRic strauji pieauga un uzturēja aptuveni vienādu līmeni arī periodā pēc tam, līdzīgi kā konstatētais kopējais sugu skaits.

Funkcionālais vienmērīgums (turpmāk: FEve) mainījās gadu no gada bez jebkādas izteiktas tendences (4.4.D attēls), liecinot par spēcīgu īstermiņa vides faktoru vai faktoru kopuma ietekmi. Savukārt funkcionālās novirzes (turpmāk: SESFDiv) indekss uzrādīja augstas vērtības 90-tajos gados un 2000.-šo gadu sākumā, norādot uz to, ka mezozooplanktona sabiedrībā bija sastopamas funkcionāli atšķirīgākas grupas (aizpildītajā pazīmju telpā novietotas tuvāk galu punktiem, tālu viena no otras). Sākot ar 2002. gadu funkcionālo grupu atšķirības pakāpeniski sāka samazināties, liecinot par atsevišķu pazīmju pazušānu no zooplanktona cenozes (4.4.E attēls). Šāda SESFDiv dinamika novērojama gan piekrastes, gan atklātajos Rīgas līča ūdeņos.

Pamatojoties uz funkcionālās izklīdes (turpmāk: SESFDis) indeksa vērtībām, redzams, ka piekrastes ūdeņu zooplanktona cenoze raksturojama kā funkcionāli mazāk daudzveidīga salīdzinājumā ar atklātajiem ūdeņiem (4.4.F attēls). Tomēr starpgadu mainība abos analizētajos reģionos (piekrastes un atklāto ūdeņu) bija gandrīz identiska, norādot, ka zooplanktona reakcija uz vides izmaiņām, visticamāk, bija līdzīga. Periodā starp 2003. un 2008. gadu SESFDis uzrādīja pastāvīgi augstas vērtības, identificējot šo periodu kā funkcionāli visdaudzveidīgāko (ņemot vērā analizē izmantotās pazīmes).

Atsaucoties uz novēroto mezozooplanktona sugu skaita pieaugumu ap 2000. gadu, jānorāda, ka vairākas svešzemju sugas pirmo reizi konstatētas Baltijas jūrā tieši 90-tajos gados, kā arī 2000.-šo gadu sākumā. Daļa no šīm ienākušajām sugām, piemēram, kladoceras *Cercopagis pengoi*, *Evadne anonyx* un daudzstartārs *Marezzelleria viridis*, tiešā veidā ietekmē mezozooplanktona populāciju.

Plēsīgā kladocera *C. pengoi*, kura pirmo reizi Rīgas līcī konstatēta 1991. gadā (Ojaveer *et al.*, 1999), izteikti ietekmē pelaģisko barības tīkla funkcionēšanu, jo tā konkurē ar planktonēdājām zivīm (reņģi) par lielā izmēra mezozooplanktona barību (grupas G3 un G5; 3.3 tabula), kā arī medī mazāka izmēra indivīdus (grupas G1 un G4; 3.3 tabula). Līdz šim konstatēts, ka *C. pengoi* iedzīvošanās Rīgas līcī ir veicinājusi kladoceru *Bosmina* un *Pleopis* un airkājvēža *E. affinis* skaita samazināšanos (Ojaveer *et al.*, 2004; Kotta *et al.*, 2006; Einberg *et al.*, 2020). Bet novērots arī neliels airkājvēžu naupliju pieaugums Rīgas līcī pēc *C. pengoi* invāzijas (Einberg *et al.*, 2020). Tai pat laikā reņģes *Clupea harengus membras*, deviņadatu stagarī *Pungitius pungitius*, vīķes *Alburnus alburnus* un salakas *Osmerus eperlanus* barojas ar *C. pengoi* (Gorokhova *et al.*, 2004; Ojaveer *et al.*, 2004; Kotta *et al.*, 2006).

Tomēr, sugu skaita pieaugums ekosistēmā nav obligāti saistīts ar funkcionālās daudzveidības un ekosistēmas funkcionēšanas efektivitātes pieaugumu. Nesens pētījums, kas analizējis Rīgas līča trofisko barības tīklu (Kortsch *et al.*, 2021), identificējis piecus dažādi funkcionējošus periodus. Konkrētajā laika posmā (no 2004. gada), kas raksturo pirmos gadus pēc svešzemju sugu ienākšanas, bija novērota pelaģisko plūsmu apjoma un kopējās trofiskā tīkla sasaistes samazināšanās.

Sagrupējot šajā darbā aprēķinātās mezozooplanktona FD indeksu vērtības periodos kā definēts pēc Kortsch *et al.* (2021) (4.6. attēls), redzams, ka SESFRic (funkcionālā bagātība) ir palielinājusies gan atklātajos, gan piekrastes ūdeņos kopš 2004. gada (4.6. attēls). Piekrastes ūdeņos nesenākais periods (2015.-2017.g.) pat uzrāda visaugstāko vidējo SESFRic vērtību. Tomēr pretēji SESFRic pieaugumam, kopš 2009. gada novērojams samazinājums SESFDis (funkcionālā izklīde) un FEve (funkcionālā vienmērīguma) indeksu vērtībās. SESFDis un SESFRic indeksi

matemātiski ietver izkliedes (angļu val. *"dispersion"*) mainīgo. Tomēr, jānorāda, ka SESFDis ir mazāk outlieru ietekmēts un uzskatāms par precīzāku raksturlielumu kopumā (Laliberté and Legendre, 2010).

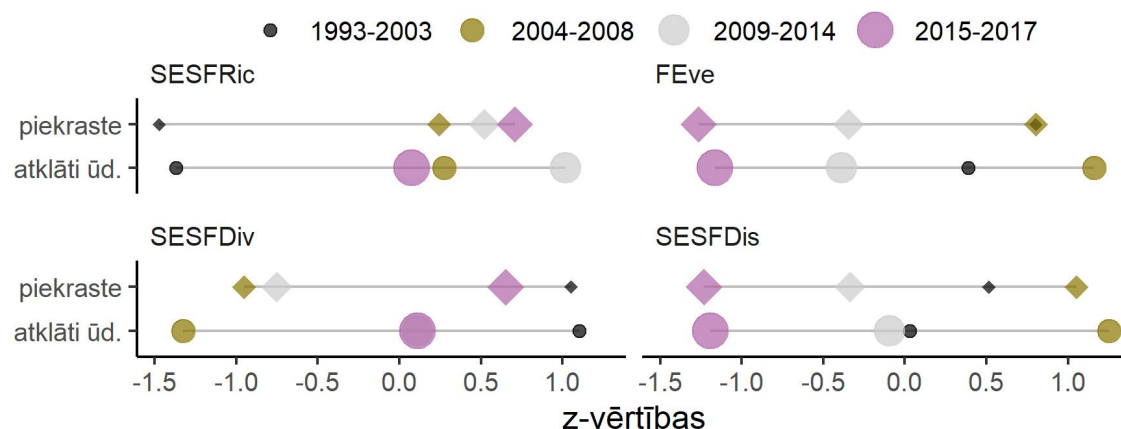
SESFDiv un FEve indeksi abi raksturo pazīmju izplatību (angļu val. *"distribution"*) aizpildītajā ģeometriskajā telpā, neņemot vērā tās apjomus (Laliberté and Legendre, 2010). Tomēr, rezultāti rāda, ka tie uz vides izmaiņām reaģē dažādi (4.6. attēls). Metodiski, FEve indekss raksturo vidējo "frekvenci" ar kādu pazīmes ir izplatītas cenozē. Savukārt SESFDiv raksturo summāro attālumu starp pazīmēm. Abi šie indeksi aprēķinos ņem vērā indivīdu skaitu. Pamatoties uz samazinājumu FEve indeksa vidējās vērtībās, var teikt, ka Rīgas līča zooplanktona cenoze pakāpeniski kļūst nevienmērīga (parādās izteikti dominējošas pazīmes). SESFDiv indekss uzrāda mainīgu dinamiku no perioda uz periodu, bez izteiktas tendences (4.6. attēls).

## 4.2. Indikators MSTS pielietojamības iespējas un limitācijas Rīgas līcī

Skaidro tēzi: **Mezozooplanktona daudzveidības parametri spēj raksturot pelagiskās dzīvotnes vides kvalitāti pētījuma reģionā**

Izvirzītā tēze apstiprinās daļēji. MSTS indikatora metode pielietojama atklātajiem ūdeņiem; lai novērtētu piekrastes pelagiskās dzīvotnes stāvokli, nepieciešamas adaptācijas metodiskajā pieejā.

Šī promocijas darba **III raksta** ietvarā veikta MSTS indikatora testēšana Rīgas līcī, kā arī tā sniegumu salīdzināšana starp piekrastes un atklātajiem ūdeņiem. Jānorāda, ka šajā pētījumā iekļauti tikai Latvijas teritoriālie ūdeņi, bet Rīgas līcis ir starp Latviju un Igauniju dalīta ūdens tilpe. Pēc šīs publikācijas izdošanas veikts nozīmīgs darbs Latvijas un Igaunijas datu apvienoša-



**Attēls 4.6:** *Dumbbell* grafiks, kas atspoguļo zooplanktona funkcionālās daudzveidības indeksus, aprēķinātus periodiem, kas raksturo atšķirīgu funkcionēšanu Rīgas līča barības tīklā (kā definēts Kortsch *et al.*, 2021). Norādītas indeksu vidējās vērtības novirze no visa perioda (1993.-2017.) vidējās vērtības (izteikta z vērtībās).

**Figure 4.6:** Dumbbell chart showing dynamics of periods with different functioning of the Gulf of Riga food web (as defined in Kortsch *et al.*, 2021) The deviation (expressed in z scores) of the mean value per identified period from the whole-period-mean (1993-2017) is indicated. piekraste—coastal; atklāti ūd.—open, z-vērtības—z-scores

nā, kā rezultātā HELCOM apstiprinātās MSTS robežvērtības neatbilst **III rakstā** norādītajām, jo iekļauj arī Igaunijas teritoriālo ūdeņu zooplanktona populācijas datus.

Ikviena indikatora operacionalizēšanas un ieviešanas pirmie soļi ir references perioda un robežvērtību definēšana. Aprēķinātās robežvērtības  $Ref_{CHL}$  periodam bija augstākas nekā  $Ref_{Fish}$  visām sešām pētījumā iekļautajām stacijām, abām zonām (piekrastei un atklātajiem ūdeņiem) un vidēji visam Rīgas līcim. Līdz ar to MSTS indikatora testēšanas pētījumā par references periodu izvēlēts  $Ref_{CHL}$  (1993.-2000.g.) un attiecīgi tā  $LCI99\%$  noteiktas kā GES robežvērtības katram no parametriem (MS, TS—izteikts biomasā jeb TZB vai izteikts skaitā jeb TZA) (4.7., 4.8. attēls, raustītā zaļā līnija).

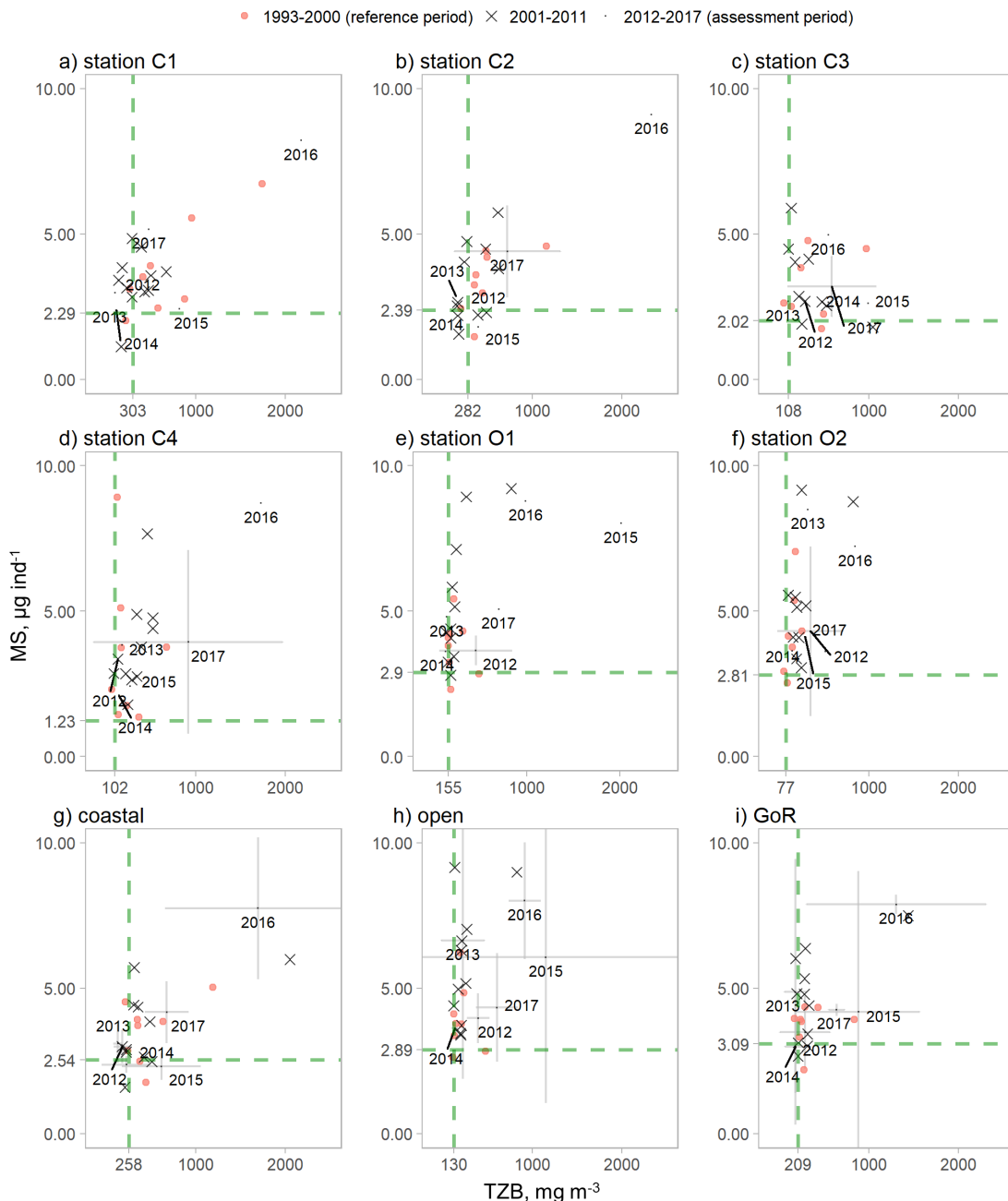
MS robežvērtības bija līdzīgas starp analizētajām stacijām, izņemot 101A. staciju, kurā uzrādījās viszemākā GES vērtība ( $1.23 \mu\text{g ind}^{-1}$ ) - rezultāts no populācijas parametru lielās datu izkliedes references periodā. Turklāt 2017. gada paraugi ( $n=13$ ) uzrādīja  $LCI99\%$ , kas pārsniedza GES robežvērtības (4.7.d, 4.8.d attēls), norādot uz izteikti mainīgu zooplanktona populāciju konkrētajā reģionā. 101A.st. atrodas relatīvi tuvu 165.st. (3.6. attēls), bet tā ir divtik dziļa (3.2. tabula). Visticamāk tieši dziļuma atšķirības, kā arī lielāks attālums no krasta ietekmē zooplanktona populācijas regulējošos mehānismus (piem., termālā stratifikācija, turbulence), atšķirot 101A.st. un 165.st. funkcionēšanu tik lielā apmērā. Pētījums, kas veikts Gdaņskas līcī (Musialik-Koszarowska *et al.*, 2019), uzskatāmi parāda kā mainās airkājvēžu populācijas struktūra virzienā no krasta uz dziļumu, atzīmējot temperatūru, sāļumu, vēja ātrumu un virziena, kā arī stacijas dziļumu kā galvenos noteicošos faktorus konstatētajām izmaiņām.

TZB un TZA definētās robežvērtības skaidri izcēla Rīgas līča abiotisko faktoru gradientu, tām palielinoties dienvidaustrumu virzienā un netieši norādot uz saldūdens noteces ietekmi (kas gan netika statistiski apstiprināta, sk. 4.2. tabula). Tomēr galvenais izaicinājums, pielietojot MSTS indikatoru piekrastes ūdeņos, ir zooplanktona populācijas mainība izteikto hidrodinamisko (piem., apvelings, saldūdens ietekme) ietekmju un izmaiņu dēļ. Tā rezultējas plašākos MSTS parametru ticamības intervālos (sniedzot zemākas GES vērtības) (4.7.b,d, 4.8.b,d attēli), palielinot iespējamību uz neprecīzi novērtētu vides stāvokli. TZA variācija bija lielāka nekā TZB, bet pazeminātas ticamības signāli ( $LCI99\%$  šķērso GES robežvērtību) bija identiski. Lai vai kā, gada vidējās vērtības piekrastes reģionā kopumā neuzrādīja izteikti plašu ticamības intervālu (4.7.g, 4.8.g attēli), liecinot, ka visās apsekotajās piekrastes stacijās uzrādītā dinamika bija līdzīgi orientēta abiem MSTS parametriem.

Savukārt atklāto ūdeņu apskatītās stacijas uzrādīja atšķirīgas tendences (4.7.e-f, 4.8.e-f attēli), samazinot ticamību vidējai vērtībai (4.7.h, 4.8.h attēli). Īpaši izteiktas atšķirības atklātajos ūdeņos novērojamas MS parametram, neskatoties uz to, ka definētās robežvērtības ir ļoti līdzīgas apsekotajās stacijās ( $2.90$  un  $2.81 \mu\text{g ind}^{-1}$ ). Šāda dinamika norāda, ka izmaiņas MS parametrā ieviesušās pēc references perioda (t.i., pēc 2000. gada). Viens no iespējamajiem skaidrojumiem varētu būt pēc izmēriem lielākā Baltijas jūras airkājvēža *Limnocalanus macrurus* pakāpeniskā populācijas atjaunošanās Rīgas līcī, kas novērota sākot ar 2000.-šo gadu pirmās dekādes beigām (Līvdāne *et al.*, 2016; Einberg *et al.*, 2019).

*L.macrurus* ir aukstummīloša-stenotermiska suga, kuras kopepodīti un pieaugušie īpatņi uzturas dziļajos, vēsajos ūdeņos slāņos (Kane *et al.*, 2004). No otras puses, *L.macrurus* ir jutīgs pret zemām skābekļa koncentrācijām ( $<5.6 \text{ mg L}^{-1}$ ) (Kane *et al.*, 2004), un Rīgas līča dziļākās vietas (piem., 121.stacija) nereti vasarā, termālās stratifikācijas periodā, kļūst hipoksiskas. Preference gan pēc zemas ūdens temperatūras, gan pēc pietiekami augstas skābekļa koncentrācijas

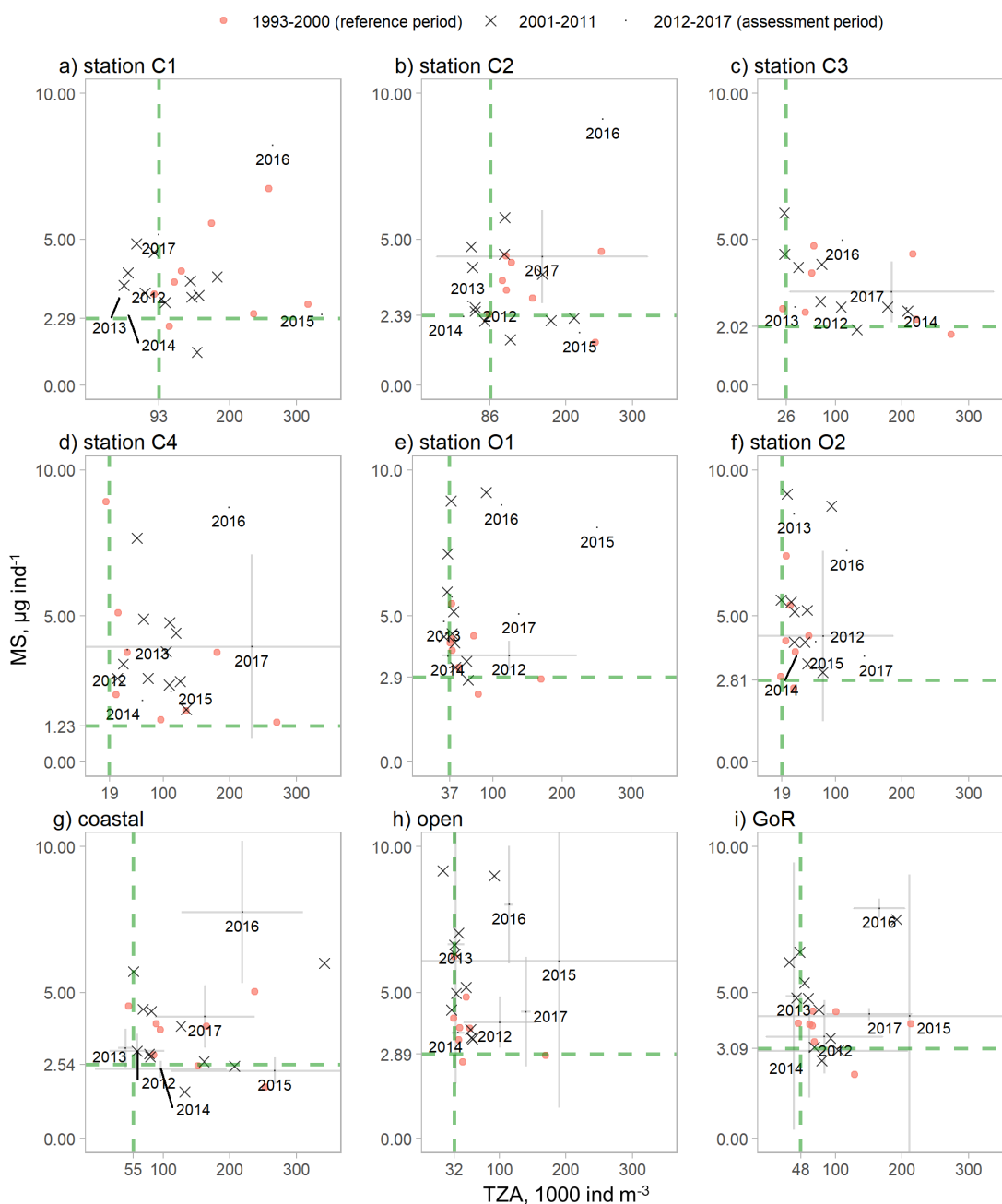




**Attēls 4.7:** MSTS indikatora vērtības katrā stacijā (a-f), vidējā vērtība no grupētajām piekrastes un atklāto ūdeņu stacijām (g-h) un Rīgas līča vidējā vērtība (i). MS - vidējais zooplanktona izmērs (individuālais slapjais svars), TZB - kopējā zooplanktona biomasa. MSTS grafiks ir sadalīts četros kvadrantos ar GES robežvērtībām (raustītās zaļās līnijas). Augšējais labais kvadrants idnetificē labu vides stāvokli, visi pārējie nepilnvērtīgu vai sliktu vides stāvokli. station C1 - 163.st., station C2 - 165.st., station C3 - 170.st., station C4 - 101A.st., station O1 - 119.st., station O2 - 121.st. Attēls no Labuce *et al.* (2020b).

**Figure 4.7:** MSTS values for each sampling location (a-f), mean of data from sites grouped in coastal or open zones (g-h) and mean of zones representing mean value of the Gulf of Riga (i). MS - mean zooplankton size (individual wet weight), TZB - total zooplankton biomass. The MSTS plot is divided in four panels by threshold values of TZB and MS (dashed lines). Top right panel represents good environmental status (GES) conditions, whereas all the other represent sub-GES. Figure from Labuce *et al.* (2020b).





**Attēls 4.8:** MSTS indikatora vērtības katrā stacijā (a-f), vidējā vērtība no grupētajām piekrastes un atklāto ūdeņu stacijām (g-h) un Rīgas līča vidējā vērtība (i). MS - vidējais zooplanktona izmērs (individuālais slapjais svars), TZA - kopējais zooplanktona skaits. MSTS grafiks ir sadalīts četros kvadrantos ar GES robežvērtībām (raustītās zaļās līnijas). Augšējais labais kvadrants idnetificē labu vides stāvokli, visi pārējie nepilnvērtīgu vai sliktu vides stāvokli. station C1 - 163.st., station C2 - 165.st., station C3 - 170.st., station C4 - 101A.st., station O1 - 119.st., station O2 - 121.st. Attēls no *Labuce et al. (2020b)*.

