



**LATVIJAS  
UNIVERSITĀTE**

**Promocijas darba  
kopsavilkums**

---

**Astra Labuce**

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

Rīga 2022



**LATVIJAS  
UNIVERSITĀTE**  
BIOLOĢIJAS FAKULTĀTE

**Astra Labuce**

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

PROMOCIJAS DARBA KOPSAVILKUMS

Doktora grāda iegūšanai bioloģijā  
Apakšnozare: hidrobioloģija

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) **Zīta 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

ISBN 978-9934-18-829-9

ISBN 978-9934-18-830-5 (PDF)

© Latvijas Universitāte, 2022

© Astra Labuce, 2022



## ANOTĀCIJA

Ūdens ekosistēmās zooplanktons ir vidusposms, kas darbojas kā enerģijas pārnese starpnieks starp producentiem (mikroskopiskajām aļģēm jeb fitoplanktonu) un gala konsumentiem (zivīm), tādējādi 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, plēsonība un konkurence. Mezozooplanktona funkcionēšanu aprakstošais indikators, kas testēts šajā darbā, uzrāda pārliecinošus 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

## SATURS

<b>1. IEVADS</b>	<b>5</b>
<b>2. MATERIĀLS UN METODES</b>	<b>10</b>
2.1. Pētījumu teritorijas raksturojums . . . . .	10
2.2. Mezozooplanktona paraugu ievākšana un analīze ( <b>I, II, III, IV raksts</b> ) . . . . .	10
2.3. Indikatora MSTS testēšana ( <b>III raksts</b> ) . . . . .	11
2.4. Funkcionālās daudzveidības novērtēšana ( <b>IV raksts</b> ) . . . . .	12
2.5. Bentisko olu šķīlšanās aktivitātes novērtēšana ( <b>V-nepublicēts</b> ) . . . . .	12
<b>3. REZULTĀTI UN DISKUSIJA</b>	<b>14</b>
3.1. Mezozooplanktona daudzveidība ( <b>I, II, IV raksts</b> ) . . . . .	14
3.2. Indikatora MSTS pielietojamības iespējas un limitācijas Rīgas līcī ( <b>III raksts</b> ) . . . . .	17
3.3. MSTS indikatora parametru saistība ar vides parametriem ( <b>III raksts</b> ) . . . . .	18
3.4. Mezozooplanktona FD saistība ar vides parametriem ( <b>IV raksts</b> ) . . . . .	20
3.4.1. Telpiskie gradienti . . . . .	20
3.4.2. Piekrastes ūdeņi . . . . .	20
3.4.3. Atklātie ūdeņi . . . . .	24
3.5. Bentāles-pelaģiāles sasaiste un mezozooplanktona FD ( <b>V-nepublicēts</b> ) . . . . .	25
3.6. Apkopojums: Iesāļūdens zooplanktona FD – ietekmes un efekti . . . . .	26
<b>4. SECINĀJUMI</b>	<b>30</b>
<b>5. PATEICĪBAS</b>	<b>31</b>
<b>Literatūra</b>	<b>32</b>

## 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 (Swenson, 2014; Pomerleau *et al.*, 2015). Tāpēc tikai šāda, uz taksonomisko daudzveidību tendēta pieeja nav pilnvērtīgi izmantojama ekoloģisku jautājumu pētīšanā, 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 ("*traits*") kopumu. Tās spēj sniegt informāciju par procesiem, mijiedarbībām un to ietekmēm uz ekosistēmas funkcionēšanu, rezultātā atļaujot novērtēt ekosistēmas stabilitāti. Funkcionālajā daudzveidībā balstītās metodes ("*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 pārneses starpnieks starp producentiem (mikroskopiskajām aļģēm jeb fitoplanktonu) un gala konsumentiem (zivīm), tādējādi nodrošinot pelagiāles 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 ilgotu veidā (Lindley, 1990; Viitasalo and Katajisto, 1994; Walsh, 2013). Tamdēļ zooplanktonam tiek piedēvēta atslēgas loma ūdens vidē kopumā, bet jo īpaši pelagiiskajā 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 ūdens tilpēs (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.

**Darba mērķis:** Apzināt mezozooplanktona 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 ūdeņos sastopamās jūras 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 šķīšanās aktivitātes ietekmi uz mezozooplanktona funkcionālo daudzveidību;
4. Vērtēt mezozooplanktona funkcionālās daudzveidības ekoloģisko nozīmi iesāļūdens ekosistēmā.

#### **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)

## 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 pētītajā reģionā, atļaujot izvērtēt mezozooplanktona daudzveidības 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 raksturlielumiem (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 (eitrofikācija; 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 sabiedrības. 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 uzstādījumus, 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 pelagisko 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.

### **Konferences:**

- 1) Latvijas Universitātes 78. starptautiskā zinātniskā konference, Rīga, Latvija. 24.01.2020., mutisks referāts. Labuca A. “Zooplanktona funkcionālā daudzveidība, un tās ietekmējošie faktori Rīgas līcī”.
- 2) Latvijas Universitātes 77. starptautiskā zinātniskā konference, Rīga, Latvija. 01.02.2019., mutisks referāts. Labuca A., Strāķe S., Tunēns J. “Zooplanktona populācijas parametru (vidējais izmērs un kopējā biomasa) izmantošana kā indikators pelagisko barības ķēžu un eitrofikācijas ietekmes novērtēšanai: HELCOM pamat-indikatora MST5 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. Labuca 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. Labuca 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. Labuca 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. Labuca 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. Labuca 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. Labuca 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”.