**Figure 4.8:** MSTS values for each sampling location (a-f), mean of data from sites grouped in coastal or open zones (g-h) and mean of zones representing mean value of the Gulf of Riga (i). MS - mean zooplankton size (individual wet weight), TZA - total zooplankton abundance. The MSTS plot is divided in four panels by threshold values of TZA and MS (dashed lines). Top right panel represents good environmental status (GES) conditions, whereas all the other represent sub-GES. Figure from *Labuce et al. (2020b)*.

var sezonāli limitēt *L. macrurus* izplatību un sastopamību. Ņemot vērā, ka MSTs indikatora aprēķinos iekļaujami vasaras perioda dati, un vasarā Rīgas līcī lielākoties sastopami *L. macrurus* pieaugušie indivīdi, būtu nepieciešams detalizētāks pētījums, lai novērtētu *L. macrurus* populācijas izmaiņu ietekmi uz MS parametru un kopējo ietekmi uz MSTs indikatora sniegumu Rīgas līcī, kā arī citos Baltijas jūras reģionos, kur *L. macrurus* sastopams.

Pamatojoties uz iegūtajiem rezultātiem (4.1. tabula), MSTs vidējās vērtības Rīgas līcī novērtējuma periodā uzrādīja labu vides stāvokli (GES) visās apsekotajās stacijās. Savukārt vērtējot  $LCI99\%$ , pieci no deviņiem gadījumiem novērtēti kā neatbilstoši GES stāvoklim, norādot uz zemu ticamību vidējai vērtībai. Tāpēc tādās dinamiskās ekosistēmās kāds ir Rīgas līcis precīzākam vides stāvokļa vērtējuma būtu jāvērtē arī vidējās vērtības ticamības intervāls.

**Tabula 4.1:** MSTs indikatora Rīgas līča vides novērtējums periodām 2012-2017. Staciju (St.) nosaukumi atšifrējumi 3.2. tabulā. MS - vidējais zooplanktona izmērs (individuālais slapjais svars;  $\mu\text{g ind}^{-1}$ ), TZA - kopējais zooplanktona skaits ( $1000 \text{ ind m}^{-3}$ ), TZB - kopējā zooplanktona biomasa ( $\text{mg m}^{-3}$ ). Novērtējums, kas liecina par vides stāvokli, kas nav vērtējams kā labs (GES), atzīmēts treknrakstā un definēts kā nGES. Tabula no Labuce *et al.* (2020a).

**Table 4.1:** Mean size and total stock (MSTs)-based assessment for period 2012–2017 of the Gulf of Riga (GoR). For sites (St.) location, see Table 3.2. MS - mean zooplankton size (individual wet weight;  $\mu\text{g ind}^{-1}$ ), TZA - total zooplankton abundance ( $1000 \text{ ind m}^{-3}$ ), TZB - total zooplankton biomass ( $\text{mg m}^{-3}$ ). Sub-GES cases are bolded. Table from Labuce *et al.* (2020a).

St.	GES robežvērtības			Novērtējums (2012-2017)							
	MS	TZB	TZA	vid			$LCI99\%$			Stāvoklis	
				MS	TZB	TZA	MS	TZB	TZA	vid	$LCI99\%$
163	2.29	303.3	93	4.10	299.3 <sup>b</sup>	96 <sup>b</sup>	<b>1.72</b>	<b>96.1</b>	<b>30</b>	GES	<b>nGES</b>
165	2.39	282.7	87	3.85	303.5 <sup>b</sup>	103 <sup>b</sup>	<b>0.98</b>	<b>114.1</b>	<b>48</b>	GES	<b>nGES</b>
170	2.02	108.3	26	3.14	394.8	140	2.16	176.5	61	GES	GES
101A	1.23	102.3	19	4.07	313.6	99	1.54	117.7	41	GES	GES
piekr.	2.54	258.3	58	3.79	321.8 <sup>b</sup>	111	<b>1.62</b>	<b>155.8</b>	<b>54</b>	GES	<b>nGES</b>
119	2.90	154.7	36	5.66	253.5	61	3.32	<b>140.8</b>	<b>34</b>	GES	<b>nGES</b>
121	2.81	76.9	19	5.23	351.8	74	3.03	195.9	41	GES	GES
atkl. ū.	2.89	130.1	32	5.45	333.2	80	3.62	179.0	41	GES	GES
RL	3.09	209.2	48	4.62	305.8	93	<b>2.80</b>	<b>191.3</b>	<b>49</b>	GES	<b>nGES</b>

<sup>b</sup> z-vērtību kumulatīvā summa (*CuSum*) zem GES robežvērtības periodā 2012-2017; sk. 4.9. attēlu

Rīgas līcis ir sekla, neliela ūdenstilpe, līdz ar to piekrastes procesi ir vienlīdz svarīgi kā atklāto ūdeņu procesi kopējai Rīgas līča ekosistēmas funkcionēšanai. Arula *et al.* (2016) uzsvēra reņģu kāpuru stadiju kā nozīmīgāko reņģu ataudzes veidošanās procesā, netieši norādot uz to barošanās apstākļu lomu. Piekrastes ūdeņi ir galvenās reņģu kāpuru un mazuļu barošanās teritorijas (Ojaveer, 2017), tāpēc no ekosistēmā balstītā skatu punkta būtu vērtīgi izprast reņģu kāpuru barības stāvokli arī tajos.

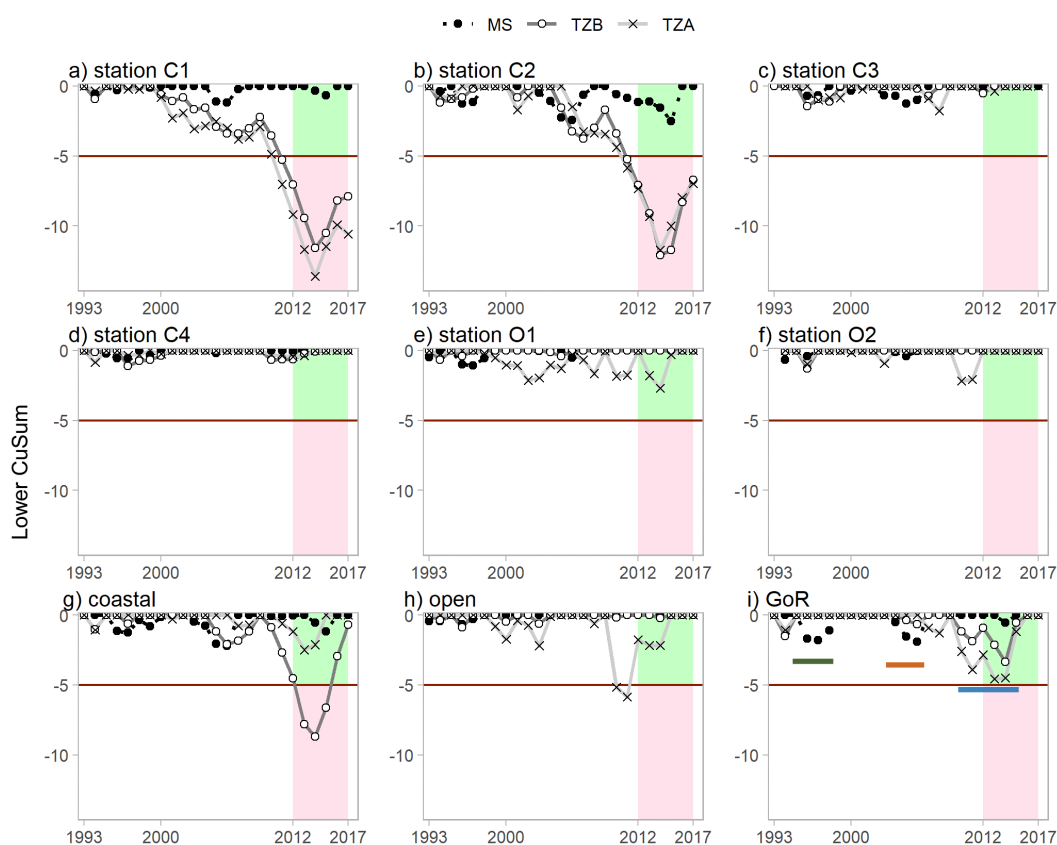
MSTs indikators ir veidots, lai novērtētu atklātus ūdeņus (HELCOM, 2018), bet šajā pētījumā analizēts tā potenciāls kā vides stāvokļa indikatoram arī piekrastes joslā (dziļums <20 m) un pārejas ūdeņos. Ņemot vērā, ka reņģu kāpuri tipiski barojas ar airkajvēžu nauplijiem un planktonisko organismu olām, kā arī ar pirmo stadiju kopepodītiem (Ojaveer, 2017), kas visi kopumā ir

maza izmēra upuri, rekomendācija būtu MSTS novērtējumā piekrastes ūdeņos iekļaut tikai TS parametru, precīzāk TZA. TZA izmantošana atļautu izvairīties no potenciāli neprecīza novērtējuma, ko varētu veidot TZB izmantošana situācijās, kad zooplanktona populācijā ir neliels skaits liela izmēra organismu, kas kopumā neatbilstu reņģu kāpuru tipiskajiem barības objektiem.

### 4.3. Mezozooplanktona funkcionālās daudzveidības saistība ar vides parametriem

#### 4.3.1. MSTS indikatora parametri

MSTS rezultāti uzrādīja atšķirīgas ilgtermiņa tendences salīdzinot piekrastes un atklātās stacijas (4.9. attēls). Divās no apsekotajām piekrastes ūdeņu stacijām (163.st., 165.st.; 4.9.a-b



**Attēls 4.9:** Zemākā kumulatīvo z-vērtību summas kontroles (*CuSum*) diagramma. Staciju nosaukumi atšifrējumi 3.2. tabulā. MS - vidējais zooplanktona izmērs (individuālais slapjais svars), TZA - kopējais zooplanktona skaits, TZB - kopējā zooplanktona biomasa. Zemākā *CuSum* robežvērtība (horizontālā sarkanā līnija) = -5. Līniju segmenti i) grafikā norāda periodus ar samazinātām vidējām Rīgas līča *CuSum* vērtībām (no kreisās: 1995-1998; 2003-2006; 2010-2014). station C1 - 163.st., station C2 - 165.st., station C3 - 170.st., station C4 - 101A.st., station O1 - 119.st., station O2 - 121.st. Attēls no Labuce *et al.* (2020b).

**Figure 4.9:** Lower cumulative z-value sum control (*CuSum*) charts included in Mean Size and Total Stock (MSTS) indicator-based assessment of the Gulf of Riga. Station name abbreviations described in Table 3.2. MS - mean zooplankton size (individual wet weight), TZA - total zooplankton abundance, TZB - total zooplankton biomass. Threshold value of Lower *CuSum* (horizontal red line) = -5. Line segments in subgraph i) show periods when Lower *CuSum* for mean of the Gulf of Riga was decreased (from left: 1995-1998; 2003-2006; 2010-2014). Figure from Labuce *et al.* (2020b).

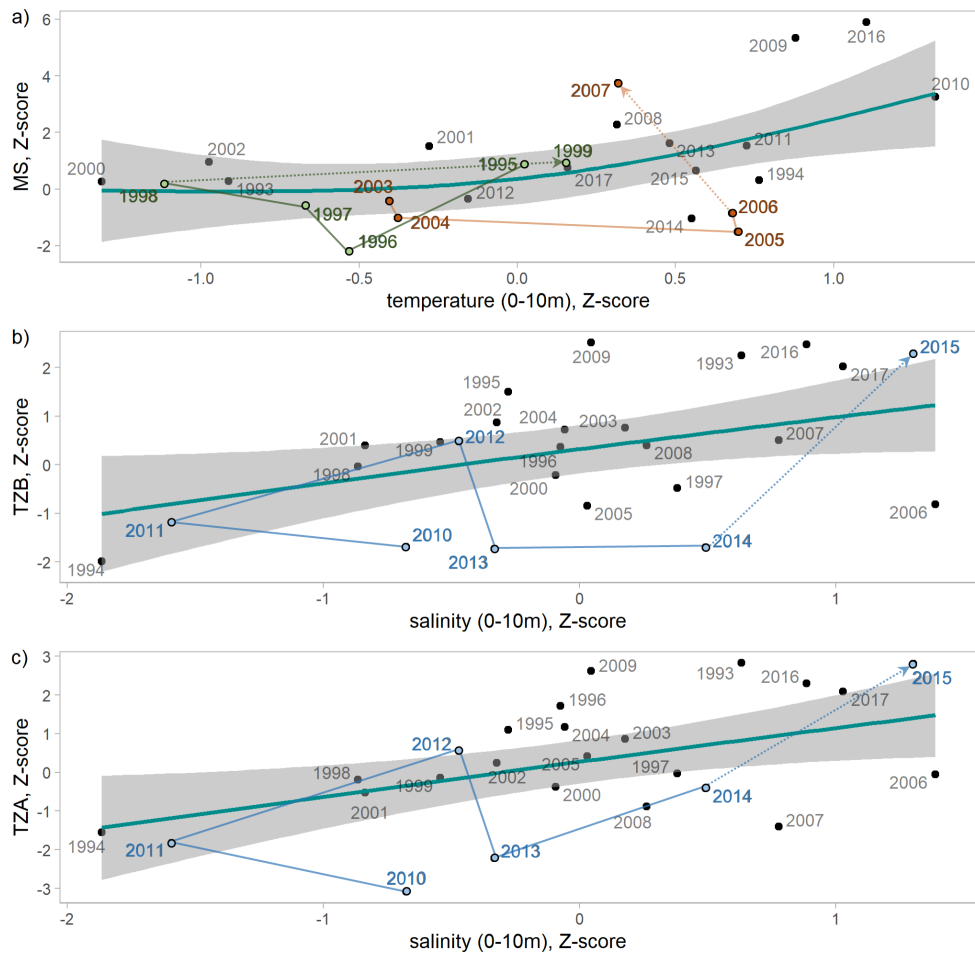
attēls) TS (gan TZB, gan TZA) samazinājies sākot ar 2009. gadu, bet abās pārējās piekrastes stacijās šāda dinamika nav novērota (4.9.c-d attēls). Tomēr, neskatoties uz vizuālajām līdzībām 163.st., 165.st., piekrastes un Rīgas līča vidējā *CuSum* tendencē (4.9.i attēls), neviens no apskatītajiem vides faktoriem neizskaidroja šo samazinājumu (4.2. tabula). Rīgas līča dienvidaustrumu piekrastes daļa (kur atrodas 163.st. un 165.st.) ir upju noteces ietekmēts reģions un tiek uzskatīta par turbulentiem pārejas ūdeņiem. Kā rezultātā, visticamāk, šādos dinamiskos apstākļos nav iespējams konstatēt atsevišķus ietekmējošos vides faktoros, pielietojot šajā pētījumā izmantoto metodiku (t.i., GAM).

Stacijās, kuras atrodas tālāk no tiešās upju noteces ietekmes zonas, konstatētas statistiski būtiskas saistības starp MSTS parametriem un gan temperatūru, gan sāļumu (4.2. tabula). Rezultāti liecina, ka TS (it īpaši TZA) ir sāļuma ietekmēta MSTS aprēķinu perioda ietvarā. Savukārt MS parametrs ir saistīts ar temperatūras izmaiņām.

Analizējot *CuSum* un GAM rezultātus kopīgi un ilgtermiņā, ir iespējams rast arī skaidrojumu novērotajai *CuSum* dinamikai 163.st. un 165.st. ūdeņos, kas sakrīt jau ar citās stacijās novērotajām tendencēm. Abos gadījumos MS vērtības sākušas samazināties pēc perioda, kad vairākus gadus pēc kārtas bija pazemināta virsējo slāņu vidējā temperatūra vasarā (4.10.a attēls; 1995.-1998.g. un 2003.-2006.g.). Savukārt TS vērtību palielinājums saistāms ar palielinātu sāļuma periodu (4.10.b,c attēls; 2010.-2014.g.).

Šādas sakarības var norādīt uz potenciālajām izmaiņām Rīgas līča zooplanktona populācijas struktūrā klimata mainības rezultātā. Šī brīža aprēķinātās prognozes norāda uz nozīmīgu iespējamību, ka Baltijas jūras reģionā, tai skaitā Rīgas līcī, ievērojami palielināsies ūdens temperatūra, kā arī samazināsies sāļums ūdens virsējos slāņos (galvenokārt upju noteces pieauguma dēļ) (Von Storch *et al.*, 2015). Skudra and Lips (2017) norāda, ka šādu izmaiņu ietekmē Rīgas līcī pastiprināsies stratifikācija, potenciāli veicinot skābekļa trūkumu dziļākajos reģionos, un palielināsies biogēnu (slāpekļis, fosfors) slodzes, pastiprinot eitrofikāciju. Abas šādas ekosistēmas izmaiņas ietekmētu MSTS parametrus. Skābekļa samazinājums piegrunts slāņos limitētu airkājvēža *L.macrurus* populācijas atjaunošanos. Tā pat tas neprognozējami ietekmētu zooplanktona taksonus, kas pārziemo bentisko olu stadijā, ievērojami samazinot to ataudzi, jo skābekļa trūkums jebkurā no olas attīstības stadijām tās dzīvotspēju ietekmē negatīvi un neatgriezeniski (Broman *et al.*, 2015).

Ņemot vērā konstatētās sakarības, secināms, ka klimata izmaiņu ietekmē Rīgas līča zooplanktona sabiedrība tiktu ietekmēta. Tomēr, tā kā MSTS indikatora parametri nav saistīti ar konkrētiem taksoniem vai funkcionālajām grupām, bet robusti atspoguļo zooplanktona populācijas spēju pārnest enerģiju no producentiem uz augstākiem trofiskajiem līmeņiem, tā potenciāls pelaģiāles vides stāvokļa raksturošanā un novērtēšanā ir augsts arī mainīgos vides apstākļos; tomēr MSTS parametru dinamika neraksturo pašu zooplanktona cenozi un izmaiņas tajā.



**Attēls 4.10:** Vispārinātās aditīvās modelēšanas metodes (GAM) uzrādītā sakarība starp (a) MS (vidējais zooplanktona izmērs) un temperatūru (no 10 m virsējā slāņa), (b) TZB (zooplanktona kopējais krājums - biomasa) un sāļumu (no 10 m virsējā slāņa) un (c) TZA (zooplanktona kopējais krājums - skaits) un sāļumu (no 10 m virsējā slāņa). Analīzē izmantotas z-vērtības. Pelēkais laukums - GAM funkcijas standardklūda (SE). Lauztās līnijas un uz tām esošie punkti iezīmē periodu, kad zemākā *CuSum* vērtība bija pazemināta (sk. 4.9 attēlu): (a) 1995.-1998.g. un 2003.-2006.g.; (b) 2010.-2014.g.; (c) 2010.-2014.g. Punktotās bultas iezīmē *CuSum* vērtību palielināšanos. Attēls no Labuce *et al.* (2020b).

**Figure 4.10:** Relationship between z-scores of (a) MS (mean zooplankton size) and temperature (from upper 10 m layer), (b) TZB (total zooplankton stock - biomass) and salinity (from upper 10 m layer) and (c) TZA (total zooplankton stock – abundance) and salinity (from the upper 10 m layer) were analysed using generalized additive modelling (GAM) method. Grey-filled area represents standard error (SE) of GAM fit. Broken lines and corresponding points represent periods when lower cumulative sum control (*CuSum*) value was decreased (see Figure 4.9) in (a) 1995–1998 and 2003–2006; (b) 2010–2014; (c) 2010–2014). Dotted arrow represents the recovery of lower *CuSum* value. Figure from Labuce *et al.* (2020b).

**Tabula 4.2:** Vispārinātās aditīvās modelēšanas metodes (GAM) rezultāti, kas raksturo konstatētās saistības starp vides parametriem un MSTs indikator parametriem: TZB - kopējā zooplanktona biomasa; TZA - kopējais zooplanktona skaits; MS - vidējais zooplanktona izmērs. Staciju atrašanās vietas norādītas 3.6. attēlā un 3.2. tabulā. Mērvienības: izskaidrotā dispersija (%) | *p* koeficients (statistiski būtiskie izcelti treknrakstā). Tabula no Labuce *et al.* (2020a).

**Table 4.2:** Results of generalized additive modelling (GAM) between environmental factors and parameters (TZB - total zooplankton biomass, TZA - total zooplankton abundance, MS - mean size) of zooplankton mean size and total stock (MSTS) indicator. For site locations, see Figure 3.6, Table 3.2. Units: deviation explained (%) | *p* value (bolded when significant). Table from Labuce *et al.* (2020a).

Stacija	TZB			TZA			MS		
	Temp	Sal	Notece	Temp	Sal	Notece	Temp	Sal	Notece
163	5%   0.648	1%   0.721	0%   0.996	3%   0.425	1%   0.721	0%   0.928	2%   0.573	2%   0.738	2%   0.503
165	1%   0.583	5%   0.624	1%   0.607	4%   0.384	2%   0.799	1%   0.657	3%   0.471	1%   0.663	37%   0.134
170	37%   0.068	0%   0.825	13%   0.426	24%   0.209	0%   0.815	24%   0.191	26%   0.232	4%   0.400	6%   0.445
101A	0%   0.825	<b>22%</b>   <b>0.021</b>	3%   0.423	1%   0.622	<b>18%</b>   <b>0.037</b>	9%   0.162	1%   0.724	26%   0.118	42%   0.136
piekr.	1%   0.750	4%   0.377	1%   0.581	0%   0.834	10%   0.266	9%   0.152	26%   0.219	0%   0.920	26%   0.233
119	32%   0.071	12%   0.096	0%   0.855	9%   0.346	<b>22%</b>   <b>0.023</b>	1%   0.628	30%   0.079	4%   0.350	0%   0.842
121	23%   0.281	11%   0.506	12%   0.397	12%   0.145	13%   0.254	13%   0.134	7%   0.570	9%   0.328	22%   0.305
atkl. ū.	26%   0.153	16%   0.143	3%   0.687	18%   0.273	<b>32%</b>   <b>0.003</b>	0%   0.752	<b>29%</b>   <b>0.006</b>	2%   0.486	4%   0.708
RL	3%   0.384	<b>24%</b>   <b>0.012</b>	1%   0.748	4%   0.316	<b>30%</b>   <b>0.005</b>	5%   0.281	<b>32%</b>   <b>0.035</b>	0%   0.863	11%   0.413



#### 4.3.2. Funkcionālās daudzveidības (FD) indeksi

Skaidro tēzi: **Biotiskie faktori (upuru-plēsēju attiecības, konkurence) ir noteicošais faktors Rīgas līča vasaras mezozooplanktona funkcionālās daudzveidības mainībā**

Izvirzītā tēze apstiprinās daļēji. Novērota būtiska lejupejošās kontroles (plēsēju) ietekme uz zooplanktona funkcionālās daudzveidības parametriem, tomēr nav novērota augšupejošās kontroles (cianobaktēriju dominances) ietekme. Kā arī abiotiskie faktori un iekšgrupas procesi (konkurence, plēsonība) konstatēti kā zooplanktona funkcionālās daudzveidības ietekmējošie faktori.

FD indeksi un zooplanktona funkcionālo grupu dinamika raksturo atsevišķas zooplanktona cenozes grupas, sniedzot padziļinātāku informāciju par procesiem zooplanktona populācijā. Daudzfaktoru analīze (turpmāk: MFA) uzrādīja izteiktas atšķirības starp piekrastes un atklāto ūdeņu pelaģiāles funkcionēšanu. Tāds pats novērojums redzams, MSTS indikatora vērtību analīzē (skatīt 4.2. nodaļu).

#### Telpiskie gradienti

Virspējā slāņa ūdens temperatūra (turpmāk: SST), kas ir MFA rezultējošās 1. dimensijas (turpmāk: Dim1) galvenais noteicošais faktors (4.3. tabula), un cianobaktēriju dominance (turpmāk: *cyano:other*), kas savukārt ir rezultējošās 2. dimensijas galvenais noteicošais faktors (4.3. tabula), izteikti palielinājās virzienā prom no piekrastes (4.11. attēls). Sāļuma gradients, lai gan statistiski nebūtisks Dim1 un Dim2, uzrādīja saistību ar 3. un 4. MFA dimensiju (turpmāk, attiecīgi: Dim3, Dim4) un negatīvu ietekmi uz G1 un G3 zooplanktona funkcionālo grupu indivīdu skaitu (4.11. attēls).

Arī mezozooplanktona FD indeksu vērtībās novērojamas izteiktas atšķirības starp atklātajiem un piekrastes ūdeņiem. Mezozooplanktona FD indeksu kopums uzrādīja augstākas vērtības Rīgas līča atklātajos ūdeņos (4.11.C,D attēli), izņemot SESFRic, kurš sniedza nebūtisku ieguldījumu abās pirmajās MFA dimensijās (<2%; 4.3. tabula). Mezozooplanktona funkcionālo grupu G1 (herbivorie filtrētāji) un G3 (maza izmēra omnivori) indivīdu skaits negatīvi korelēja ar SESFRic (4.11.B attēls). Savukārt, indeksi FEve un SESFDIs visvairāk saistījās ar Dim1 (19.4% un 15.0%, attiecīgi; 4.3. tabula), kas lielā mērā atspoguļo ūdens temperatūras gradientu. SESFDiv un SESFDIs bija nozīmīgi faktori Dim2 ietvarā (11.5% un 10.7%, attiecīgi; 4.3. tabula), norādot uz palielinātu mezozooplanktona cenozes funkcionālo vienmērīgumu un izkliedi atklātajos ūdeņos.

#### Piekrastes ūdeņi

Vides apstākļi, tai skaitā mezozooplanktona FD indeksu vērtības bija samērā vienlīdzīgas starp analizētajiem piekrastes reģioniem. Nelielas atšķirības novērojamas Dim1 izklīdē, respektīvi, G3 indivīdi pieaug virzienā uz rietumu piekrasti, savukārt SST augstākas vērtības novērotas austrumu piekrastē (4.11.A,C attēls).

Piekrastes ūdeņos, SESFRic un FEve indeksi uzrādīja negatīvu sakarību ar reņģu biomasu (gan kopējo krājumu, gan nārstojošo biomasu) (4.12. A,B,E,F attēli), kā arī ar G1 grupu - herbivorajiem filtrētājiem (4.12.C attēls). Savukārt G5 grupas indivīdu skaita pieaugums SESFRic

un FEve indeksu vērtības ietekmēja pozitīvi (4.12.H attēls). Turklāt FEve indeksa vērtības bija zemākas augstākā sāļumā (4.12.G attēls). SESFDiv indekss uzrādīja vismazāko skaitu statistiski būtisko sakarību ar analizētajiem vides parametriem. SESFDiv strauji samazinās pie īpaši augsta G4 grupas indivīdu skaita (4.12.I attēls).

**Tabula 4.3:** Parametru relatīvais ieguldījums Daudzfaktoru analīzes (MFA) dimensijās (Dim). Ieguldījums virs 10% izcelta traknrakstā. Katras Dim izskaidrotā dispersijas daļa norādīta pēdējā rindā.

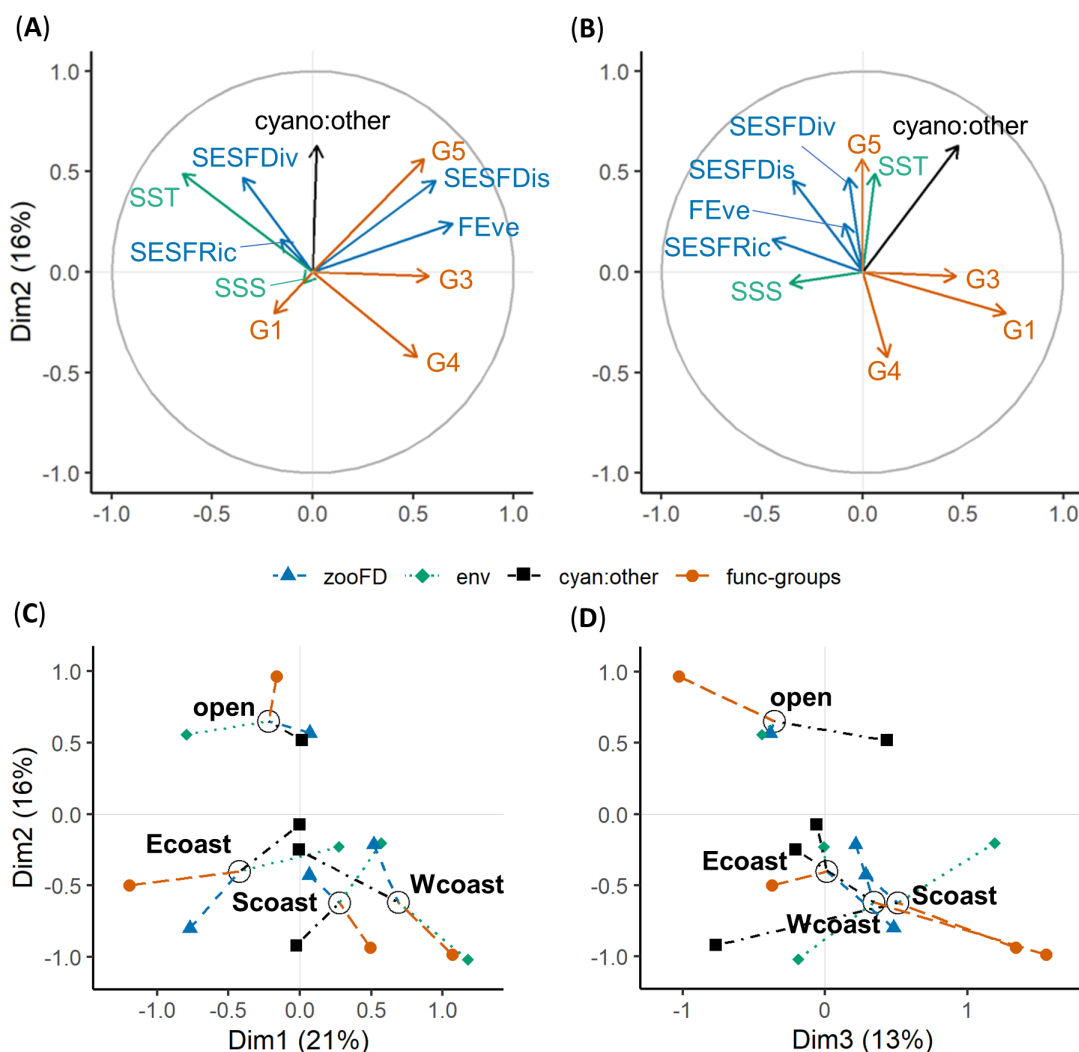
Visas vērtības norādīts %. Mezozooplanktona funkcionālās daudzveidības indeksi: SESFRic, FEve, SESFDis, SESFDiv; SST–virsmas (0–10 m) temperatūra; SSS–virsmas (0–10 m) sāļums; cyan:other–cianobaktēriju-pret-citu fitoplanktona biomasu attiecība; mezozooplanktona funkcionālās grupas: G1, G3, G4, G5 (kā definētas 3.3. tabulā). Tabula no Labuce *et al.* (2021).

**Table 4.3:** Relative contribution of parameters to Multiple Factor Analysis dimensions (Dim). Contributions >10% are bolded. Explained variance of every Dim noted in the last row. All values in %. Zooplankton functional diversity indices: SESFRic, FEve, SESFDiv, SESFDis; SST–surface (0–10 m) temperature; SSS–surface (0–10 m) salinity; cyan:other (cyanobacteria-to-other phytoplankton biomass ratio); mesozooplankton functional groups: G1, G3, G4, G5 (as defined in Table 3.3). Table from Labuce *et al.* (2021).

Parametrs	Dim1	Dim2	Dim3	Dim4	Dim5
SESFRic	1.0	1.4	<b>12.7</b>	4.9	<b>45.6</b>
FEve	<b>19.4</b>	3.0	0.5	0.0	4.2
SESFDiv	4.9	<b>11.5</b>	0.3	0.7	<b>27.3</b>
SESFDis	<b>15.0</b>	<b>10.7</b>	7.7	1.9	0.1
SSS	0.1	0.2	<b>10.4</b>	<b>59.3</b>	0.7
SST	<b>21.1</b>	<b>15.5</b>	0.3	9.6	1.5
Cyano:other	0.0	<b>29.6</b>	<b>20.7</b>	<b>20.6</b>	<b>12.4</b>
G1	1.5	2.2	<b>32.6</b>	0.4	0.3
G3	<b>13.5</b>	0.0	<b>13.8</b>	0.2	2.3
G4	<b>11.0</b>	9.4	1.0	0.0	5.0
G5	<b>12.5</b>	<b>16.6</b>	0.0	2.2	0.6
izskaidrotie %	<b>20.7</b>	<b>16.1</b>	<b>13.1</b>	<b>12.0</b>	8.3

Savukārt SESFDis reaģē gan uz visu četru mezozooplanktona funkcionālo grupu skaita izmaiņām, gan uz cianobaktēriju dominances pieaugumu (4.12.J-N attēli). Neskatoties uz to, ka kopumā piekrastes ūdeņu datu kopā novērotas 14 statistiski būtiskas sakarības, kas skaidro mezozooplanktona FD mainību (4.12. attēli), jānorāda, ka tikai trīs no tām bija salīdzinoši augsti rādītāji testā ar neatkarīgu datu kopu (nrmse  $\approx < 1.0$ ) (4.12.A,H,I attēli), kā arī vairākām vidēji rādītāji (nrmse līdz  $\approx 2.0$ ) (4.12.B,D–G,L,N attēli). Līdz ar to tikai šīs sakarības būtu vērtējamas kā cēloņsakarības; pārējās novērotās sakarības var būt savstarpējas kovariācijas vai nejaušību rezultāts.

Lai gan šajā pētījumā sāļuma ietekme nav statistiski apstiprināta, vairāki pētījumi ir ziņojuši par planktona daudzveidības samazināšanos iesāļūdēns ekosistēmās, mainoties sāļumam (Gasiūnaitē, 2000; Telesh, 2004; Helenius *et al.*, 2017). Tie norāda, ka palielināta planktona cenozes daudzveidība novērojama pārejas posma vidējā sāļuma zonā (angļu val. *“intermediate salinity zone”*), kas ir starp 5 un 8 PSU. Hipotēze, kas apraksta pārejas posma traucējuma ietekmes (angļu val. *“intermediate disturbance hypothesis”*) (Connell, 1978; Wilkinson, 1999) norāda

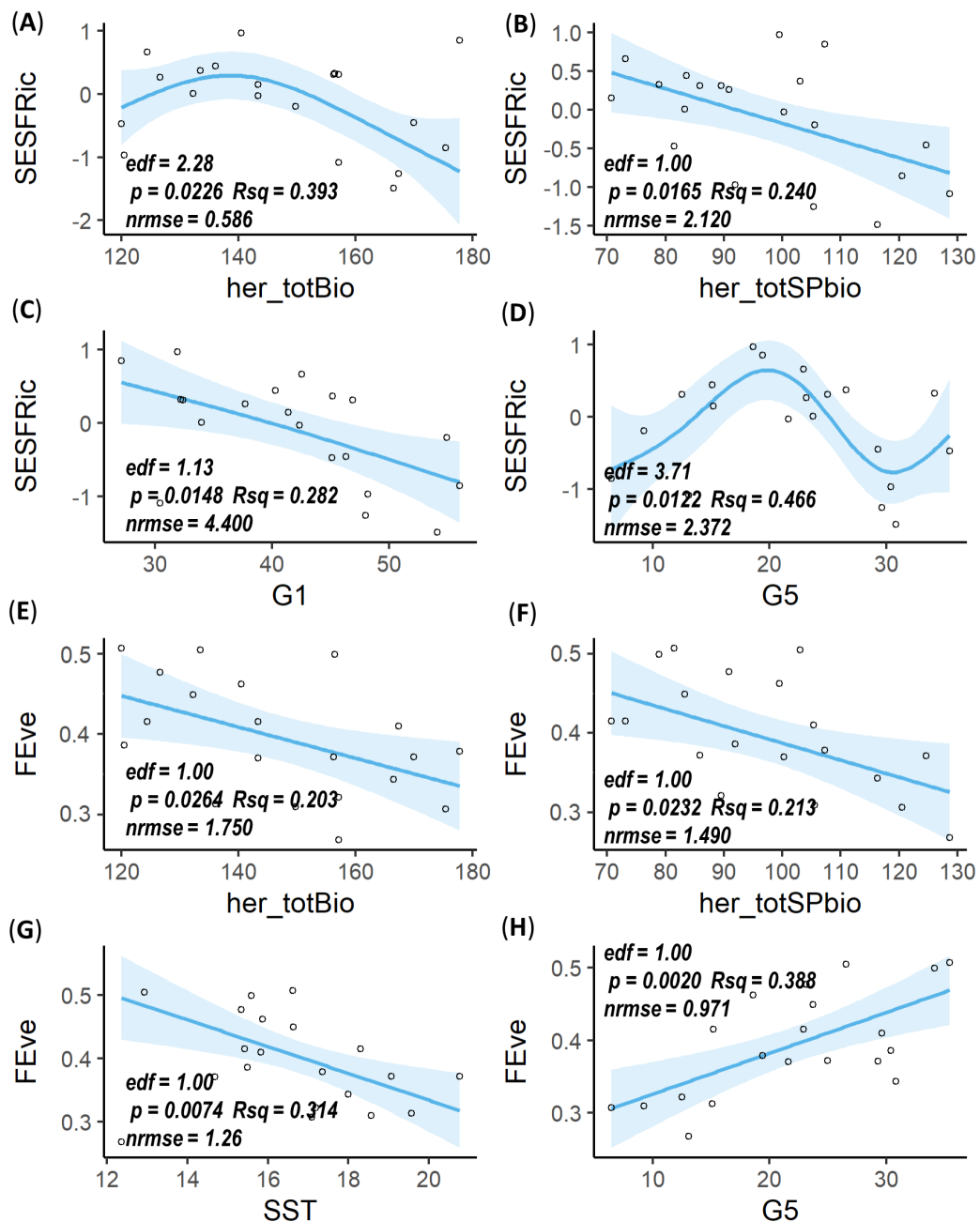


**Attēls 4.11:** **A,B** Vides parametru telpiskā mainība Rīgas līcī, izskaidrota ar korelācijas apli, un **(C,D)** vides raksturojums katram analizētajam reģionam: open–atklāti ūdeņi; Ecoast–austrumu piekrastes ūdeņi; Wcoast–rietumu piekrastes ūdeņi; Scoast–dienvidu piekrastes (pārejas) ūdeņi. **(A,C)** attēlo Dim1 un Dim2; **(B,D)** attēlo Dim3 un Dim2. Katras Dim izskaidrotā dispersija (%) norādīta iekavās. Krāsas norāda piederību faktoru grupai: zooFD (mezozooplanktona funkcionālās daudzveidības indeksi): SESFRic, FEve, SESFDiv, and SESFDis; env–abiotiskie vides parametri: SST–virsmas (0–10 m) temperatūra, SSS–virsmas (0–10 m) sāļums; cyan:other (cianobaktēriju-pret-citu fitoplanktona biomasu attiecība); func-groups (mezozooplanktona funkcionālās grupas) kā definētas 3.3. tabulā. Attēls no Labuce *et al.* (2021).

**Figure 4.11:** **A,B** Environmental gradients in the Gulf of Riga represented as a correlation circle and **(C,D)** environmental characteristics within each study area: open–open water area; Ecoast–eastern coastal area; Scoast–southern coastal area; Wcoast–western coastal area. Subgraphs **(A,C)** show results for Dim1 and Dim2; subgraphs **(B,D)** show results for Dim3 and Dim2. The percentage variability of the data set represented by dimensions are shown in parenthesis. Colours indicate grouping of variables. zooFD (mesozooplankton functional diversity indices): SESFRic, FEve, SESFDiv, and SESFDis; env (environmental abiotic factors): SST–surface (0–10 m) temperature, SSS–surface (0–10 m) salinity; cyan:other (cyanobacteria-to-other phytoplankton biomass ratio); func-groups (mesozooplankton functional groups) as defined in Table 3.3. Figure from Labuce *et al.* (2021).

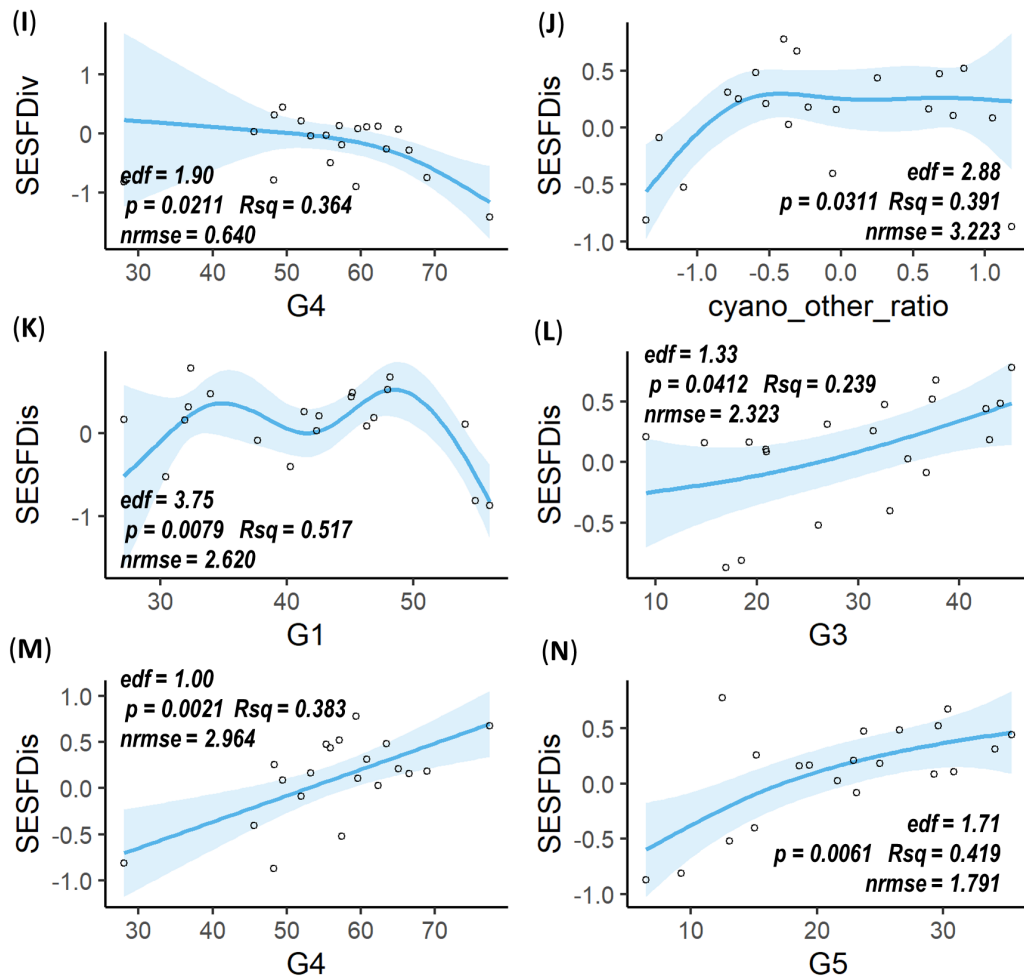
uz līdzīgiem secinājumiem; tajā teikts, ka sugu daudzveidība ir visaugstākā, kad traucējumi ir vidēji spēcīgi, jo samazinās sugu blīvums, kas vājina starpsugu konkurenci, ļaujot izdzīvot mazāk oportunistiskām un mazāk pielāgotām sugām. Ņemot vērā, ka Rīgas līča sāļuma diapazons vidēji ir no 5-6 PSU (Skudra and Lips, 2017), var pieņemt, ka šī hipotēze būtu attiecināma gan uz atklātajiem Rīgas līča ūdeņiem, gan uz piekrastes zonām. Līdz ar to sāļuma radītās atšķirības starp šiem reģioniem un attiecīgi statistiski būtiskas sakarības varētu netikt novērotasniecīgās sāļuma variācijas dēļ.

Papildus zemajām sāļuma vērtībām, Rīgas līča piekrastes ūdeņus spēcīgi ietekmē vējš, un tamdēļ tos var definēt kā ļoti mainīgas ekosistēmas. Piekrastes zonās arī spēcīgā saldūdens ietekme pastiprina ūdens sajaušanos un turbulenci. Vasaras periodā upju noteces ūdeņi gandrīz



Attēls 4.12: Turpinājums nākamajā lapā. Attēls no Labuce *et al.* (2021).

Figure 4.12: Continued in the next page. Figure from Labuce *et al.* (2021).



**Attēls 4.12:** Statistiski būtiskās ( $p \leq 0.05$ ) GAM sakarību atbildes līknes, kas iegūtas analizējot Rīgas līča piekrastes datu kopu (1993.–2014.g.). Apakšgrafiki rāda vides faktoru ietekmes uz (A–D) SESFRic (funkcionālā bagātība), (E–H) FEve (funkcionālo vienmērīgumu), (I) SESFDiv (funkcionālo novirzi), (J–N) SESFDis (funkcionālo izkliedi). edf—brīvības pakāpes;  $p$ — $p$  vērtība, kas raksturo Rsq (pielāgotais Rsq) būtiskumu; nrmse—vidējās kvadrātiskās kļūdas absolūtās vērtības, normalizētas pret standartnovirzi, pamatojoties uz testa datiem (2015–2017). her\_totBio—tota—reņģu populācijas biomasa, 1000 tonnas; her\_totSPbio—reņģu nārstojošā biomasa, 1000 tonnas; cyano\_other\_ratio—cianobaktērijas-pret-citu fitoplanktona biomasu, Box-Cox transformētas vērtības; G1–G5—mezozooplanktona G1–G5 indivīdu skaits, Box-Cox transformēts (grupas definētas kā 3.3. tabulā); SST—viršējā 0–10 m slāņa temperatūra, C°. Attēls no Labuce *et al.* (2021).

**Figure 4.12:** Response curves from GAM based on train data (1993–2014) of the Gulf of Riga coastal waters. Only models with  $p \leq 0.05$  are shown. (A–D) show responses to environmental drivers of SESFRic (functional richness), (E–H) FEve (functional evenness), (I) SESFDiv (functional divergence), and (J–N) SESFDis (functional dispersion) indices. edf—estimated degrees of freedom for the model terms;  $p$ —the  $p$  value for the smoothing term Rsq (adjusted R-squared); nrmse—absolute values of the root mean square error normalised by the standard deviation, based on test data (2015–2017). her\_totBio—total—herring biomass, 1000 tonnes; her\_totSPbio—herring spawning biomass, 1000 tonnes; cyano\_other\_ratio—cyanobacteria-to-other phytoplankton biomass ratio, Box-Cox transformed; G1–G5—abundance of group G1–G5, Box-Cox transformed; SST—sea surface temperature, C°. Figure from Labuce *et al.* (2021).

vienādi izplatās gar austrumu un rietumu piekrasti (Lips *et al.*, 2016). Visticamāk šie (fizikālie faktori) ir galvenie noteicošie abiotiskie faktori, kuri veicinājuši identificētās līdzības starp pētītajām piekrastes vietām un to atšķirības ar atklātajiem ūdeņiem.

Dinamiski un mainīgi ūdeņi ir produktīvi un ar efektīviem barības tīkliem un intensīvu biotisko mijiedarbību (Snoeijs-Leijonmalm, 2017). Šo novērojumu arī apstiprina tas, ka lielākā daļa no identificētajām statistiski būtiskajām sakarībām starp piekrastes mezozooplanktona FD un vides faktoriem bija reakcijas uz biotisko parametru mainību. Vienīgais izņēmums bija FEve indekss, kurš uzrādīja būtisku ( $p=0.0074$ ) un salīdzinoši precīzu ( $nrmse=1.26$ ) negatīvu saistību ar SST (4.12.G attēls). Mezozooplanktona cenozes aizpildītās nišas telpas līdzsvara samazināšanās (ko raksturo FEve indeksa vērtības), palielinoties temperatūrai, ir tieša abiotiskās ietekmes atlases (angļu val. "environmental or abiotic filtering") izpausme, ko kontrolē sezonālās svārstības. Ieguvumi no siltākiem vai aukstākiem apstākļiem dažādām mezozooplanktona sugām un funkcionālajām grupām atšķiras, tādejādi radot izmaiņas pazīmju sastopamībā (piemēram, Forster and Hirst, 2012; Kenitz *et al.*, 2017).

Rīgas līča piekrastes ūdeņos skaitā dominē herbivori filtrētāji (G1 funk.c.grupa), sastādot 65-71% no kopējā zooplanktona skaita, tostarp *Keratella* un *Bosmina* sugas un maza izmēra visēdāji (G4 funk.c.grupa), kas ietver virpotājus no *Synchaeta* ģints un airkājvēžu nauplijus (4.5.A attēls). Helenius *et al.* (2017) Somu līcī novēroja zemāku zooplanktona FD (aprēķinātu pamatojoties uz barošanās pazīmēm; līdzīgi kā šajā pētījumā) vietās, kur dominēja *Keratella* vai Calanoida airkājvēžu naupliji. Līdz ar to var teikt, ka Rīgas līča ekosistēmā šāda sakarība ir atkārtoti pierādīta, kas liek domāt par tās cēloņiem.

Mezozooplanktona funkcionālo grupu indivīdu skaita ilgtermiņa dinamika (4.5. attēls) izteikti parādīja atšķirības starp piekrastes un atklāto ūdeņu sistēmām. Maza izmēra organismi (G1 un G4 grupas) lielākā skaitā sastopami dinamiskajos piekrastes ūdeņos. Ķermeņa izmērs uzskatāms par vienu no nozīmīgākajām funkcionālajām pazīmēm, no kuras atkarīgas daudzas citas organisma spējas un limitācijas (Kjørboe *et al.*, 2018), tai skaitā organisma spēja saglabāt horizontālo un vertikālo novietojumu ūdens masā (kas palielinās līdz ar organisma izmēru) (McManus and Woodson, 2012). Iespējams, ka šo izmērā mazo, nemigrējošo organismu agregāciju piekrastes ūdeņos veicina arī pastiprinātās spēcīgās straumes, kas Rīgas līcī veidojas vasaras periodā rietumu un austrumu piekrastes ūdeņos (Lips *et al.*, 2016). Kahru *et al.* (1986) analizēja fizikāli-bioloģisko parametru saistības Baltijas jūras frontālajās struktūrās, t.i., reģionos, kur saskarās divas ūdens masas. Tik tiešām, rezultāti liecināja, ka maza izmēra zooplanktons, proti, *Bosmina* un *Synchaeta* dominē frontēs, kā arī norādīja uz kopumā palielinātu zooplanktona organismu skaitu šajos reģionos, ko skaidroja ar daļiņu agregāciju plūsmu konverģences dēļ. Tomēr, šāds pieņēmums būtu jāpārbauda mērķētā pētījumā par fizikālajiem procesiem un to bioloģiskajām sekām augstākminētajās Rīgas līča strauvēs un to frontēs.

Lielākai daļai no G1 un G4 taksoniem piemīt spēja vairoties partenogēnētiski, un tiem ir īss dzīves cikls (izņemot, airkājvēžu nauplijus un meroplanktonu, kuri ir īslaicīgas attīstības stadijas organismi). Tas arī varētu kalpot par ieganstu mazo taksonu domināncei un augstajam kopējam zooplanktonu skaitam piekrastes reģionos. Partenogēnētiskā vairošanās nodrošina strauju populācijas attīstību labvēlīgos apstākļos, kas rezultējas priekšrocībā cīņā par telpu un resursiem (Winder and Varpe, 2020). Šāda strauja vienas grupas dominānce ietekmē cenozes vienlīdzību, tādejādi samazinot FEve vērtību (skatīt 3.8. attēlu).

Pieaugums G4 grupas indivīdu skaitā atstāj arī negatīvu ietekmi uz SESFDiv indeksu (4.12.I



attēls). SESFDiv raksturo resursu pieejamību un starpsugu konkurences intensitāti, kā arī brīvo nišu pieejamību (Mason *et al.*, 2005). Līdz ar to var secināt, ka konkurence par resursiem ir būtisks mezozooplanktona FD virzītājspēks Rīgas līča piekrastē, īpaši brīžos, kad sabiedrībā dominē strauji vairoties spējīga funkcionāla grupa. Visas pārējās novērotās saistības starp G1, G4 indivīdu skaitu un FD indeksiem bija ar augstu nrmse vērtību (4.12.C,K,M) vai arī bija grūti interpretējamas (multimodālas; 4.12.K attēls), kas norāda uz to, ka tās nav cēloņsakarības. Jānorāda, ka viena no šīm sakarībām identificēja G4 grupas indivīdu skaita pieauguma pozitīvo ietekmi uz SESFDis indeksu (4.12.M attēls).

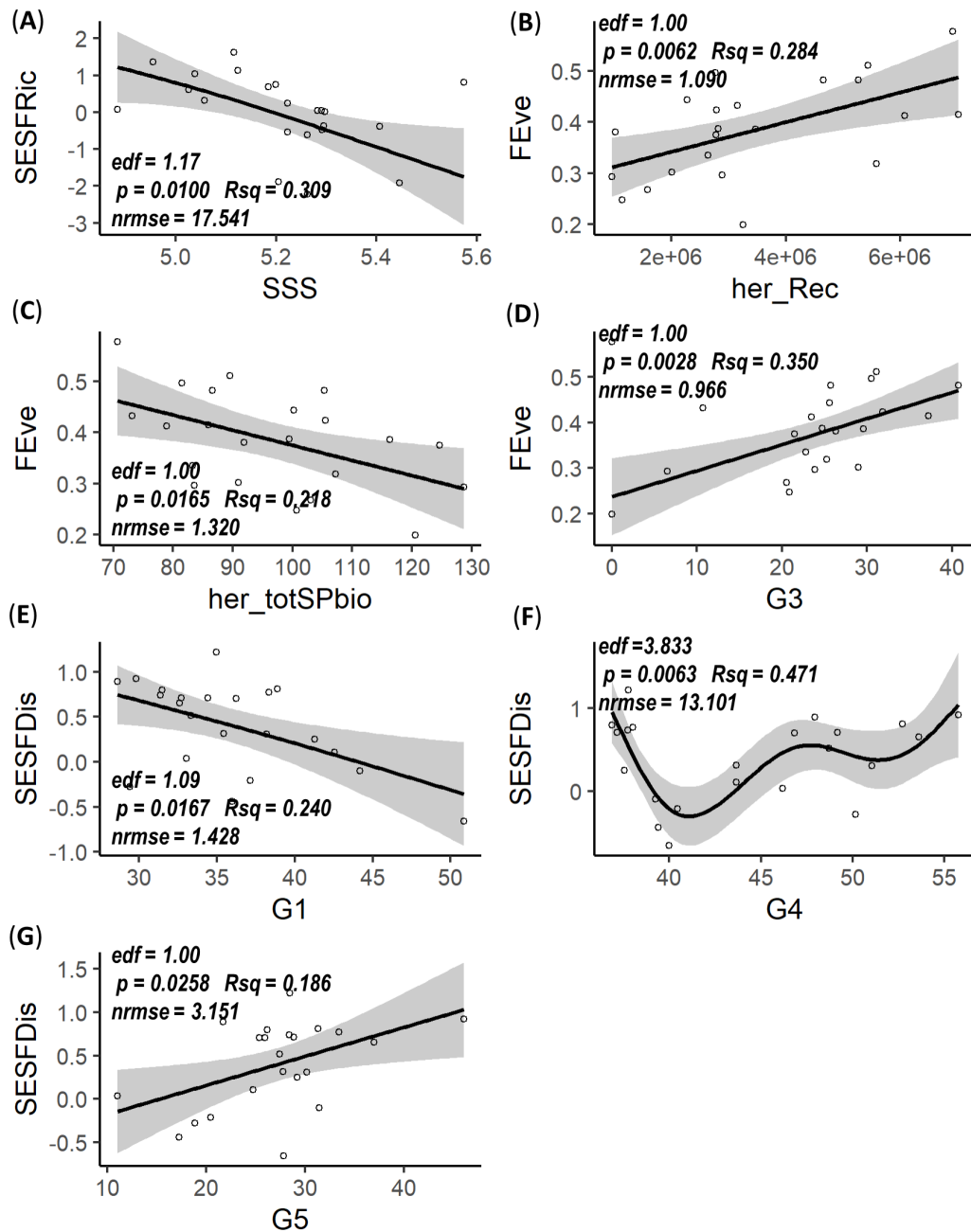
### Atklātie ūdeņi

Atklātajos ūdeņos, SESFRic negatīvi korelēja ar SST (4.13.A attēls). Tomēr, neskatoties uz to, ka konstatētā sakarība bija gandrīz lineāra (edf=1.17) un statistiski būtiska ( $p=0.010$ ), nrmse uzrādīja īpaši augstu vērtību (nrmse=17.541), norādot uz to, ka šīs sakarības prognozētās vērtības nesaistītā datu kopā no reālajām atšķirās ar ievērojami lielu kļūdu, un iespējams ir rezultāts SST un SESFRic kovariēšanai pētītajā periodā.

Negaidīti, ka reņģu mazuļu aplēstais skaits (reņģes vecumā  $\leq 1$  gads) un reņģu nārstojošā biomasas (reņģes vecumā  $\geq 2$  gadi) FEve indeksu ietekmēja pretēji (4.13.B,C attēli). Reņģu mazuļu pieaugums novērojams ar FEve indeksa vērtības palielināšanos, savukārt pieaugums nārstošajā biomasā ar FEve indeksa vērtības samazinājumu. Šādas atšķirības varētu skaidrot ar plašāku barības objektu klāstu, kas pieejams pieaugušajām reņģēm, salīdzinot ar mazuļiem (Arrhenius and Hansson, 1993). Kā rezultātā pieaugušās reņģes barojas izteikti selektīvāk, mērķtiecīgi izēdot G5 grupas indivīdus (Livdāne *et al.*, 2016), izmainot kopējo pazīmju sastopamību mezozooplanktona cenožē.

Savukārt, mazuļi un jaunās reņģes, visticamāk, ir spiestas baroties ar to, kas ir sastopams pat, ja tas nav vēlamākais medījums, līdz ar to mezozooplanktona cenozi ietekmējot līdzsvarotāk. Lai gan ņemot vērā, ka reņģu mazuļiem galvenā barības telpa ir piekrastes ūdeņi (Arula *et al.*, 2012; Ojaveer, 2017), iespējams, ka novērotā sakarība starp FEve un reņģu mazuļu aplēsto skaitu (turpmāk: her\_Rec) ir FEve un her\_Rec saistība ar reņģu nārstojošās biomasas apjomiem (turpmāk: her\_totSPbio).

FEve indekss atklātajos ūdeņos uzrādīja arī lineāru, pozitīvu un ticamu saistību ar G3 funkcionālās grupas indivīdu skaitu (4.13.D attēls). Līdzīgi jau kā novērots piekrastes ūdeņos, SESFDiv indeksa variēšanu lielā mērā nevarēja izskaidrot ar analīzē iekļautajiem vides faktoriem; SESFDiv neuzrādīja nevienu statistiski būtisku sakarību atklātajos ūdeņos. Savukārt SESFDis ir atkarīgs no mezozooplanktona funkcionālo ģilžu savstarpējā sadalījuma (4.13.E-G attēli), lai gan konstatēto sakarību nrmse ir lielāka par 1, līdz ar to neapstiprina tās kā cēloņsakarības, drīzāk kovariāciju.



**Attēls 4.13:** Statistiski būtiskās ( $p \leq 0.05$ ) GAM sakarību atbildes līknes, kas iegūtas analizējot Rīgas līča atklāto ūdeņu datu kopu (1993–2014). Apakšgrafiki rāda vides faktoru ietekmes uz (A) SESFRic (funkcionālā bagātība), (B–D) FEve (funkcionālo vienmērīgumu), (E–G) SESFDis (funkcionālo izkliedi). Rezultātu aprakstošie lielumi - kā 4.12.attēlā. her\_Rec–reņģu mazuļu (1 gads) aplēse, 1000 ind; her\_totSPbio–reņģu nārstojošā biomasa, 1000 tonnas; G1–G5–mezozooplanktona G1–G5 individu skaits, box-cox transformēts (grupas definētas kā 3.3. tabulā); SSS–virsējā 0-10 m slāņa sāļums, PSU. Attēls no Labuce *et al.* (2021).

**Figure 4.13:** Response curves from GAM based on test data (1993–2014) of the Gulf of Riga open waters. Only models with  $p \leq 0.05$  are shown. (A) show responses to environmental drivers of SESFRic (functional richness), (B–D) FEve (functional evenness), and (E–G) SESFDis (functional dispersion) indices. Statistics as in Figure 4.12. her\_Rec–herring recruitment, 1000 ind; her\_totSPbio–herring spawning biomass, 1000 tonnes; G1–G5–abundance of group G1–G5, box-cox transf.; SST–sea surface salinity, PSU. Figure from Labuce *et al.* (2021).

#### 4.4. Bentāles-pelaģiāles sasaiste un mezozooplanktona FD

**Skaidro tēzi: Rīgas līča mezozooplanktona funkcionālā daudzveidība ir uzskatāmi saistīta ar zooplanktona bentisko olu šķilšanos**

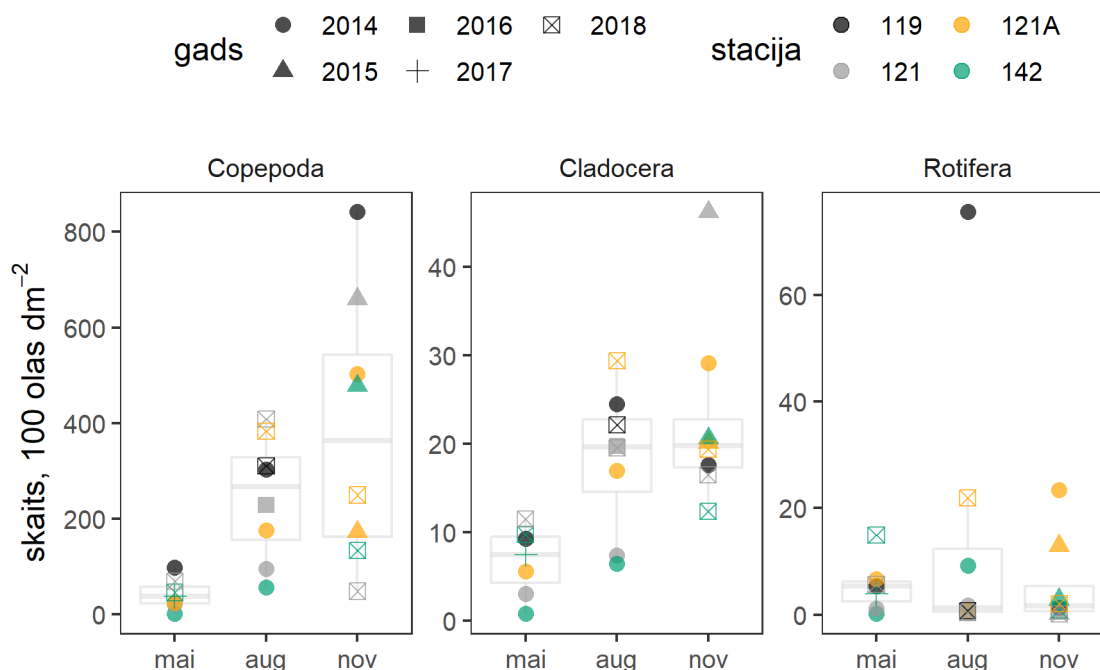
Izvirzītā tēze apstiprinās. Novērota aktīva bentisko olu šķilšanās gan pavasarī, gan vasarā, gan rudenī. No sedimentiem pārsvarā šķīlās divu funkcionālo grupu (G1–herbivori filtrētāji, G4–maza izmēra omnivori) indivīdi, līdz ar to, secināms, ka bentiskās olas sniedz ievērojumu ieguldījumu minēto funkcionālo grupu ataudzē, tiešā veidā ietekmējot to sastopamību pelaģiālē.

Kopējais zooplanktona olu skaits jeb zooplanktona "olu banka" Rīgas līča virsējā 2 cm slānī mainījās sezonāli (4.14. attēls) kā arī atšķirās starp Rīgas līča reģioniem. Aplūkojot zooplanktona olu skaita dinamiku starpgadu un telpiskajā (starp stacijām) griezumā, novērojams, ka Rīgas līča rietumu daļas (142.st.) sedimentos bija viszemākās vērtības augustā un novembrī visās apskatītajās taksonomiskajās grupās. Visticamāk, tas ir piegrunts straumes ietekmē, kas no Baltijas jūras caur Irbes šaurumu (pretēji pulksteņrādītāja virzienam) nes sāļākas ūdens masas (Snoeijis-Leijonmalm and Andrén, 2017), un zooplanktona bentiskās olas kopā ar sedimentu virskārtu pārvieto uz līča citiem reģioniem. Pārējās trīs stacijās (119., 121., 121A.st.) ar mainīgām tendencēm konstatētas augstākās vērtības.

Īpaši izteikta atšķirība starp rietumu un austrumu–dienvidu reģioniem bija virpotāju bentisko olu skaitā. Tas, visticamāk, ir saistīts ar upju ietekmi (Ikauniece, 2001), jo virpotāji ir izteikti iesāļūdens vai saldūdens iemītnieki, un, kā novērots funkcionālo grupu izvērtējumā, herbivorie filtrētāji (G1) un maza izmēra visēdāji (G4) (3.3.tabula) dominē piekrastes ūdeņos (4.5. attēls). Bet tā kā piekrastes grunts substrāts (t.i., smilts) nespēj akumulēt nogrimušās zooplanktona olas, tās rudens konvencijas laikā tiek transportētas uz dziļākām akumulācijas zonām (Carman *et al.*, 1996), piemēram, 121.A un 119. stacijas reģionu.

No visām trīs apskatītajām sezonām, maijā novērots viszemākais zooplanktona olu skaits (airkājvēžu olas 37.2 olas  $\text{dm}^{-2}$ , kladoceru–7.46, virpotāju–5.37) (4.14. attēls). Savukārt starp augusta un novembra mediānas vērtībām nebija izteiktas atšķirības kladoceru un virpotāju grupām. Kladoceru olu skaits sedimentos gada otrā pusē svārstījās vidēji ap 19 olām uz  $\text{dm}^{-2}$ . Virpotājiem, lai gan vasarā atsevišķos gadījumos olu skaits sedimentos sasniedza ievērojami lielāku skaitu (piemēram, 119.st., 2014.g. augustā, 76 olas  $\text{dm}^{-2}$ ), to vidējā vērtība augusta–novembra periodā bija zemāka nekā pavasarī, vidēji ap 2 olām  $\text{dm}^{-2}$ . Airkājvēžu olu skaits strauji pieauga no maija līdz augustam, kad vidēji Rīgas līča sedimentu virskārtā bija atrodamas 266 olas uz  $\text{dm}^{-2}$ ; to apjoms vēl turpināja pieaugt līdz novembrim, sasniedzot vidēji 364 olas uz  $\text{dm}^{-2}$ .

Šādas sezonālas atšķirības skaidrojamas ar zooplanktona taksonu dzīves ciklu. Ziemas laikā lielākā daļa taksonu ievērojami samazina vai pat aptur vairošanos. Zināms, ka virpotāji *Synchaeta* un airkājvēži *Acartia* mātītes var veidot olas visu cauru gadu (Line and Sidrevics, 1995; Werner and Auel, 2004). Tomēr jāņem vērā, ka Rīgas līča atklātie ūdeņi ziemās reti aizsalst, līdz ar to tur saglabājas turbulenti apstākļi, kas paldzina vai pat aiztur olu nogrimšanu līdz sedimentiem. Tai pat laikā olas piegrunts slānī, kā arī sedimentu virsējā slānī ir barības objekti bentiskajai meiofaunai un makrofaunai kā piemēram sānpeldēm *Monoporeia affinis* (Viitasalo, 2007; Al-



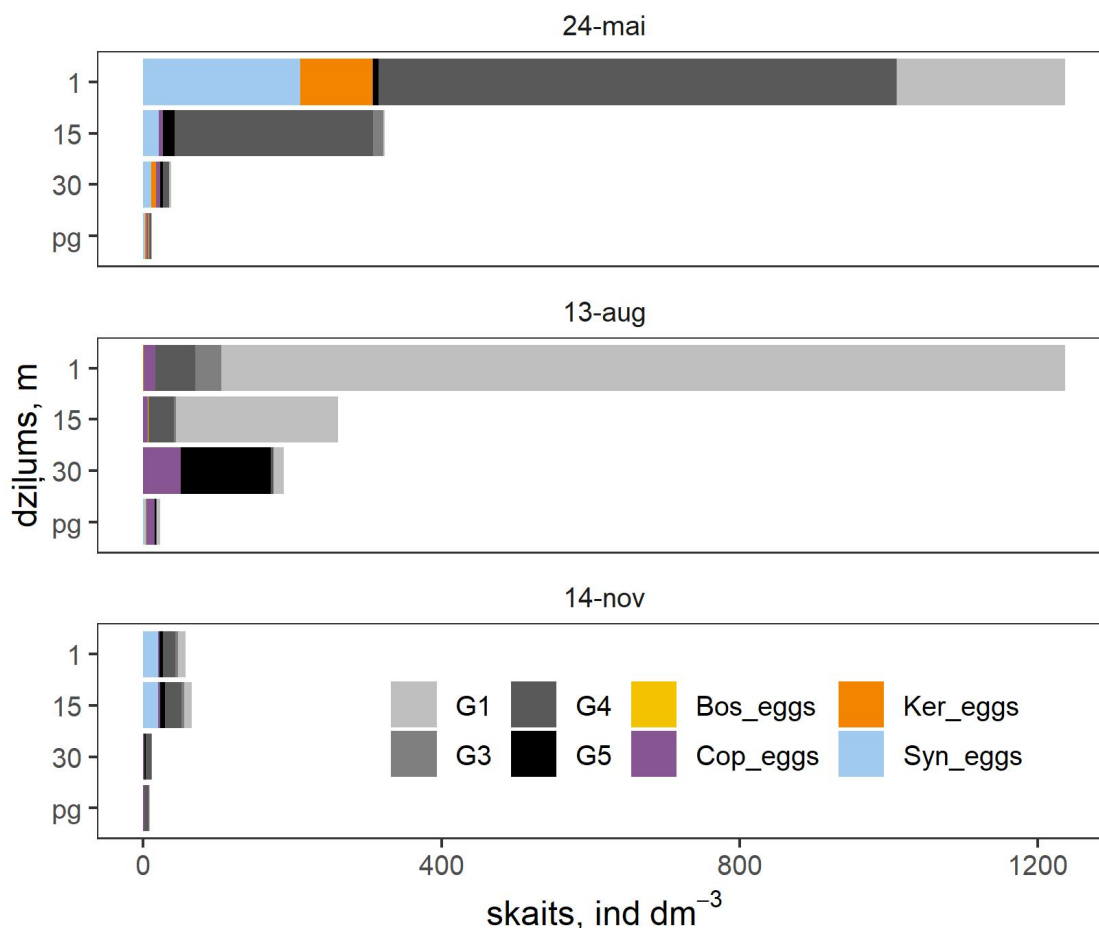
**Attēls 4.14:** Zooplanktona olu daudzuma sezonālā mainība Rīgas līča sedimentu virsējā 2 cm slānī. Pievērst uzmanību atšķirīgajām y-ass skalām. Copepoda–airkājvēži, Cladocera–kladoceras, Rotifera–virpotāji.

**Figure 4.14:** Seasonal dynamics of zooplankton egg density in upper 2 cm layer of the Gulf of Riga. gads - year; stacija - station. Mind the different scales of Y-axis.

bertsson and Leonardsson, 2000, 2001), gliemenēm *Macoma balthica* un mizīdām *Mysis mixta* un *Mysis relicta* (Viitasalo, 2007). Sekojoši, ziemas laikā zooplanktona "olu bankas" bilance ir negatīva, kas atspoguļojas pavasara samazinātajā olu skaitā. Maijs jau ir periods, kad zooplanktona sabiedrībā sāk parādīties tipiskās vasaras sugas, līdz ar to, iespējams, ka liela daļa ilgolu (pārziemošanas stadijas, piemēram, kladocerām) ir jau izšķīlušās, vēl vairāk samazinot olu skaitu sedimentos.

Šāds skaidrojums, gan neatbilst virpotāju "olu bankas" novērotajai dinamikai, jo virpotāju olu skaits sedimentu virsējā slānī tieši pavasara mēnešos sasniedz visaugstākās vērtības. Tas visticamāk, saistāms ar pavasarī dominējošās (sk. A1. tabulu) *Synchaeta* vairošanās stratēģiju. *Synchaeta* strauji savairojas partenogēnēzes ceļā aprīlī–maijā, kad nereti dominē Rīgas līcī gan skaitā, gan biomasā (Kotta *et al.*, 2008). Tās olas nērš brīvi ūdens kolonā, kas līdz ar stratifikācijas pastiprināšanos straujāk sāk grīmt. Pretēji, otrs visbiežāk sastopamais virpotājs *Keratella* olas lielākoties piestiprina pie ķermeņa.

Rīgas līča ūdens kolonā reti novērojamas kladoceru, tai skaitā *Bosmina* olas, kas ir likumsakarīgi, jo kladoceras partenogēnētiskās vairošanās ciklā iznesā embrijus līdz tie ir dzīvotspējīgi. Olas, tām veidojas periodos, kad pasliktnās apstākļi un tās grīms salīdzinoši strauji kopā ar mātītes ķermeņa apvalku (Katajisto, 2006). No airkājvēžu sastopamajiem taksoniem olas brīvi ūdens kolonā nērš *Acartia* un *Temora* (G3 grupa), kā arī *Limnocalanus* (G5 grupa). Tipiskā vasaras suga *Eurytemora affinis* (G5 grupa) olas piestiprina pie ģenitālā segmenta un nēsā līdz tās attīstās. Redzams, ka vasaras periodā ap 30 m dziļumu rodas olu sablīvējums ūdens kolo-



**Attēls 4.15:** Zooplanktona populācijas sadalījums ūdens kolonā 2018. gadā. 1, 15, 30 – attiecīgi dziļumi ūdens kolonā, metros; pg – piegrunts slānis ( $\approx 45$  m). G1–G5 - mezozooplanktona funkcionālās grupas (definētas 3.3. tabulā). Clad-eggs - kladoceru olu skaits; Cop-eggs - airkājvēžu olu skaits; Rot-eggs - virpotāju olu skaits. Izejas dati, kuri atspoguļo vertikālo struktūru pa toaksoniem, pievienoti Pielikumā, sk. A1. tabulu.

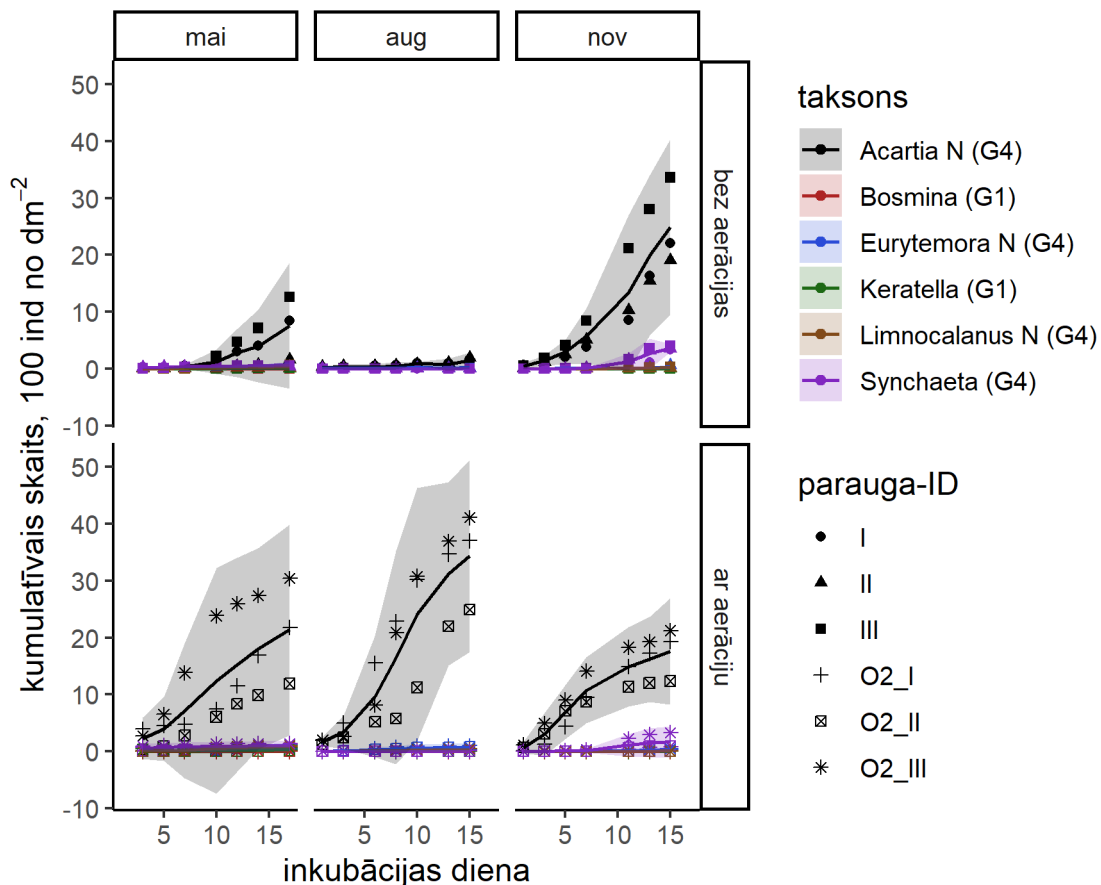
**Figure 4.15:** Vertical distribution of zooplankton community during 2018. 1, 15, 30 - represents depth layers in meters; pg - demersal layer ( $\approx 45$  m). G1–G5 - functional groups of mesozooplankton as defined in Table 3.3. Underlying data attached in Appendix, see Table A1.

nā (4.15. attēls), kas varētu būt saistīts ar ūdens blīvuma vertikālajām izmaiņām (palielinoties virzienā uz grunti). Zināms, ka saldūdenī mazāka blīvuma dēļ zooplanktona olas grimst ātrāk. Aprēķināts, ka Baltijas jūras sāļumā 5-8 PSU airkājvēža sfēriskās olas vidēji grimst ar ātrumu 20 m dienā (Miller and Marcus, 1994; Tang *et al.*, 1998; Wang *et al.*, 2005; Katajisto, 2006). Tad secināms, ka Rīgas līča dziļākajās zonās (40-55 m) airkājvēžu olas vasarā nogrimst 2-3 dienu laikā, savukārt attīstīties līdz nauplija stadijai tās var 1-2 dienu laikā pie temperatūras 15°C (Miller and Marcus, 1994). Secināms, ka gandrīz visas brīvi nērstās airkājvēžu olas nogrimst līdz sedimentiem, kur zemās temperatūras dēļ attīstās ilgāk, līdz ar to akumulējas piegrunts slānī un sedimentos.

Mezozooplanktona populācijas vertikālais sadalījums uzskatāmi arī rāda taksonu uzvedības atšķirības un sezonālo ciklu (4.15.attēls). Mazā izmēra G1 (herbivorie filtrētāji) un G4 (maza izmēra omnivori) grupas indivīdi lielākoties uzturas ūdens virsējā slānī; tie sastopami visās

analizētajās sezonās. Arī G3 grupas pārstāvji (liela izmēra omnivori) apdzīvo virsējos/vidējos slāņus. Savukārt G5 piederīgie taksoni (galvenā reņģu barības bāze) sastopami vasaras periodā un izteikti uzturas dziļajos ūdens slāņos. Šādi novērojumi liecina par izteiktu nišas sadalījumu virs, ap un zem termoklīna. Līdzīgi kā Schulz *et al.* (2012) novēroja Baltijas dienvidrietumu daļā, ka vertikālajā ūdens kolonā sugas ar dažādām dzīves un vairošanās stratēģijām apdzīvo dažādus slāņus; airkājvēži *Acartia* un *Temora* (G3 grupa) labprātāk uzturējās ap termoklīnu kopā ar kladocerām *Pleopsis* un *Podon* (G3 grupa), savukārt kladoceras *Evadne* (G3 grupa) kopā ar *E. affinis* (G5 grupa) apdzīvoja siltos virsējos slāņus (Schulz *et al.*, 2010). Lai gan zināms, ka *E.affinis* vasaras periodā izteikti migrē atkarībā no attīstības stadijas, un pieaugušie īpatņi Rīgas līcī vairāk uzturas zem termoklīna (Labuce *et al.*, 2020c), ko var arī novērot šajā pētījumā (G5 grupa 30 m dziļumā; 4.15. attēls).

Tiešo "olu bankas" ietekmi uz mezozooplanktona cenozi un tās FD var novērtēt apskatot sedimentu inkubācijas rezultātus (4.16. attēls). Redzams, ka no sedimentiem šķīšas divu funkcionālo grupu (G1, G4) pārstāvji, bet vislielākā skaitā maza-izmēra omnivori (G4) indivīdi. Jāno-



**Attēls 4.16:** Zooplanktona kāpuru šķīšanās kumulatīvais skaits (ataudze) no sedimentu virsējā 2 cm slāņa (121A. stacija). Individīdi grupēti pēc piederības taksonam (ģintij). Inkubācija veikta 2018.gadā. Paraugiem, kuriem ID parādās O2, liecina, ka tiem ar aeratoru pievadīts gaiss. G1, G4 - mezozooplanktona funkcionālās grupas (definētas 3.3. tabulā).

**Figure 4.16:** Zooplankton hatchlings from upper 2 cm layer of sediments collected in the Gulf of Riga (station 121A). Individuals grouped according taxonomic affiliation. Incubation conducted in 2018. bez aerācijas - samples without aeration; ar aerāciju - samples with aeration. G1, G4 - functional guild of mesozooplankton as defined in Table 3.3.



rāda, ka G4 grupā iekļauti arī airkājvēžu naupliji, kas ar laika nobīdi, bet var ietekmēt arī citas funkcionālās grupas (pēc naupliju taksonomiskās piederības; sk. 4.16. attēls). Tāpēc var secināt, ka visciešākā bentāles-pelaģiāles sasaiste ir G3 (*Acartia*) un G4 (*Synchaeta* un airkājvēžu naupliji) grupām.

Ūdens turbulence un gaisa pievade inkubācijas laikā tika kontrolēta. Izteikti lielāks apjoms bentisko olu izšķīlās paraugos, kuriem aerēja ūdeni (4.16. attēls), kas liecina, ka izeiktos stratifikācijas apstākļos, olu šķīlšanās aktivitāte varētu būt pazemināta vai apstājusies. Minimālā skābekļa koncentrācija, kas nodrošina olu izdzīvošanu ir  $0.18 \text{ mL L}^{-1}$  (Katajisto, 2004). Šāda koncentrācija vasarās (augustā) nereti novērojama dziļāko Rīgas līču reģionu piegrunts slāņos (LHEI datubāze). Tomēr, nākotnes klimata scenāriji liecina, ka stratifikācija Rīgas līcī pastiprināsies (Von Storch *et al.*, 2015) potenciālie aktualizējot šo mijiedarbību un tās sekas.

#### 4.5. Apkopojums: iesāļūdens zooplanktona FD – ietekmes un efekti

Zooplanktons ir vidusposms pelaģiskajā barības tīklā, un līdz ar to sagaidāms, ka zooplanktona cenozes FD ietekmēs gan apakšējie ("bottom-up"; fitoplanktons), gan augšējie ("top-down"; zivis) trofijas līmeņi. Tomēr cēloņskarbības ar Rīgas līča zooplanktona FD indeksu vērtībām novērotas tikai no augšējiem trofiskajiem līmeņiem (reņģes), kā arī FD bija ietekmēts iekšgrupas (zooplanktona trofiskajā līmenī) konkurences un plēsonības dēļ un abiotisko faktoru mainības rezultātā (4.17. attēls).

Abiotisko faktoru ietekme visizteiktāk novērojama telpiskajā "piekraste–atklātā daļa" gradientā. Piekrastē ir homogēna vide vertikālajā dimensijā, ko veicina vājš vai neizteikts termoklīns vasaras periodā un strauji mainīgie piekrastes apstākļi (vējš, apvelings, saldūdens notece u.c.). Šādos (vertikāli homogēnos, bet strauji fizikāli mainīgos) apstākļos lielā skaitā savairojas organismi ar īsu dzīvildzi un augstiem vairošanās rādītājiem. Tādejādi izteikti dominē atsevišķas funkcionālās grupas, kuru pazīmes ir līdzīgas, samazinot zooplanktona cenozes funkcionālo daudzveidību. Organismi ar augstiem vairošanās rādītājiem (partenoģenētiskā vairošanās) visbiežāk ir maza izmēra, līdz ar to ietekmēts arī vidējais zooplanktona izmērs homogēnās dzīvotnēs, kas norāda uz samazinātu planktonēdāju zivju barības kvalitāti.

Blīvas apdzīvotības rezultātā sugu līdzāspastāvēšanai izteikti noteicoša ir iekšgrupas konkurence (sastopamas funkcionāli līdzīgas sugas) un nišu sadalīšana (sastopamas funkcionāli atšķirīgas sugas) (Prati *et al.*, 2021). Bet, ņemot vērā piekrastes pelaģiāles vienveidīgumu galvenais noteicošais process Rīgas līča piekrastes ūdeņos galvenokārt ir zooplanktona iekšgrupas konkurence, kurai īpaši pielāgoti ir r-stratēģi (piem., G1 un G4 grupas).

Pretēja ietekme novērojama atklātajos ūdeņos, kur izteiktā stratifikācija nodrošina dažādas dzīvotnes nišas (viršējie siltie slāņi, termoklīns, dziļie vēsie slāņi), līdz ar to novērojams lielāks sastopamo sugu skaits (sk. arī Schulz *et al.*, 2012). Atklātajos ūdeņos ir augstākas funkcionālās novirzes (SESFD<sub>is</sub>) un funkcionālās izkļedes (SESFD<sub>iv</sub>) indeksu vērtības, salīdzinot ar piekrasti. Mason *et al.* (2005) uzsvēris, ka SESFD<sub>iv</sub> indeksa vērtība palielinās, ja apsekotajā cenozes pazīmju telpā konstatētas neaizņemtas vietas jeb brīvās nišas, kas attiecīgi norādā uz samazinātu konkurenci. Nišu sadalīšana atļauj pelāģiālē vienlaicīgi uzturēties dažādām funkcionālajām grupām, kā piemēram G5 grupa, kura izteikti palielinās skaitā virzienā prom no piekrastes. G5 grupā ir ietverti arī plēsīgi taksoni, kuri nodrošina iekšgrupas plēsonību un rezultātā kontrolē mazāka izmēra, ātri vairoties spējīgos organismus, novēršot to izteiktu dominanci. Atklātajos

ūdeņos novērota arī planktonēdāju zivju ietekme uz lielā izmēra zooplanktona organismiem. Šāda ietekme stabilizē zooplanktona iekšgrupas plēsonības apjomus, kontrolējot liela izmēra organismu populācijas lielumu, tādejādi kaskādes veidā līdzsvarojot to ietekmi uz zemākajām trofiskajām grupām un limitējot zooplanktona iekšgrupas plēsonību.

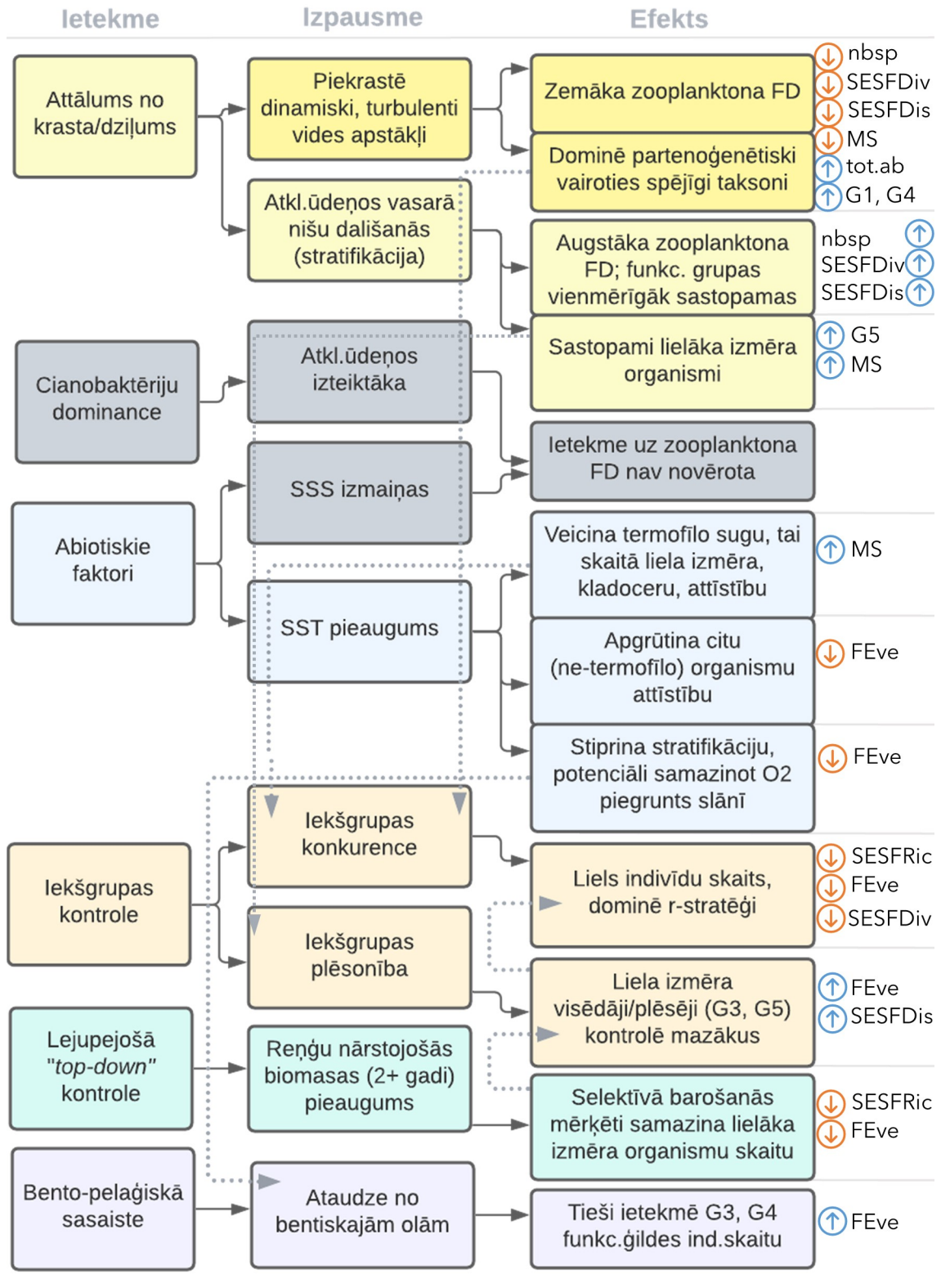
Šajā pētījumā tika analizēta arī cianobaktēriju dominances variēšanas ietekme uz zooplanktona FD, ņemot vērā to, ka Rīgas līcis ir viens no eitrofākajiem Baltijas jūras apakšbaseiniem (Snoeijs-Leijonmalm, 2017), un cianobaktēriju masveida savairošanās ir viena no tipiskajām eitrofikācijas izpausmēm. Ir pierādīts, ka augstu cianobaktēriju biomasu gadījumos var tikt negatīvi ietekmēta zooplanktona daudzveidība toksīnu inhibīcijas (Paerl and Otten, 2013; Tillmanns *et al.*, 2008) un zemās cianobaktēriju uzturvērtības dēļ (Finkel *et al.*, 2010; Jónasdóttir, 2019). Barošanās ar cianobaktēriju kolonijām vai filamentiem (piemēram, *Aphanizomenon flos-aquae*–dominējošā Rīgas līča cianobaktērija) zooplanktonam ir apgrūtināta un pat var mehāniski traumēt zooplanktona barošanās orgānus (Wejnerowski *et al.*, 2015). Tomēr, nesens pētījums, pierādījis, ka atsevišķu Baltijas jūras zooplanktona mikrobioms ir piemērots cianobaktēriju sagremošanai (Gorokhova *et al.*, 2021). Iespējams, ka pretēji vērstie kombinētie efekti neļauj fiksēt cianobaktēriju negatīvās vai pozitīvās ietekmes uz zooplanktonu pētījuma teritorijā. Līdz ar ko, secināms, ka cianobaktēriju augstā biomasa Rīgas līcī neatstāj ietekmi uz mezozooplanktona FD.

Lai izprastu zooplanktona FD ekoloģisko lomu Rīgas līcī, svarīgi ir aplūkot pētāmo sistēmu ilgtermiņā no ekosistēmas viedokļa. Šajā pētījumā aplūkots periods (1993.–2017.g.) apraksta situāciju, kas ir pēc Baltijas jūras "režīma maiņas" (Möllmann *et al.*, 2009). Pirms "režīma maiņas" Rīgas līča pelagiskajā barības tīklā dominēja detritīvās plūsmas (vērstas uz/no bentāles), kuras uzturēja augstā kramaļģu biomasa (Jurgensone *et al.*, 2011; Kortsch *et al.*, 2021). Tāpēc būtu uzskatāms, ka šajā promocijas darbā veiktā analīze apraksta samērā stabili fitoplanktona dinamikas periodu, kurā netiek novērotas krasas izmaiņas tā cenozē un funkcionēšanā, tādejādi ierobežojot iespējas novērtēt to ietekmes uz zooplanktona daudzveidību un funkcionēšanu. Rīgas līcī ir veikts pētījums par zooplanktona FD mainību saistībā ar klimatiskajiem apstākļiem (Jansson *et al.*, 2020), kurā ietverts arī periods pirms "režīma maiņas". Tas identificēja pakāpenisku samazinājumu vasaras zooplanktona funkcionālajā bagātībā (funkcionālo grupu skaitā) līdz 1990-to gadu sākumam, kas turpinājās ar strauju pieaugumu (novērots arī šajā pētījumā; sk. 4.4.C attēls). Kā jau norādīts 4.1.2. nodaļā, tas sakrīt ar periodu, kad Baltijas jūrā un Rīgas līcī ienāca vairākas mezozooplanktona svešzemju sugas (Ojaveer *et al.*, 2011).

Lai uzturētu vienmērību zooplanktona cenozē, bentāles-pelagiāles sasaistes nepārtrauktība ir svarīga. Īpaši nozīmīga tā ir maza un liela izmēra omnivoriem (G3, G4 grupām) un herbivoriem filtrētājiem (G1 grupai). Kā arī plēsīgais *C.pengoi*, lai gan šajā pētījumā netika novērots šķīlšanās eksperimentā, zināms, ka tas un citas kladoceras bentisko olu stadijā pārziemo (Marcus, 1990; Sopanen, 2008). Viens no apdraudējumiem bentāles-pelagiāles sasaistes nepārtrauktībai ir skābekļa koncentrācijas samazināšanās piegrunts slāņos, kas ietekmētu zooplanktona cenozī nevienmērīgi, izteikti samazinot ataudzi no bentiskajām olām.

Kopumā, zooplanktona funkcionālo daudzveidību kontrolē abiotiskie faktori, jo tie veido pelagisko dzīvotni, bet biotiskie faktori un organismu mijiedarbības ir tikpat nozīmīgi funkcionālās daudzveidības veidošanā. Biotiskie faktori spēj selektīvā veidā ietekmēt atsevišķas cenozes grupas, tādejādi tiešā veidā ietekmējot pelagiskās dzīvotnes barības tīkla funkcionēšanu. Vērtīgi būtu turpmākajos pētījumos izziņāt katra trofiskā līmeņa FD indeksu saistības ar barības tīkla

raksturlielumiem, kā arī detalizētāk aprakstīt piekrastes pelaģiskos procesus. Korpinen *et al.* (2022) uzsvēruši nepieciešamību vides indeksus un indikatorus savstarpēji sasaistīt caur ekosistēmas modeļiem, lai labāk izprastu trofisko līmeņu ietekmes un precīzāk spētu novērtēt barības tīkla un dzīvotņu vides stāvokli.



**Att. 4.17:** Novērotās faktoru ietekmes uz zooplanktona funkcionālās daudzveidības parametriem. Ne-pārtrauktās bultas norāda tiešu ietekmi; punktotās bultas norāda netiešo ietekmi, kas rodas no radītā efekta (norādītas nozīmīgākās). nbsp–sugu skaits; SESFRic, SESFDiv, SESFDIs, FEve–funkcionālās daudzveidības indeksi; MS–vidējais zooplanktona izmērs; tot.ab–kopējais zooplanktona skaits; G1–G5–mezozooplanktona funkcionālās grupas.

## 5. SECINĀJUMI

Šī promocijas darba pētījumi un iegūtie rezultāti ļāvuši apskatīt un analizēt vasaras mezo-zooplanktona populācijas **ilgtermiņa dinamiku** un funkcionālās daudzveidības parametrus iesāļūdens ekosistēmā. Šī darba ietvarā aprakstītas **četras mezo-zooplanktona funkcionālās grupas**, kuras apvieno ekosistēmā līdzīgi funkcionējošos taksonus, ņemot vērā barošanās stratēģijas un ķermeņa izmēru – informācija, kas gatava praktiskai pielietošanai barības tīkla un oglekļa plūsmu izvērtēšanā. Rezultāti **norāda uz telpiskām atšķirībām** abiotisko un biotisko faktoru ietekmē uz mezo-zooplanktona populācijas struktūru un daudzveidību. Pētījums aktualizē **nepieciešamību izvērstākiem taksonomijas pētījumiem**, apskatot sarežģīti identificējamus taksonus padziļinātāk, lai mazinātu identifikācijas metodiskās pieejas potenciāli radītās neprecizitātes. Kopumā **rezultāti liecina, ka Rīgas līča mezo-zooplanktona populācijas raksturlielumi viennozīmīgi nenorāda uz būtiskām izmaiņām funkcionālās daudzveidības dinamikā periodā no 1993. līdz 2017.gadam**, neskatoties ne uz svešzemju sugu ienākšanu 20 gadus atpakaļ, ne citām ietekmēm šajā periodā.

### Galvenie secinājumi:

- ▶ Virpotāja *Synchaeta* sugu daudzveidības izpēte apskatītajā reģionā ir nepilnīga, kā rezultātā taksonomiskā daudzveidība (kopējais sugu apjoms) varētu būt novērtēta par zemu. Virpotāju taksonomiskajai izpētei nepieciešama papildus uzmanība nākotnes pētījumos, iekļaujot gan elektronmikroskopijas metodi trofi analīzei, gan molekulārās metodes sugu identificēšanā.
- ▶ Svešzemju airkājvēža sugai *Eurytemora carolleeae* piecu gadu laikā kopš pirmā tās konstatēšanas brīža nav izdevies izveidot patstāvīgu populāciju Rīgas līcī. Tomēr ņemot vērā tās novērotos augstos vairošanās rādītājus un ilgo dzīvildzi citviet, *Eurytemora* sugu precīzai identifikācijai jāpievērš pastiprināta uzmanība.
- ▶ MSTS indikators raksturo Rīgas līča atklāto ūdeņu pelaģiskās dzīvotnes vides stāvokli. Lai novērtētu piekrastes ūdeņus, nepieciešamas adaptācijas metodiskajā pieejā. Ņemot vērā, ka piekrastes ūdeņi ir tipiskās reņģu kāpuru barošanās teritorijas un tie barojas ar maza izmēra organismiem, rekomendācija ir MSTS novērtējumā piekrastes ūdeņos iekļaut tikai kopējā krājuma (TS) parametru, precīzāk kopējo zooplanktona skaitu (TZA).
- ▶ Mezo-zooplanktona funkcionālo daudzveidību primāri kontrolē abiotiskie faktori, ja dzīvotne vertikālā dimensijā ir homogēna (kā tas novērots Rīgas līča piekrastē); mezo-zooplanktona funkcionālo daudzveidību primāri kontrolē biotiskie faktori, ja dzīvotne ir heterogēna – atšķirīgi abiotiskie faktori sadala dzīvotni vairākās mikrodzīvotnēs jeb nišās (kā tas novērots Rīgas līča atklātajos ūdeņos).

- ▶ Mezozooplanktona funkcionālā daudzveidība ir zemāka Rīgas līča piekrastes ūdeņos nekā atklātajos ūdeņos. Šāda atšķirība skaidrojama ar izteikti dominējošām herbivoro filtrētāju un maza izmēra omnivoru populācijām. Abās šajās funkcionālajās grupās ir taksoni, kuri spēj vairoties partenogēnētiski, un strauji veidot dominējošas populācijas piekrastei raksturīgajos nepastāvīgajos un dinamiskajos abiotiskajos apstākļos.
- ▶ No sedimentiem pārsvarā šķīlās divu funkcionālo grupu (G1–herbivori filtrētāji, G4–maza izmēra omnivori) indivīdi. Šķīlšanās aktivitāte novērota gan pavasara, gan vasaras, gan rudens paraugos. Izteikti lielāks apjoms bentisko olu izšķīlās paraugos, kuriem aerēja ūdeni, kas liecina, ka stratifikācijas apstākļos, pazeminātās skābekļa koncentrācijas dēļ, olu šķīlšanās aktivitāte ir negatīvi ietekmēta, kas visvairāk var atsaukties uz G1 un G4 grupas ataudzi, tiešā veidā ietekmējot šo funkcionālo grupu sastopamību pelaģiālē.
- ▶ Mezozooplanktona funkcionālās daudzveidības parametri kopumā sniedz priekšstatu par populācijas struktūru, atļaujot izvērtēt to ietekmējošos veidošanās procesus, tādejādi norādot uz to funkcionālās daudzveidības raksturlielumu nozīmi un praktisko pielietojumu ekoloģiskajos pētījumos.

\* \* \*



## 6. PATEICĪBAS

**Vēlos izteikt pateicību abām promocijas darba zinātniskajām vadītājām. Solvitai** paldies par manis ievadīšanu zooplanktona pētījumu lauciņā un apmācību taksonomiskajos jautājumos. **Andai** paldies par palīdzību datu apstrādē un rezultātu interpretācijā, kā arī paldies par atbalstu manuskriptu un promocijas darba tapšanas laikā, bet visvairāk paldies par padomiem gan profesionālos, gan ikdienas jautājumos. Šie padomi ne vienu reizi vien ir noderējuši!

**Šis darbs nebūtu tapis bez Latvijas Hidroekoloģijas institūta kolēģu atbalsta!** Liela pateicība visiem, kuri piedalījušies lauku darbos, veicot atbildīgos pienākumus ūdens paraugu ievākšanā, un paldies ikvienam/ai laboratorijas kolēģim/ei, kuri vides paraugus pārtulkojuši datu rindās! Uz jums balstās šis viss!

No kolēģiem īpašu paldies izsaku **Intai**, kura palīdzēja man saskatīt motivāciju šo visu pabeigt brīdī, kad likās, ka varbūt nav vērts, **Ritai**, kura vienmēr saka to kā ir (un es to ļoti augstu vērtēju), **Ivetai**, **Ingrīdai**, **Mārim**, **Maijai**, **Jurim T.** un **Ievām** par zinātniskām un ne tik zinātniskām diskusijām gan darba braucienos, gan pie pusdienu galda. Paldies arī **Jurim Aigaram** par viedokli un atbalstu ikvienā jautājumā, ko pārspriedām.

Liela pateicība **dr. biol. Andrim Andrušaitim** par to, ka iepazīstināja ar jūras noslēpumaino dabu, radot manī vēlmi to izzināt. Paldies arī pārējiem **LU Hidrobioloģijas katedras spēkiem**, kuri mani atbalstīja šajā izzināšanas ceļā.

Atskatoties uz pašu studiju sākumu, man jāatzīst, ka liela loma tam, ka esmu paveikusi šo līdz galam, ir bijusi biologu "komūnas" šarmam. Paldies **visiem tuvākajiem kursabiedriem & Co** (vārdos nesaukšu, jūsu ir tiik daudz) par neaizmirstamo, piedzīvojumiem bagāto studiju laiku, diskusijām par dzīvi, zinātni un visiem tiem jokiem! Patiesībā tas viss jau turpinās vēl tagad! Lai mums visiem izdodas tas, ko esam ieplānojuši!

Tomēr **vislielākais paldies manai ģimenei!** **Vīram Atim** paldies par neizsīkstošo atbalstu un pārliedību tam, ka es varu visu, kā arī par to, ka vienmēr perfekti uzturēji manī apziņu, ka darbs jālīdzsvaro ar atpūtu! Paldies **vecākiem Sandrai un Viktoram**, šeit es pat nevaru izvēlēties par ko pateikties – paldies par visu! Paldies vīra ģimenei, **vīra vecākiem Ilzei un Uģim** par gan morālu, gan sadzīvīsku atbalstu ikdienā! Paldies **māsām Irēnai un Annai** un **vīra māsai Annai** par kopā būšanu, idejām un dzīvesprieku! Bet **visvislielākais paldies bērniem**, kuri man ir iemācījuši novērtēt laiku un neatlikt lietas uz rītdienu, jo rītdien viss jau var būt citādi!

Un paldies ikvienam, kurš atvēlējis laiku, lai iepazītos ar šo promocijas darbu!

## Literatūra

- Albertsson, J. & Leonardsson, K. 2000. Impact of a burrowing deposit-feeder, *Monoporeia affinis*, on viable zooplankton resting eggs in the northern Baltic Sea. *Marine Biology*, 136(4):611–619. doi:10.1007/s002270050721.
- Albertsson, J. & Leonardsson, K. 2001. Deposit-feeding amphipods (*Monoporeia affinis*) reduce the recruitment of copepod nauplii from benthic resting eggs in the northern Baltic Sea. *Marine Biology*, 138(4):793–801. doi:10.1007/s002270000498.
- Alekseev, V.R. & Souissi, A. 2011. A new species within the *Eurytemora affinis* complex (Copepoda: Calanoida) from the atlantic coast of usa, with observations on eight morphologically different european populations. *Zootaxa*, 2767(1):41–56. doi:10.11646/zootaxa.2767.1.4.
- Alheit, J., Möllmann, C., Dutz, J., Kornilovs, G., Loewe, P., Mohrholz, V. & Wasmund, N. 2005. Synchronous ecological regime shifts in the central Baltic and the North Sea in the late 1980s. *ICES Journal of Marine Science*, 62(7):1205–1215. doi:10.1016/j.icesjms.2005.04.024.
- Allan, J.D. 1976. Life history patterns in zooplankton. *The American Naturalist*, 110(971):165–180. doi:https://www.jstor.org/stable/2459885.
- Andersen, J.H., Carstensen, J., Conley, D.J., Dromph, K., Fleming-Lehtinen, V., Gustafsson, B.G., Josefson, A.B., Norkko, A., Villnäs, A. & Murray, C. 2017. Long-term temporal and spatial trends in eutrophication status of the Baltic Sea. *Biological Reviews*, 92(1):135–149. doi:10.1111/brv.12221.
- Angel, M. 1996. Ocean diversity. In *Oceanography. An illustrated guide*: 228–243. Manson Publishing London, UK.
- Arapov, J., Ezgeta-Balić, D., Peharda, M. & Ninčević Gladan, Ž. 2010. Bivalve feeding—how and what they eat? *Croatian Journal of Fisheries*, 68(3):105–116. URI:https://hrcak.srce.hr/62943.
- Arndt, H., Schröder, C. & Schnese, W. 1990. Rotifers of the Genus *Synchaeta* - an Important Component of the Zooplankton in the Coastal Waters of the Southern Baltic. *Limnologia*, 21(1):233–235.
- Arrhenius, F. & Hansson, S. 1993. Food consumption of larval, young and adult herring and sprat in the Baltic Sea. *Marine Ecology-Progress Series*, 96:125–125. doi:https://www.jstor.org/stable/24833538.
- Arula, T., Kotta, J., Lankov, A., Simm, M. & Põlme, S. 2012. Diet composition and feeding activity of larval spring-spawning herring: importance of environmental variability. *Journal of Sea Research*, 68:33–40. doi:10.1016/j.seares.2011.12.003.
- Arula, T., Raid, T., Simm, M. & Ojaveer, H. 2016. Temperature-driven changes in early life-history stages influence the Gulf of Riga spring spawning herring (*Clupea harengus m.*) recruitment abundance. *Hydrobiologia*, 767(1):125–135. doi:10.1007/s10750-015-2486-8.
- Austen, G.E., Bindemann, M., Griffiths, R.A. & Roberts, D.L. 2016. Species identification by experts and non-experts: comparing images from field guides. *Scientific Reports*, 6(1):1–7. doi:10.1038/srep33634.
- Barnett, A.J., Finlay, K. & Beisner, B.E. 2007. Functional diversity of crustacean zooplankton communities: towards a trait-based classification. *Freshwater Biology*, 52(5):796–813. doi:10.1111/j.1365-2427.2007.01733.x.
- Barton, A.D., Pershing, A.J., Litchman, E., Record, N.R., Edwards, K.F., Finkel, Z.V., Kiørboe, T. & Ward, B.a. 2013. The biogeography of marine plankton traits. *Ecology Letters*, 16(4):522–534. doi:10.1111/ele.12063.
- Bedford, J., Johns, D., Greenstreet, S. & McQuatters-Gollop, A. 2018. Plankton as prevailing conditions: A surveillance role for plankton indicators within the Marine Strategy Framework Directive. *Marine Policy*, 89:109–115. doi:10.1016/j.marpol.2017.12.021.
- Bergström, S., Alexandersson, H., Carlsson, B., Josefsson, W., Karlsson, K.-G. & Westring, G. 2001. Climate and hydrology of the Baltic Basin. In *A systems analysis of the Baltic Sea*: 75–112. Springer.
- Berzins, B. 1960. Rotatoria (iii): Monogonata: Ploima: Brachionidae: *Keratella*. doi:10.17895/ices.pub.5011.
- Beyrend-Dur, D., Souissi, S., Devreker, D., Winkler, G. & Hwang, J.-S. 2009. Life cycle traits of two transatlantic populations of *Eurytemora affinis* (Copepoda: Calanoida): salinity effects. *Journal of plankton Research*, 31(7):713–728. doi:10.1093/plankt/fbp020.
- Bickford, D., Lohman, D.J., Sodhi, N.S., Ng, P.K., Meier, R., Winker, K., Ingram, K.K. & Das, I. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in ecology & evolution*, 22(3):148–155. doi:10.1016/j.tree.2006.11.004.

- Broman, E., Brūsin, M., Dopson, M. & Hylander, S. 2015. Oxygenation of anoxic sediments triggers hatching of zooplankton eggs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1817):2015–2025. doi:10.1098/rspb.2015.2025.
- Brun, P., Payne, M.R. & Kiørboe, T. 2017. A trait database for marine copepods. *Earth Syst Sci Data*, 9(1):99–113. doi:10.5194/essd-9-99-2017.
- Bucklin, A. 2000. Methods for population genetic analysis of zooplankton. In *ICES zooplankton methodology manual*: 533–570. Elsevier.
- Burckhardt, R., Schumann, R. & Bochert, R. 1997. Feeding biology of the pelagic larvae of *Marenzelleria* cf. *viridis* (Polychaeta: Spionidae) from the Baltic Sea. *Aquatic Ecology*, 31(2):149–162. doi:10.1023/A:1009947320273.
- Cabrol, J., Tremblay, R. & Winkler, G. 2016. Living across an estuarine transition zone: ecophysiological response of the cryptic species complex, *Eurytemora affinis* (Copepoda). *American Geophysical Union*, 2016:CT24B–0169. doi:10.13140/RG.2.1.1111.5288.
- Cabrol, J., Winkler, G. & Tremblay, R. 2015. Physiological condition and differential feeding behaviour in the cryptic species complex *Eurytemora affinis* in the St Lawrence estuary. *Journal of Plankton Research*, 37(2):372–387. doi:10.1093/plankt/fbu111.
- Calbet, A. 2008. The trophic roles of microzooplankton in marine systems. *ICES Journal of Marine Science*, 65:325–331. doi:10.1093/icesjms/fsn013.
- Carman, R., Aigars, J. & Larsen, B. 1996. Carbon and nutrient geochemistry of the surface sediments of the Gulf of Riga, Baltic Sea. *Marine Geology*, 134(1-2):57–76. doi:10.1016/0025-3227(96)00033-3.
- Carmona, C.P., De Bello, F., Mason, N.W. & Lepš, J. 2016. Traits without borders: integrating functional diversity across scales. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(5):382–394. doi:10.1016/j.tree.2016.02.003.
- Chapin, F.S.I., Reynolds, H.L., D'Antonio, C.M. & Eckhart, V.M. 1996. The functional role of species in terrestrial ecosystems. In B. Walker & W. Steffen (eds.), *Global Change and Terrestrial Ecosystems*: 403–428. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Chiba, S., Batten, S., Martin, C.S., Ivory, S., Miloslavich, P. & Weatherdon, L.V. 2018. Zooplankton monitoring to contribute towards addressing global biodiversity conservation challenges. *Journal of Plankton Research*, 40(5):509–518. doi:10.1093/plankt/fby030.
- Colombet, J., Fuster, M., Billard, H. & Sime-Ngando, T. 2020. Femtoplankton: What's new? *Viruses*, 12(8):881. doi:10.3390/v12080881.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199(4335):1302–1310.
- De Smet, W.H. 1998. Preparation of rotifer trophi for light and scanning electron microscopy. *Hydrobiologia*, 387:117–121. doi:10.1023/A:1017053518665.
- Dippner, J.W., Kornilovs, G. & Sidrevics, L. 2000. Long-term variability of mesozooplankton in the Central Baltic Sea. *Journal of Marine Systems*, 25:23–31. doi:10.1016/S0924-7963(00)00006-3.
- Dunne, J.A., Williams, R.J., Martinez, N.D., Wood, R.A. & Erwin, D.H. 2008. Compilation and network analyses of cambrian food webs. *PLoS biology*, 6(4):e102. doi:10.1371/journal.pbio.0060102.
- Egloff, D.A., Fofonoff, P.W. & Onbé, T. 1997. Reproductive biology of marine cladocerans. *Advances in Marine Biology*, 31:79–167. doi:10.1016/S0065-2881(08)60222-9.
- Einberg, H., Klais, R., Rubene, G., Kornilovs, G., Putnis, I. & Ojaveer, H. 2019. Multidecadal dynamics of the Arctic copepod *Limnocalanus macrurus* in relation to environmental variability in the Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 76(7):2427–2436. doi:10.1093/icesjms/fsz101.
- Einberg, H., Klais-Peets, R., Põllumäe, A. & Ojaveer, H. 2020. Taxon-specific prey response to the invasion of a pelagic invertebrate predator, revealed by comparison of pre-and post-invasion time series. *Journal of Plankton Research*, 42(6):714–726. doi:10.1093/plankt/fbaa048.
- Einsle, U. 1993. *Crustacea: Copepoda: Calanoida und Cyclopoida*. Stuttgart: Fischer.
- Finkel, Z.V., Beardall, J., Flynn, K.J., Quigg, A., Rees, T.A.V. & Raven, J.a. 2010. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research*, 32(1):119–137. doi:10.1093/plankt/fbp098.
- Forster, J. & Hirst, A.G. 2012. The temperature-size rule emerges from ontogenetic differences between growth and development rates. *Functional Ecology*, 26(2):483–492. doi:10.1111/j.1365-2435.2011.01958.x.

- Gamfeldt, L., Lefcheck, J.S., Byrnes, J.E., Cardinale, B.J., Duffy, J.E. & Griffin, J.N. 2015. Marine biodiversity and ecosystem functioning: What's known and what's next? *Oikos*, 124(3):252–265. doi:10.1111/oik.01549.
- García, C.E., Nandini, S. & Sarma, S. 2011. Demographic characteristics of the copepod *Acanthocyclops americanus* (Sars, 1863)(Copepoda: Cyclopoida) fed mixed algal (*Scenedesmus acutus*)-rotifer (*Brachionus havanaensis*) diet. *Hydrobiologia*, 666(1):59–69. doi:10.1007/s10750-010-0209-8.
- Gasiūnaitė, Z.R. 2000. Coupling of the limnetic and brackishwater plankton crustaceans in the curonian lagoon (Baltic Sea). *International Review of Hydrobiology*, 85(5-6):653–661. doi:10.1002/1522-2632(200011)85:5/6<653::AID-IROH653>3.0.CO;2-W.
- Gaston, K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405(6783):220–227. doi:10.1038/35012228.
- Gentsch, E., Kreibich, T., Hagen, W. & Niehoff, B. 2009. Dietary shifts in the copepod *Temora longicornis* during spring: evidence from stable isotope signatures, fatty acid biomarkers and feeding experiments. *Journal of Plankton Research*, 31(1):45–60. doi:10.1093/plankt/fbn097.
- Gilbert, J.J. & Schröder, T. 2004. Rotifers from diapausing , fertilized eggs : Unique features and emergence. *Limnology And Oceanography*, 49(4):1341–1354. doi:10.4319/lo.2004.49.4.art2.1341.
- Gomes, L.F., Pereira, H.R., Gomes, A.C.A.M., Vieira, M.C., Martins, P.R., Roitman, I. & Vieira, L.C.G. 2019. Zooplankton functional-approach studies in continental aquatic environments: a systematic review. *Aquat Ecol*, 8. doi:10.1007/s10452-019-09682-8.
- Gorokhova, E., El-Shehaw, R., Lehtiniemi, M. & Garbaras, A. 2021. How Copepods Can Eat Toxins Without Getting Sick: Gut Bacteria Help Zooplankton to Feed in Cyanobacteria Blooms. *Frontiers in Microbiology*, 11:589816. doi:10.3389/fmicb.2020.589816.
- Gorokhova, E., Fagerberg, T. & Hansson, S. 2004. Predation by herring (*Clupea harengus*) and sprat (*Sprattus sprattus*) on *Cercopagis pengoi* in a western Baltic Sea bay. *ICES Journal of Marine Science*, 61(6):959–965. doi:10.1016/j.icesjms.2004.06.016.
- Gorokhova, E., Lehtiniemi, M. & Motwani, N.H. 2013. Trade-Offs between Predation Risk and Growth Benefits in the Copepod *Eurytemora affinis* with Contrasting Pigmentation. *PLoS ONE*, 8(8). doi:10.1371/journal.pone.0071385.
- Gorokhova, E., Lehtiniemi, M., Postel, L., Rubene, G. & Amid, C. 2016. Indicator Properties of Baltic Zooplankton for Classification of Environmental Status within Marine Strategy Framework Directive. *PloS ONE*, 11(7):1–26. doi:10.1371/journal.pone.0158326.
- Gower, J.C. 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, 27:857–874. doi:10.2307/2528823.
- Gravel, D., Massol, F. & Leibold, M.A. 2016. Stability and complexity in model meta-ecosystems. *Nature Communications*, 7(1):12457. doi:10.1038/ncomms12457.
- Grigorovich, I.A., MacIsaac, H.J., Rivier, I.K., Aladin, N.V. & Panov, V.E. 2000. Comparative biology of the predatory cladoceran *Cercopagis pengoi* from Lake Ontario, Baltic Sea and Caspian Sea. *Archiv für Hydrobiologie*, 149(1):23–50. doi:10.1127/archiv-hydrobiol/149/2000/23.
- Hairton, N.G. 1996. Zooplankton egg banks as biotic reservoirs in changing environments. *Limnology and Oceanography*, 41(5):1087–1092. doi:10.4319/lo.1996.41.5.1087.
- Hamilton, A.J. 2005. Species diversity or biodiversity? *Journal of Environmental Management*, 75(1):89–92. doi:10.1016/j.jenvman.2004.11.012.
- Hänninen, J., Vuorinen, I. & Hjelt, P. 2000. Climatic factors in the atlantic control the oceanographic and ecological changes in the Baltic Sea. *Limnology and Oceanography*, 45(3):703–710. doi:10.4319/lo.2000.45.3.0703.
- Hansen, B., Bjornsen, P.K. & Hansen, P.J. 1994. The size ratio between planktonic predators and their prey. *Limnology and Oceanography*, 39(2):395–403. doi:10.4319/lo.1994.39.2.0395.
- Hébert, M.-P. & Beisner, B.E. 2020. Functional trait approaches for the study of metazooplankton ecology. In M.A. Teodósio & A.B. Barbosa (eds.), *Zooplankton Ecology*: 3–27. Boca Raton, FL, USA: CRC Press Taylor & Francis Group.
- Hébert, M.P., Beisner, B.E. & Maranger, R. 2017. Linking zooplankton communities to ecosystem functioning: Toward an effect-Trait framework. *Journal of Plankton Research*, 39(1):3–12. doi:10.1093/plankt/fbw068.
- HELCOM. 2017. Manual for Marine Monitoring in the COMBINE prog-

- ramme of HELCOM. [url:https://helcom.fi/media/publications/Manual-for-Marine-Monitoring-in-the-COMBINE-Programme-of-HELCOM.pdf](https://helcom.fi/media/publications/Manual-for-Marine-Monitoring-in-the-COMBINE-Programme-of-HELCOM.pdf).
- HELCOM. 2018. Trend in arrival of new non-indigenous species. HELCOM core indicator report. [url:https://helcom.fi/wp-content/uploads/2019/08/Trends-in-arrival-of-new-non-indigenous-species-HELCOM-core-indicator-2018.pdf](https://helcom.fi/wp-content/uploads/2019/08/Trends-in-arrival-of-new-non-indigenous-species-HELCOM-core-indicator-2018.pdf).
- HELCOM. 2018. Zooplankton mean size and total stock. HELCOM core indicator report. [url:https://helcom.fi/media/core%20indicators/Zooplankton-mean-size-and-total-stock-HELCOM-core-indicator-2018.pdf](https://helcom.fi/media/core%20indicators/Zooplankton-mean-size-and-total-stock-HELCOM-core-indicator-2018.pdf).
- Helenius, L.K., Leskinen, E., Lehtonen, H. & Nurminen, L. 2017. Spatial patterns of littoral zooplankton assemblages along a salinity gradient in a brackish Sea: A functional diversity perspective. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 198:400–412. doi:10.1016/j.ecss.2016.08.031.
- Hennig, C. 2020. fpc: Flexible procedures for clustering. [url:https://CRAN.R-project.org/package=fpc](https://CRAN.R-project.org/package=fpc). R package version 2.2-8.
- Hernroth, L. & Viljamaa, H. 1979. Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. mesozooplankton biomass assessment. *Publication-Baltic Marine Biologists BMB (Sweden). no. 6*.
- Heydari, M., Omidipour, R. & Greenlee, J. 2020. Biodiversity, a review of the concept, measurement, opportunities, and challenges. *Journal of Wildlife and Biodiversity*. doi:10.22120/JWB.2020.123209.1124.
- Hill, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54(2):427–432. doi:10.2307/1934352.
- Hoaglin, D.C., Iglewicz, B. & Tukey, J.W. 1986. Performance of some resistant rules for outlier labeling. *Journal of the American Statistical Association*, 81(396):991–999. doi:10.1080/01621459.1986.10478363.
- Holliland, P.B., Holmborn, T. & Gorokhova, E. 2012. Assessing diet of the non-indigenous predatory cladoceran *Cercopagis pengoi* using stable isotopes. *Journal of Plankton Research*, 34(5):376–387. doi:10.1093/plankt/fbs008.
- Hollowday, E. 2002. Family synchaetidae hudson & gosse, 1886. In T. Nograndy & H. Segers (eds.), *Guides to the Identification of the Microinvertebrates. ROTIFERA. Volume 6*: 87–264. Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers.
- ICES. 2018. Baltic Fisheries Assessment Working Group (WGBFAS), 6–13 April 2018, ICES HQ, Copenhagen, Denmark. [url:https://www.ices.dk/sites/pub/Publication%20Reports/Expert%20Group%20Report/acom/2018/WGBFAS/01%20WGBFAS%20Report%202018.pdf](https://www.ices.dk/sites/pub/Publication%20Reports/Expert%20Group%20Report/acom/2018/WGBFAS/01%20WGBFAS%20Report%202018.pdf).
- ICES. 2021. ICES ID Leaflets for Plankton. [url:https://www.ices.dk/Science/publications/Pages/ID\\_leaflets\\_plankton.aspx](https://www.ices.dk/Science/publications/Pages/ID_leaflets_plankton.aspx).
- Ikauniece, A. 2001. Long-term abundance dynamics of coastal zooplankton in the Gulf of Riga. *Environmental International*, 26:175–181. doi:10.1016/S0160-4120(00)00094-5.
- Jansson, A., Klais-Peets, R., Grinienė, E., Rubene, G., Semenova, A., Lewandowska, A. & Engström-Öst, J. 2020. Functional shifts in estuarine zooplankton in response to climate variability. *Ecology and Evolution*, 10(20):11591–11606. doi:10.1002/ece3.6793.
- Jernberg, S., Lehtiniemi, M. & Uusitalo, L. 2017. Evaluating zooplankton indicators using signal detection theory. *Ecological Indicators*, 77:14–22. doi:10.1016/j.ecolind.2017.01.038.
- Johansson, M., Gorokhova, E. & Larsson, U.L.F. 2004. Annual variability in ciliate community structure, potential prey and predators in the open northern Baltic Sea proper. *Journal of Plankton Research*, 26(1):67–80. doi:10.1093/plankt/fbg115.
- Johansson, S. 1992. Regulating factors for coastal zooplankton community structure in the northern Baltic Proper. Doctoral thesis, Stockholm University.
- Jónasdóttir, S. 2019. Fatty Acid Profiles and Production in Marine Phytoplankton. *Marine Drugs*, 17(3):151. doi:10.3390/md17030151.
- Jurgensone, I., Carstensen, J., Ikauniece, A. & Kalveka, B. 2011. Long-term Changes and Controlling Factors of Phytoplankton Community in the Gulf of Riga (Baltic Sea). *Estuaries and Coasts*, 34:1205–1219. doi:10.1007/s12237-011-9402-x.
- Kahru, M., Nõmmann, S., Simm, M. & Vilbaste, K. 1986. Plankton distributions and processes in the Baltic boundary zones. In J. Nihoul (ed.), *Marine Interfaces Ecohydrodynamics*: 273–294. Oxford, UK: Elsevier.



- Kane, D.D., Gannon, J.E. & Culver, D.A. 2004. The status of *Limnocalanus macrurus* (Copepoda: Calanoida: Centropagidae) in Lake Erie. *Journal of Great Lakes Research*, 30(1):22–30. doi:10.1016/S0380-1330(04)70326-3.
- Kankaala, P. 1983. Resting eggs, seasonal dynamics, and production of *Bosmina longispina maritima* (P.E.Miiller)(Cladocera) in the northern Baltic proper. 5(1):53–69. doi:10.1093/plankt/5.1.53.
- Katajisto, T. 2004. Effects of anoxia and hypoxia on the dormancy and survival of subitaneous eggs of *acartia bifilosa* (copepoda: Calanoida). *Marine Biology*, 145(4):751–757. doi:10.1007/s00227-004-1361-3.
- Katajisto, T. 2006. Benthic resting eggs in the life cycles of calanoid copepods in the northern Baltic Sea. Academic dissertation, University of Helsinki.
- Katajisto, T., Viitasalo, M. & Koski, M. 1998. Seasonal occurrence and hatching of calanoid eggs in sediments of the northern Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 163:133–143. doi:http://www.int-res.com/abstracts/meps/v163/p133-143/.
- Katechakis, A. & Stibor, H. 2004. Feeding selectivities of the marine cladocerans *Penilia avirostris*, *Podon intermedius* and *Evadne nordmanni*. *Marine Biology*, 145:529–539. doi:10.1007/s00227-004-1347-1.
- Kembel, S., Cowan, P., Helmus, M., Cornwell, W., Morlon, H., Ackerly, D., Blomberg, S. & Webb, C. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. url:https://cran.r-project.org/web/packages/picante/index.html.
- Kenitz, K.M., Visser, A.W., Mariani, P. & Andersen, K.H. 2017. Seasonal succession in zooplankton feeding traits reveals trophic trait coupling. *Limnology and Oceanography*, 62(3):1184–1197. doi:10.1002/lno.10494.
- Kjørboe, T. 2008. Introduction. In *A Mechanistic Approach to Plankton Ecology*. Princeton: Princeton University Press.
- Kjørboe, T. 2011. How zooplankton feed: Mechanisms, traits and trade-offs. *Biological Reviews*, 86(2):311–339. doi:10.1111/j.1469-185X.2010.00148.x.
- Kjørboe, T., Visser, A. & Andersen, K.H. 2018. A trait-based approach to ocean ecology. *ICES Journal of Marine Science*, 75(6):1849–1863. doi:10.1093/icesjms/fsy090.
- Kornilovs, G., Möllmann, C., Sidrevics, L. & Berzinsh, V. 2004. Fish predation modified climate-induced long-term trends of mesozooplankton in a semi-enclosed coastal gulf. url:https://www.ices.dk/sites/pub/CM%20Documents/2004/L/L1304.pdf. *ICES CM 2004/L:13*.
- Korpinen, S., Uusitalo, L., Nordström, M.C., Dierking, J., Tomczak, M.T., Haldin, J., Opitz, S., Bonsdorff, E. & Neuenfeldt, S. 2022. Food web assessments in the baltic sea: Models bridging the gap between indicators and policy needs. *Ambio*, pages 1–11. doi:10.1007/s13280-021-01692-x.
- Kortsch, S., Frelat, R., Pecuchet, L., Olivier, P., Putnis, I., Bonsdorff, E., Ojaveer, H., Jurgensone, I., Strāķe, S., Rubene, G., Krūze, Ē. & Nordström, M.C. 2021. Disentangling temporal food web dynamics facilitates understanding of ecosystem functioning. *J Anim Ecol*, 90(5):1205–1216. doi:10.1111/1365-2656.13447.
- Kotta, J., Kotta, I., Simm, M., Lankov, A., Lauringson, V., Pöllumäe, A. & Ojaveer, H. 2006. Ecological consequences of biological invasions: three invertebrate case studies in the north-eastern Baltic Sea. *Helgoland Marine Research*, 60(2):106. doi:10.1007/s10152-006-0027-6.
- Kotta, J., Kotta, I., Simm, M. & Pöllupüü, M. 2009. Separate and interactive effects of eutrophication and climate variables on the ecosystem elements of the Gulf of Riga. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 84(4):509–518. doi:10.1016/j.ecss.2009.07.014.
- Kotta, J., Lauringson, V., Martin, G., Simm, M., Kotta, I., Herkül, K. & Ojaveer, H. 2008. Gulf of Riga and Pärnu Bay. In U. Schiewer (ed.), *Ecology of Baltic Coastal Waters*: 217–243. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Kutikova, L. 1970. *Rotifers of the USSR Fauna [in Russian: Коловратки фауны СССР]*. Leningrad: Nauka. 744 p.
- Labuce, A., Dimante-Deimantovica, I., Tunens, J. & Strake, S. 2020a. Correction to: Zooplankton indicator-based assessment in relation to site location and abiotic factors: a case study from the Gulf of Riga. *Environmental Monitoring and Assessment*, 192(7):1–2. doi:10.1007/s10661-020-08380-5.
- Labuce, A., Dimante-Deimantoviča, I., Tunēns, J. & Strāķe, S. 2020b. Zooplankton indicator-based assessment in relation to site location and abiotic factors: a case study from the Gulf of Riga. *Environmental Monitoring and Assessment*, 192(2):147. doi:10.1007/s10661-020-8113-9.
- Labuce, A., Ikauniece, A., Jurgensone, I. & Aigars, J. 2021. Environmental impacts on zooplankton functional diversity in brackish semi-enclosed gulf. *Water*, 13(14):1881. doi:10.3390/w13141881.



- Labuce, A., Ikaunieca, A., Strāķe, S. & Souissi, A. 2018. Survey of Presence of Non-Indigenous *Eurytemora carolleeae* in the Gulf of Riga (Baltic Sea) Five Years after its First Discovery. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences. Section B. Natural, Exact, and Applied Sciences*, 72(4). doi:10.2478/prolas-2018-0032.
- Labuce, A. & Strāķe, S. 2017. An overview of *Synchaeta* Ehrenberg, 1832 (Rotifera: Monogononta: Synchaetidae) species in the Eastern Gotland Basin, Baltic Sea, with complementary characteristics for the trophi of *S.fennica* Rousselet, 1902 and *S.monopus* Plate, 1889. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences*, 66(3):287. doi:10.3176/proc.2017.3.06.
- Labuce, A., Strāķe, S. & Dimante-Deimantovica, I. 2020c. *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) (Copepoda, Calanoida) in the Gulf of Riga, Baltic Sea — elemental composition and diurnal vertical migration. *Crustaceana*, 93(3-5):447–466. doi:10.1163/15685403-00003977.
- Laliberté, E. & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91:299–305. doi:10.1890/08-2244.1.
- Laliberté, E., Legendre, P. & Shipley, B. 2014. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. url:<https://search.r-project.org/CRAN/refmans/FD/html/FD-package.html>. R package version 1.0-12.
- Lalli, C. & Parsons, T.R. 1997. *Biological oceanography: an introduction*. Oxford: Elsevier.
- Landi, P., Minoarivelo, H.O., Brännström, Å., Hui, C. & Dieckmann, U. 2018. Complexity and stability of adaptive ecological networks: a survey of the theory in community ecology. *Systems analysis approach for complex global challenges*, pages 209–248. doi:10.1007/978-3-319-71486-8\_2.
- Lavorel, S. & Garnier, E. 2002. Predicting Changes in Community Composition and Ecosystem Functioning from Plant Traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5):545–556. doi:10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x.
- Lê, S., Josse, J. & Husson, F. 2008. FactoMineR: A package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software*, 25(1):1–18. doi:10.18637/jss.v025.i01.
- Lee, C.E. 2000. Global phylogeography of a cryptic copepod species complex and reproductive isolation between genetically proximate “populations”. *Evolution*, 54(6):2014–2027.
- Lee, C.E. & Frost, B.W. 2002. Morphological stasis in the *Eurytemora affinis* species complex (Copepoda: Temoridae). *Hydrobiologia*, 480:111–128. doi:10.1023/A:1021293203512.
- Lee, C.E. & Petersen, C.H. 2003. Effects of developmental acclimation on adult salinity tolerance in the freshwater-invading copepod *Eurytemora affinis*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 76(3):296–301. doi:10.1086/375433.
- Lindley, J. 1990. Distribution of overwintering calanoid copepod eggs in sea-bed sediments around southern Britain. *Marine Biology*, 104(2):209–217. doi:10.1007/BF01313260.
- Line, R. & Sidrevics, L. 1995. Zooplankton of the Gulf of Riga. In E. Ojaveer (ed.), *Ecosystem of the Gulf of Riga between 1920 and 1990*: 175–186. Tallinn: Estonian Academy Publishers.
- Lips, U., Zhurbas, V., Skudra, M. & Väli, G. 2016. A numerical study of circulation in the Gulf of Riga, Baltic Sea. Part I: Whole-basin gyres and mean currents. *Continental Shelf Research*, 112:1–13. doi:10.1016/j.csr.2015.11.008.
- Litchman, E. & Klausmeier, C.A. 2008. Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1):615–639. doi:10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173549.
- Litchman, E., Ohman, M.D. & Kiørboe, T. 2013. Trait-based approaches to zooplankton communities. *Journal of Plankton Research*, 35:473–484. doi:10.1093/plankt/fbt019.
- Livdāne, L., Putnis, I., Rubene, G., Elferts, D. & Ikaunieca, A. 2016. Baltic herring prey selectively on older copepodites of *Eurytemora affinis* and *Limnocalanus macrurus* in the Gulf of Riga. *Oceanologia*, 58(1):46–53. doi:10.1016/j.oceano.2015.09.001.
- Lokko, K., Virro, T. & Kotta, J. 2014. Taxonomic composition of zooplankton in fresh and brackish waters of Estonia, a Baltic province ecoregion of Europe. 63:242–261. doi:10.3176/eco.2014.4.04.
- Lokko, K., Virro, T. & Kotta, J. 2017. Seasonal variability in the structure and functional diversity of psammic rotifer communities: role of environmental parameters. *Hydrobiologia*, 796(1):287–307. doi:10.1007/s10750-016-2923-3.

- MacArthur, R. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *ecology*, 36(3):533–536. doi:[10.2307/1929601](https://doi.org/10.2307/1929601).
- Madhupratap, M., Nehring, S. & Lenz, J. 1996. Resting eggs of zooplankton (Copepoda and Cladocera) from the Kiel Bay and adjacent waters (southwestern Baltic). *Marine Biology*, 125:77–87. doi:[10.1007/BF00350762](https://doi.org/10.1007/BF00350762).
- Magnus, A., Aschan, M., Certain, G., Dolgov, A., Greenacre, M., Johannesen, E., Planque, B. & Primicerio, R. 2014. Functional diversity of the Barents Sea fish community. *Marine Ecology Progress Series*, 495:205–218. doi:[10.3354/meps10558](https://doi.org/10.3354/meps10558).
- Marcus, N.H. 1990. Calanoid copepod, cladoceran, and rotifer eggs in Sea-bottom sediments of northern Californian coastal waters: identification, occurrence and hatching. *Marine Biology*, 105:413–418. doi:[10.1007/BF01316312](https://doi.org/10.1007/BF01316312).
- Marcus, N.H., Lutz, R., Burnett, W. & Cable, P. 1994. Age, viability, and vertical distribution of zooplankton resting eggs from an anoxic basin: evidence of an egg bank. *Limnology and Oceanography*, 39(1):154–158. doi:[10.4319/lo.1994.39.1.0154](https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.1.0154).
- Martini, S., Larras, F., Boyé, A., Faure, E., Aberle, N., Archambault, P., Bacouillard, L., Beisner, B.E., Bittner, L., Castella, E. *et al.* 2021. Functional trait-based approaches as a common framework for aquatic ecologists. *Limnology and Oceanography*, 66(3):965–994. doi:[10.1002/lno.11655](https://doi.org/10.1002/lno.11655).
- Mason, N., Mouillot, D., Lee, W. & Wilson, J. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 1:112–118. doi:[10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x](https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x).
- Mason, N.W., de Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S. & Dray, S. 2013. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science*, 24(5):794–806. doi:[10.1111/jvs.12013](https://doi.org/10.1111/jvs.12013).
- Mauchline, J. 1988. Egg and brood sizes of oceanic pelagic crustaceans. *Marine Ecology Progress Series*, 43:251–258. doi:[10.3354/meps043251](https://doi.org/10.3354/meps043251).
- McCann, K.S. 2000. The diversity–stability debate. *Nature*, 405(6783):228–233. ISSN 0028-0836. doi:[10.1038/35012234](https://doi.org/10.1038/35012234).
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(4):178–185. doi:[10.1016/j.tree.2006.02.002](https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002).
- McManus, M.A. & Woodson, C.B. 2012. Plankton distribution and ocean dispersal. *Journal of Experimental Biology*, 215(6):1008–1016. doi:[10.1242/jeb.059014](https://doi.org/10.1242/jeb.059014).
- McQuatters-Gollop, A., Atkinson, A., Aubert, A., Bedford, J., Best, M., Bresnan, E., Cook, K., Devlin, M., Gowen, R., Johns, D.G. *et al.* 2019. Plankton lifeforms as a biodiversity indicator for regional-scale assessment of pelagic habitats for policy. *Ecological Indicators*, 101:913–925. doi:[10.1016/j.ecolind.2019.02.010](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.02.010).
- Menge, B.A. & Olson, A.M. 1990. Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *Trends Ecol Evol*, 5(2):52–57. doi:[10.1016/0169-5347\(90\)90048-I](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90048-I).
- Miller, D.D. & Marcus, N.H. 1994. The effects of salinity and temperature on the density and sinking velocity of eggs of the calanoid copepod *Acartia tonsa* Dana. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 179(2):235–252. doi:[10.1016/0022-0981\(94\)90117-1](https://doi.org/10.1016/0022-0981(94)90117-1).
- Mironova, E.I., Telesh, I.V. & Skarlato, S.O. 2008. Biodiversity of microzooplankton (ciliates and rotifers) in the Baltic Sea. *US/EU-Baltic International Symposium: Ocean Observations, Ecosystem-Based Management and Forecasting - Provisional Symposium Proceedings, Baltic*, pages 1–5. doi:[10.1109/BALTIC.2008.4625505](https://doi.org/10.1109/BALTIC.2008.4625505).
- Möllmann, C. & Diekmann, R. 2012. Marine ecosystem regime shifts induced by climate and overfishing: a review for the Northern Hemisphere. *Advances in Ecological Research*, 47:303–347. doi:[10.1016/B978-0-12-398315-2.00004-1](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-398315-2.00004-1).
- Möllmann, C., Kornilovs, G., Fetter, M. & Köster, F.W. 2005. Climate, zooplankton, and pelagic fish growth in the central Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 62(7):1270–1280. doi:[10.1016/j.icesjms.2005.04.021](https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.04.021).
- Montoya, J.M., Pimm, S.L. & Solé, R.V. 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature*, 442(7100):259–264. doi:[10.1038/nature04927](https://doi.org/10.1038/nature04927).
- Motwani, N.H., Duberg, J., Svedén, J.B. & Gorokhova, E. 2018. Grazing on cyanobacteria and transfer of diazotrophic nitrogen to zooplankton in the Baltic Sea. *Limnology and Oceanography*, 63(2):672–686. doi:[10.1002/lno.10659](https://doi.org/10.1002/lno.10659).

- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W. & Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4):867–876. doi:10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x.
- Mouillot, D., Graham, N.A., Villéger, S., Mason, N.W. & Bellwood, D.R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol Evol*, 28(3):167–177. doi:10.1016/j.tree.2012.10.004.
- Musialik-Koszarowska, M., Dzierzbicka-Głowacka, L. & Weydmann, A. 2019. Influence of environmental factors on the population dynamics of key zooplankton species in the Gulf of Gdańsk (southern Baltic Sea). *Oceanologia*, 61(1):17–25. doi:10.1016/j.oceano.2018.06.001.
- Möllmann, C., Diekmann, R., Müller-Karulis, B., Kornilovs, G., Plikshs, M. & Axe, P. 2009. Reorganization of a large marine ecosystem due to atmospheric and anthropogenic pressure: a discontinuous regime shift in the central Baltic Sea. *Global Change Biol*, 15(6):1377–1393. doi:10.1111/j.1365-2486.2008.01814.x.
- Naeem, S., Thompson, L.J., Lawler, S.P., Lawton, J.H. & Woodfin, R.M. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 368(6473):734–737. doi:10.1038/368734a0.
- Nielsen, T. & Hansen, P. 1999. Dyreplankton i danske farvande. Roskilde: Denne publikation er Svanemærket. Technical Report.
- Obertegger, U., Braioni, M.G., Arrighetti, G. & Flaim, G. 2006. Trophi morphology and its usefulness for identification of formalin-preserved species of *Synchaeta* Ehrenberg, 1832 (Rotifera: Monogononta: Synchaetidae). *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology*, 245(2):109–120. doi:10.1016/j.jcz.2006.05.005.
- Odum, E. 1953. *Fundamentals of ecology*. xii, 387 pp. Philadelphia: W. B. Saunders Co.
- Ojaveer, E. 2017. Life in the Baltic Sea. In E. Ojaveer (ed.), *Ecosystems and living resources of the Baltic Sea: their assessment and management*: 49–208. Cham, Switzerland: Springer. doi:10.1007/978-3-319-53010-9\_3.
- Ojaveer, E., Lumberg, A. & Ojaveer, H. 1998. Highlights of zooplankton dynamics in Estonian waters (Baltic Sea). *ICES Journal of Marine Science*, 55:748–755. doi:10.1006/jmsc.1998.0393.
- Ojaveer, H., Jaanus, A., Mackenzie, B.R., Martin, G., Olenin, S., Radziejewska, T., Telesh, I., Zettler, M.L. & Zaiko, A. 2010. Status of biodiversity in the Baltic Sea. *PloS one*, 5(9):e12467. doi:10.1371/journal.pone.0012467.
- Ojaveer, H., Kotta, J., Põllumäe, A., Põllupüü, M., Jaanus, A. & Vetemaa, M. 2011. Alien species in a brackish water temperate ecosystem: Annual-scale dynamics in response to environmental variability. *Environ Res*, 111(7):933–942. doi:10.1016/j.envres.2011.03.002.
- Ojaveer, H., Lankov, A., Eero, M., Kotta, J., Kotta, I. & Lumberg, A. 1999. Changes in the ecosystem of the Gulf of Riga from the 1970s to the 1990s. *ICES Journal of Marine Science*. doi:10.1006/jmsc.1999.0609.
- Ojaveer, H., Lankov, A., Teder, M., Simm, M. & Klais, R. 2017. Feeding patterns of dominating small pelagic fish in the Gulf of Riga, Baltic Sea. *Hydrobiologia*, 792(1):331–344. doi:10.1007/s10750-016-3071-5.
- Ojaveer, H., Simm, M. & Lankov, A. 2004. Population dynamics and ecological impact of the non-indigenous *Cercopagis pengoi* in the Gulf of Riga (Baltic Sea). *Hydrobiologia*, 522(1):261–269. doi:10.1023/B:HYDR.0000029927.91756.41.
- Otto, S.A., Kadin, M., Casini, M., Torres, M.A. & Blenckner, T. 2018. A quantitative framework for selecting and validating food web indicators. *Ecological Indicators*, 84:619–631. doi:10.1016/j.ecolind.2017.05.045.
- Otto, S.A., Plonus, R., Funk, S. & Keth, A. 2020. Indperform: Evaluation of indicator performances for assessing ecosystem states. url:<https://saskiaotto.github.io/INDperform/>.
- Paerl, H.W. & Otten, T.G. 2013. Harmful cyanobacterial blooms: causes, consequences, and controls. *Microbial ecology*, 65(4):995–1010. doi:10.1007/s00248-012-0159-y.
- Pansch, C., Schlegel, P. & Havenhand, J. 2013. Larval development of the barnacle *Amphibalanus improvisus* responds variably but robustly to near-future ocean acidification. *ICES Journal of Marine Science*, 70(4):805–811. doi:10.1093/icesjms/fst092.
- Patterson, L.N., Harris, B.D. & Covi, J.A. 2020. Lack of dormancy to protect diversity: Decrease in diversity of active zooplankton community observed in lake with depauperate egg bank. *Science of The Total Environment*, 723:138074. doi:10.1016/j.scitotenv.2020.138074.
- Pecuchet, L., Lindegren, M., Kortsch, S., Calkiewicz, J., Jurgensone, I., Margonski, P., Otto, S.A., Putnis, I., Strāķe, S. & Nordström, M.C. 2020. Spatio-temporal dynamics of multi-trophic communities reveal ecosystem-wide functional reorganization. *Ecography*, 43(2):197–208. doi:10.1111/ecog.04643.

- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5:402–411. ISSN 11009233. doi:10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6):741–758. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x.
- Peters, J. 2006. Lipids in key copepod species of the Baltic Sea and North Sea – implications for life cycles, trophodynamics and food quality. Ph.D. thesis, Universität Bremen.
- Peterson, R.A. & Cavanaugh, J.E. 2019. Ordered quantile normalization: a semiparametric transformation built for the cross-validation era. *Journal of Applied Statistics*, pages 1–16.
- Pierson, J.J., Kimmel, D.G. & Roman, M.R. 2016. Temperature Impacts on *Eurytemora carolleeae* Size and Vital Rates in the Upper Chesapeake Bay in Winter. *Estuaries and Coasts*, 39:1122–1132. doi:10.1007/s12237-015-0063-z.
- Pitois, S.G., Graves, C.A., Close, H., Lynam, C., Scott, J., Tilbury, J., van der Kooij, J. & Culverhouse, P. 2021. A first approach to build and test the copepod mean size and total abundance (cmsta) ecological indicator using in-situ size measurements from the plankton imager (pi). *Ecological Indicators*, 123:107307. doi:10.1016/j.ecolind.2020.107307.
- Podani, J. 1999. Extending Gower's general coefficient of similarity to ordinal characters. *Taxon*, 48(2):331–340. doi:10.2307/1224438.
- Pomerleau, C., Sastri, a.R. & Beisner, B.E. 2015. Evaluation of functional trait diversity for marine zooplankton communities in the Northeast subarctic Pacific Ocean. *Journal of Plankton Research*, 37:712–726. doi:10.1093/plankt/fbv045.
- Prati, S., Henriksen, E.H., Smalås, A., Knudsen, R., Klemetsen, A., Sánchez-Hernández, J. & Amundsen, P.-A. 2021. The effect of inter-and intraspecific competition on individual and population niche widths: a four-decade study on two interacting salmonids. *Oikos*, 130(10):1679–1691. doi:10.1111/oik.08375.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. url:<https://www.R-project.org/>.
- Raby, D., Lagadeuc, Y., Dodson, J.J. & Mingelbier, M. 1994. Relationship between feeding and vertical distribution of bivalve larvae in stratified and mixed waters. *Marine Ecology Progress Series*, pages 275–284. doi:<https://www.jstor.org/stable/24842670>.
- Rao, C.R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical population biology*, 21(1):24–43.
- Revis, N., Castel, J. & Tackx, M. 1991. Some reflections on the structure of the mandibleplate of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida). *Hydrobiological Bulletin*, 25(1):45–50. doi:10.1007/BF02259588.
- Reynolds, C.S., Huszar, V., Kruk, C., Naselli-Flores, L. & Melo, S. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 24(5):417–428. doi:10.1093/plankt/24.5.417.
- Rivier, I.K. *et al.*. 1998. The predatory Cladocera (Onychopoda: Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae) and Leptodorida of the World. In H. Dumont (ed.), *Guides to the identification of the micro-invertebrates of the continental waters of the world*: 1–213. The Hague, the Netherlands: SPB Academic Pub.
- Rudstam, L., Hansson, S., Johansson, S. & Larsson, U. 1992. Dynamics of planktivory in a coastal area of the northern Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 80(2):159–173. doi:10.3354/meps080159.
- Ruttner-Kolisko, A. 1974. *Plankton Rotifers. Biology and Taxonomy*. Stuttgart, Germany: E.Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele U. Obermiller). 146 p.
- Schmidt, J., Möllmann, C., Temming, A., Herrmann, J.-P., Floeter, J., Sell, A. & St John, M.A. 2003. Unusual water mass advection affected Central Baltic key species 2: *Pseudocalanus* and the winter inflow. *GLOBEC International Newsletter*, 9(2):28–29.
- Schröder, T. 2005. Diapause in Monogonont Rotifers. *Hydrobiologia*, 546:291–306. doi:10.1007/s10750-005-4235-x.
- Schulz, J., Barz, K., Ayon, P., Ludtke, A., Zielinski, O., Mengedoht, D. & Hirche, H.-J. 2010. Imaging of plankton specimens with the lightframe on-sight keyspecies investigation (LOKI) system. *Journal of the European Optical Society: Rapid Publications*, 5:10017s. ISSN 1990-2573. doi:10.2971/jeos.2010.10017s.
- Schulz, J., Peck, M.A., Barz, K., Schmidt, O.J., Hansen, F.C., Peters, J., Renz, J., Dickmann, M., Mohrholz, V.,



- Dutz, J. & Hirche, H.-J. 2012. Spatial and temporal habitat partitioning by zooplankton in the Bornholm Basin (central Baltic Sea). *Progress in Oceanography*. doi:[10.1016/j.pocean.2012.07.002](https://doi.org/10.1016/j.pocean.2012.07.002).
- Schulze, E. & Mooney, H. 1994. *Biodiversity and ecosystem function*. Berlin, Heidelberg: Springer.
- Shannon, C.E. 1948. A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal*, 27(3):379–423. doi:[10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x](https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x).
- Simm, M., Kotta, J. & Jänes, H. 2014. Mean weight and total biomass of zooplankton as a core indicator of biodiversity of the Marine Strategy Framework Directive: an example of the Gulf of Riga. pages 232–241. doi:[10.3176/eco.2014.4.03](https://doi.org/10.3176/eco.2014.4.03).
- Simpson, E.H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*, 163(4148):688–688. doi:[10.1038/163688a0](https://doi.org/10.1038/163688a0).
- Skudra, M. & Lips, U. 2017. Characteristics and inter-annual changes in temperature, salinity and density distribution in the Gulf of Riga. *Oceanologia*, 59(1):37–48. doi:[10.1016/j.oceano.2016.07.001](https://doi.org/10.1016/j.oceano.2016.07.001).
- Snoeijs-Leijonmalm, P. 2017. Patterns of biodiversity. In P. Snoeijs-Leijonmalm, H. Schubert & T. Radziejewska (eds.), *Biological oceanography of the Baltic Sea*: 123–191. Dordrecht, The Netherlands: Springer.
- Snoeijs-Leijonmalm, P. & Andrén, E. 2017. Why is the Baltic Sea so special to live in? In P. Snoeijs-Leijonmalm, H. Schubert & T. Radziejewska (eds.), *Biological oceanography of the Baltic Sea*: 23–84. Dordrecht, The Netherlands: Springer.
- Sommer, U. & Sommer, F. 2006. Cladocerans versus copepods: the cause of contrasting top-down controls on freshwater and marine phytoplankton. *Oecologia*, 147:183–194. doi:[10.1007/s00442-005-0320-0](https://doi.org/10.1007/s00442-005-0320-0).
- Sopanen, S. 2008. The effect of temperature on the development and hatching of resting eggs of non-indigenous predatory cladoceran *Cercopagis pengoi* in the Gulf of Finland, Baltic Sea. *Marine Biology*, 154:99–108. doi:[10.1007/s00227-008-0903-5](https://doi.org/10.1007/s00227-008-0903-5).
- Sterner, R. 2009. Role of zooplankton in aquatic ecosystems. In G. Likens (ed.), *Encyclopedia of inland waters*: 678–688. Elsevier Inc.
- Stoecker, D.K. & Egloff, D.A. 1987. Predation by *Acartia tonsa* Dana on planktonic ciliates and rotifers. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 110(1):53–68. doi:[10.1016/0022-0981\(87\)90066-9](https://doi.org/10.1016/0022-0981(87)90066-9).
- Sukhikh, N., Souissi, A., Souissi, S. & Alekseev, V. 2013. Invasion of *Eurytemora* sibling species (Copepoda: Temoridae) from north America into the Baltic Sea and European Atlantic coast estuaries. *Journal of Natural History*, 47(5-12):753–767. doi:[10.1080/00222933.2012.716865](https://doi.org/10.1080/00222933.2012.716865).
- Swenson, N.G. 2014. *Use R! Functional and Phylogenetic Ecology in R*. New York, USA: Springer. doi:[10.1007/978-1-4614-9542-0](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-9542-0).
- Tang, K.W., Dam, H.G. & Feinberg, L.R. 1998. The relative importance of egg production rate, hatching success, hatching duration and egg sinking in population recruitment of two species of marine copepods. *Journal of Plankton Research*, 20(10):1971–1987. doi:[10.1093/plankt/20.10.1971](https://doi.org/10.1093/plankt/20.10.1971).
- Telesh, I. & Heerkloss, R. 2002. *Atlas of Estuarine Zooplankton of the Southern and Eastern Baltic Sea. Part I: Rotifera*. Hamburg, Germany: Verlag Dr. Kovač.
- Telesh, I. & Heerkloss, R. 2004. *Atlas of estuarine zooplankton of the southern and eastern Baltic Sea. Part II: Crustacea*. Hamburg, Germany: Verlag Dr. Kovač.
- Telesh, I., Postel, L., Heerkloss, R., Mironova, E. & Skarlato, S. 2009. Zooplankton of the Open Baltic Sea: Extended Atlas. BMB Publication No.21. 76. 251 p.
- Telesh, I., Skarlato, S., Kube, S., Telesh, I. & Schubert, H. 2015. *Zooplankton of the Baltic Sea: Introduction to the distant learning module*. Rostock & St.Petersburg: Universität Rostock. ISBN 978-3-86009-441-9.
- Telesh, I.V. 2004. Plankton of the Baltic estuarine ecosystems with emphasis on Neva Estuary: a review of present knowledge and Research perspectives. *Mar Pollut Bull*, 49(3):206–219. doi:[10.1016/j.marpolbul.2004.02.009](https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.02.009).
- Teodosio, M.A. & Barbosa, A.M.B. 2020. *Zooplankton ecology*. Boca Raton, FL: CRC Press.
- Tillmanns, A.R., Wilson, A.E., Pick, F.R. & Sarnelle, O. 2008. Meta-analysis of cyanobacterial effects on zooplankton population growth rate: species-specific responses. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, 171(4):285–295. doi:[10.1127/1863-9135/2008/0171-0285](https://doi.org/10.1127/1863-9135/2008/0171-0285).
- Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(30):10854–10861. doi:[10.1073/pnas.0403458101](https://doi.org/10.1073/pnas.0403458101).

- Tilman, D., Wedin, D. & Knops, J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 379(6567):718–720. ISSN 0028-0836. doi:[10.1038/379718a0](https://doi.org/10.1038/379718a0).
- Tiselius, P. 1989. Contribution of aloricate ciliates to the diet of *Acartia clausi* and *Centropages hamatus* in coastal waters. *Marine Ecology Progress Series*, 56(1):49–56. doi:<https://www.jstor.org/stable/24835739>.
- Titelman, J. & Kiørboe, T. 2003. Motility of copepod nauplii and implications for food encounter. *Marine Ecology Progress Series*, 247:123–135. doi:[10.3354/meps247123](https://doi.org/10.3354/meps247123).
- Tomczak, M.T., Müller-Karulis, B., Blenckner, T., Ehrnsten, E., Eero, M., Gustafsson, B., Norkko, A., Otto, S.A., Timmermann, K. & Humborg, C. 2021. Reference state, structure, regime shifts, and regulatory drivers in a coastal Sea over the last century: The central Baltic Sea case. *Limnology and Oceanography*. doi:[10.1002/lno.11975](https://doi.org/10.1002/lno.11975).
- Tsiamis, K., Pali Alexis, A., Stefanova, K., Gladan, Ž.N., Skejić, S., Despalatović, M., Cvitković, I., Dragičević, B., Dulčić, J., Vidjak, O. *et al.* 2019. Non-indigenous species refined national baseline inventories: A synthesis in the context of the European Union's marine strategy framework directive. *Marine Pollution Bulletin*, 145:429–435. doi:[10.1016/j.marpolbul.2019.06.012](https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.06.012).
- Uusitalo, L., Fernandes, J.A., Bachiller, E., Tasala, S. & Lehtiniemi, M. 2016. Semi-automated classification method addressing marine strategy framework directive (MSFD) zooplankton indicators. *Ecological Indicators*, 71:398–405. doi:[10.1016/j.ecolind.2016.05.036](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.05.036).
- van der Plas, F. 2019. Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities. *Biological Reviews*, 94(4):1220–1245. doi:[10.1111/brv.12499](https://doi.org/10.1111/brv.12499).
- Viitasalo, M. & Katajisto, T. 1994. Mesozooplankton resting eggs in the Baltic Sea: identification and vertical distribution in laminated and mixed sediments. *Marine Biology*, 120:455–465. doi:[10.1007/BF00680221](https://doi.org/10.1007/BF00680221).
- Viitasalo, M., Vuorinen, I. & Saesmaa, S. 1995. Mesozooplankton dynamics in the northern Baltic Sea: implications of variations in hydrography and climate. *Journal of Plankton Research*, 17(10):1857–1878. doi:[10.1093/plankt/17.10.1857](https://doi.org/10.1093/plankt/17.10.1857).
- Viitasalo, S. 2007. Benthic-pelagic coupling in the northern Baltic Sea: Importance of bioturbation and benthic predation. Doctoral thesis, University of Helsinki.
- Villéger, S., Mason, N.W.H. & D, M. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89:2290–2301. doi:[10.1890/07-1206.1](https://doi.org/10.1890/07-1206.1).
- Voigt, M. & Koste, W. 1978. *Rotatoria: die Rädertiere Mitteleuropas: Überordnung Monogononta: ein Bestimmungswerk*, volume 2. Berlin: Gebrüder Borntraeger.
- Von Storch, H., Omstedt, A., Pawlak, J. & Reckermann, M. 2015. *Second Assessment of Climate Change for the Baltic Sea Basin*. London: Springer. doi:[10.1007/978-3-319-16006-1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-16006-1).
- Vuorinen, I. 1987. Vertical migration of *Eurytemora* (Crustacea, Copepoda): a compromise between the risks of predation and decreased fecundity. *Journal of Plankton Research*, 9(6):1037–1046. doi:[10.1093/plankt/9.6.1037](https://doi.org/10.1093/plankt/9.6.1037).
- Walsh, M.R. 2013. The link between environmental variation and evolutionary shifts in dormancy in zooplankton. *Integrative and Comparative Biology*, 53(4):713–722. doi:[10.1093/icb/ict035](https://doi.org/10.1093/icb/ict035).
- Wang, G., Jiang, X., Wu, L. & Li, S. 2005. Differences in the density, sinking rate and biochemical composition of *Centropages tenuiremis* (Copepoda: Calanoida) subitaneous and diapause eggs. *Marine Ecology Progress Series*, 288:165–171. doi:[10.3354/MEPS288165](https://doi.org/10.3354/MEPS288165).
- Warren, G.J. 1985. Predaceous feeding habits of *Limnocalanus macrurus*. *J Plankton Res*, 7(4):537–552. doi:[10.1093/plankt/7.4.537](https://doi.org/10.1093/plankt/7.4.537).
- Wejnerowski, L., Cerbin, S. & Dziuba, M.K. 2015. Thicker filaments of *Aphanizomenon gracile* are more harmful to *Daphnia* than thinner *Cylindrospermopsis raciborskii*. *Zoological Studies*, 54(1):2. doi:[10.1186/s40555-014-0084-5](https://doi.org/10.1186/s40555-014-0084-5).
- Werner, I. & Auel, H. 2004. Environmental conditions and overwintering strategies of planktonic metazoans in and below coastal fast ice in the Gulf of Finland (Baltic Sea). *Sarsia: North Atlantic Marine Science*, 89(2):102–116. doi:[10.1080/00364820410003504](https://doi.org/10.1080/00364820410003504).
- Westoby, M. & Wright, I.J. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(5):261–268. doi:[10.1016/j.tree.2006.02.004](https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.004).
- Wilke, T., Ahlrichs, W.H. & Bininda-Emonds, O.R. 2019. Is the valid species *Synchaeta monopus* Plate, 1889 (Rotifera: Monogononta) a product of preparation artefacts? *J Nat Hist*, 53(7-8):413–423. doi:[10.1080/00222933.2019.1593536](https://doi.org/10.1080/00222933.2019.1593536).



- Wilkinson, D.M. 1999. The disturbing history of intermediate disturbance. *Oikos*, pages 145–147. doi:[10.2307/3546874](https://doi.org/10.2307/3546874).
- Winder, M. & Varpe, Ø. 2020. Interactions in plankton food webs: Seasonal succession and phenology of Baltic Sea zooplankton. In M.A. Teodósio & A.B. Barbosa (eds.), *Zooplankton Ecology*: 162–191. Boca Raton, FL, USA: CRC Press Taylor & Francis Group.
- Winkler, G., Souissi, S., Poux, C. & Castric, V. 2011. Genetic heterogeneity among *Eurytemora affinis* populations in western Europe. *Marine Biology*, 158(8):1841–1856. doi:[10.1007/s00227-011-1696-5](https://doi.org/10.1007/s00227-011-1696-5).
- Witek, Z., Breuel, G., Wolska-Pys, M., Gruszka, P., Krajewska-Soltys, A., Ejsymont, L. & Sujak, D. 1996. Zooplankton biomass estimations. *Proceedings of the 13th symposium of the Baltic Marine Biologist*, 87.
- Zaiko, A., Lehtiniemi, M., Narščius, A. & Olenin, S. 2011. Assessment of bioinvasion impacts on a regional scale: a comparative approach. *Biological Invasions*, 13:1739–1765. doi:[10.1007/s10530-010-9928-z](https://doi.org/10.1007/s10530-010-9928-z).
- Кутикова, А. 1970. *Коловратки фауны СССР [Rotifers of the USSR Fauna]*. Ленинград: Наука.
- Мануйлова, Е. 1964. *Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР [Cladocerans of the USSR Fauna]*. Москва: Наука.

## A PIELIKUMI

**Tabula A1:** Mezozooplanktona populācijas vertikālā sadalījuma dati. Taxa\_0–taksona nosaukums, Taxa–taksona grupas nosaukums, FG–funkcionālās grupas nosaukums, depth–paraugotais slānis[m], 24-mai, 13-aug, 14-nov–paraugotie datumi 2018.gadā.

**Table A1:** Data describing vertical population structure of mesozooplankton. Taxa\_0–taxa name, Taxa–taxa group name, FG–functional group of taxa, depth–sampled layer[m], 24-mai, 13-aug, 14-nov–sampled dates in 2018.

	Taxa_0	Taxa	FG	depth	24-mai	13-aug	14-nov
1	Acartia	Copepoda	G3	pg	1.17	0.48	5.17
2	Acartia	Copepoda	G3	30	1.33	2.04	6.83
3	Acartia	Copepoda	G3	15	14.83	19.03	8.95
4	Acartia	Copepoda	G3	1	6.17	74.59	8.95
5	Bos_eggs	Clad_eggs	Bos_eggs	pg	0.50	0.16	0.17
6	Bos_eggs	Clad_eggs	Bos_eggs	30	0.33	0	0
7	Bos_eggs	Clad_eggs	Bos_eggs	15	0.17	0.60	0
8	Bos_eggs	Clad_eggs	Bos_eggs	1	0	0	0
9	Bosmina	Cladocera	G1	pg	0	0.80	0.50
10	Bosmina	Cladocera	G1	30	0	1.42	0
11	Bosmina	Cladocera	G1	15	0	12.84	0
12	Bosmina	Cladocera	G1	1	0	6.32	0
13	Cercopagis	Cladocera	G5	pg	0	0.16	0
14	Cercopagis	Cladocera	G5	30	0	0	0
15	Cercopagis	Cladocera	G5	15	0	0	0
16	Cercopagis	Cladocera	G5	1	0	0	0
17	Cop_eggs	Cop_eggs	Cop_eggs	pg	3.67	11.09	1.33
18	Cop_eggs	Cop_eggs	Cop_eggs	30	4.83	50.47	1.50
19	Cop_eggs	Cop_eggs	Cop_eggs	15	5.50	6.80	2.25
20	Cop_eggs	Cop_eggs	Cop_eggs	1	1.17	15.94	1.50
21	Eurytemora	Copepoda	G5	pg	0.17	1.13	0.83
22	Eurytemora	Copepoda	G5	30	4.17	120.91	2.33
23	Eurytemora	Copepoda	G5	15	16.00	2.72	11.25
24	Eurytemora	Copepoda	G5	1	35.67	2.71	8.83
25	Evadne	Cladocera	G3	pg	0	0	0
26	Evadne	Cladocera	G3	30	0	0	0
27	Evadne	Cladocera	G3	15	0.17	1.06	0
28	Evadne	Cladocera	G3	1	0	0.45	0
29	Ker_eggs	Rot_eggs	Ker_eggs	pg	1.50	0.64	0
30	Ker_eggs	Rot_eggs	Ker_eggs	30	6.50	0	0
31	Ker_eggs	Rot_eggs	Ker_eggs	15	0.50	0	0
32	Ker_eggs	Rot_eggs	Ker_eggs	1	96.50	0.30	0
33	Keratella	Rotifera	G1	pg	1.00	4.02	0

**Tabula A1:** Mezozooplanktona populācijas vertikālā sadalījuma dati. Taxa\_0–taksona nosaukums, Taxa–taksona grupas nosaukums, FG–funkcionālās grupas nosaukums, depth–paraugotais slānis[m], 24-mai, 13-aug, 14-nov–paraugotie datumi 2018.gadā.

**Table A1:** Data describing vertical population structure of mesozooplankton. Taxa\_0–taxa name, Taxa–taxa group name, FG–functional group of taxa, depth–sampled layer[m], 24-mai, 13-aug, 14-nov–sampled dates in 2018.

	Taxa_0	Taxa	FG	depth	24-mai	13-aug	14-nov
34	Keratella	Rotifera	G1	30	2.17	12.89	0.33
35	Keratella	Rotifera	G1	15	2.00	204.83	10.50
36	Keratella	Rotifera	G1	1	225.83	1125.86	10.33
37	Limnocalanus	Copepoda	G5	pg	0.17	0.64	0
38	Limnocalanus	Copepoda	G5	30	0.17	0	0.17
39	Limnocalanus	Copepoda	G5	15	0	6.65	0
40	Limnocalanus	Copepoda	G5	1	3.83	9.62	0
41	Pleopis	Cladocera	G3	pg	0	0	0
42	Pleopis	Cladocera	G3	30	0	0	0
43	Pleopis	Cladocera	G3	15	0	0	0
44	Pleopis	Cladocera	G3	1	0.17	0	0
45	Rot_eggs	Rot_eggs	Syn_eggs	pg	0.83	2.09	0
46	Rot_eggs	Rot_eggs	Syn_eggs	30	1.00	0	0
47	Rot_eggs	Rot_eggs	Syn_eggs	15	0	0	20
48	Rot_eggs	Rot_eggs	Syn_eggs	1	0	0	20
49	Syn_eggs	Rot_eggs	Syn_eggs	pg	1.67	1.29	0
50	Syn_eggs	Rot_eggs	Syn_eggs	30	10	0	0
51	Syn_eggs	Rot_eggs	Syn_eggs	15	20.50	0	0
52	Syn_eggs	Rot_eggs	Syn_eggs	1	210.53	0	0
53	Synchaeta	Rotifera	G4	pg	0.83	0.16	0.50
54	Synchaeta	Rotifera	G4	30	6.67	0.94	0.33
55	Synchaeta	Rotifera	G4	15	263.91	6.80	12.25
56	Synchaeta	Rotifera	G4	1	656.64	1.20	7.50
57	Temora	Copepoda	G3	1	0	0	0