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

- LVAFa 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 ES 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 ”Osmozes” programmas apstiprināts projekts (Līguma Nr. 10-13/11)

**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 pelaģiskās dzīvotnes vides kvalitāti pētījuma reģionā.

## 2. MATERIĀLS UN METODES

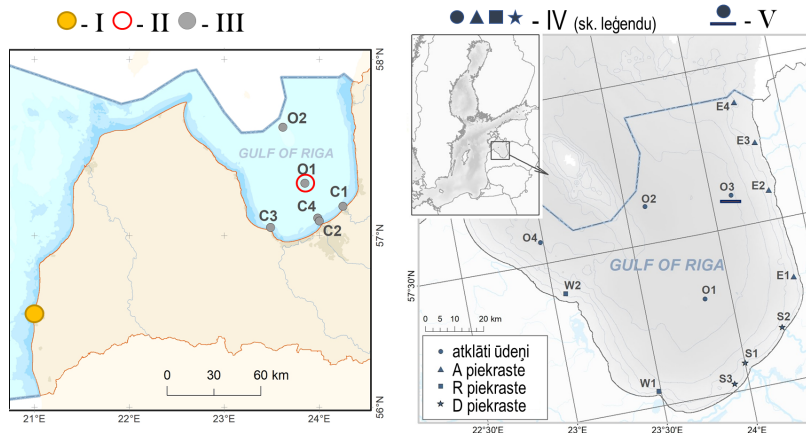
### 2.1. Pētījumu teritorijas raksturojums

Šī promocijas darba pētījuma reģions ir Latvijas teritoriālie ūdeņi, kas ietver gan Austrumgotlandes baseina piekrasti, gan Rīgas līča atklātos un piekrastes ūdeņus (2.1. attēls, 2.1. tabula). Tomēr lielākais uzsvars ir likts uz Rīgas līča ekosistēmu. Tas ir pakļauts izteiktam sezonālam ciklam ar konvekcijas periodu no rudens līdz pavasarim un stratifikācijas periodu – vasarā (Snoeijs-Leijonmalm and Andrén, 2017). Rīgas līcis ir sekla ūdenstilpe (vid.dziļums 27 m), ar izteiktu ZR virzienā pieaugoša sāļuma gradientu (līdz 7.0 PSU), kas veidojas saldūdens ietekmes dēļ D reģionā (Andrushaitis, 1995).

### 2.2. Mezozooplanktona paraugu ievākšana un analīze (I, II, III, IV raksts)

Mezozooplanktona paraugi ievākti ar WP-2 tīklu (acs izmērs 100  $\mu\text{m}$ ) (II, III, IV raksts), izņemot Liepājas ostas ūdeņus (I raksts), kuros izmantots Apšteina tipa planktona tīkls (acs izmērs 56  $\mu\text{m}$ ; laukuma atvērums 0.09  $\text{m}^2$ ). Visi zooplanktona paraugi fiksēti 4% buferētā formalīnā, apstrādāti un analizēti saskaņā ar HELCOM COMBINE metodiku (HELCOM, 2017), izņemot I un II raksta pētījumus.

I raksta pētījumā, pēc *Synchaeta* ģints identifikācijas, balstoties uz organisma ārējām morfoloģiskajām pazīmēm, indivīdi novietoti nelielā ūdens pilienā uz mikroskopa priekšmetstikliņa (76×26 mm), kas pārsegts ar segstikliņu (18×18 mm). Blakus segstikliņam uzpilināts balinātājs ( $\text{NaOCl} < 5\%$ ), tā, lai tas būtu kontaktā ar ūdens pilieni un tiktu pasūks zem segstikliņa. Pāris minūšu laikā visi organisma mīkstie audi izšķīst un paliek tikai barības sasmalcināšanas aparāta jeb mastaksa (*"mastax"*) cietais



**Att. 2.1.** Pētījuma vietas karte. I - virpotāju (Rotifera) daudzveidības izpēte Liepājas ostas akvatorijā; II - svešzemju sugas *Eurytemora carolleeae* klātbūtnes izpēte Rīgas līcī; III - MSTŠ indikatora testēšana Rīgas līcī; IV - mezozooplanktona funkcionālās daudzveidības izvērtējumus Rīgas līcī; V - bentāles-pelagiāles sasaistes izpēte Rīgas līča atklātajā daļā.

elements – trofi ("*trophi*"), kura virsmas struktūra ir visnozīmīgākā sugu identificēšanā (De Smet, 1998; Obertegger *et al.*, 2006). **II raksta** ietvarā, zooplanktona parauga analīzes procesā atlasītas 75 mēģītes un 75 tēviņi no *Eurytemora* ģints; 25 no katras sezonas: pavasaris (maijs), vasara (augusts), rudens (novembris). Morfometriskais salīdzinājums starp *E.affinis* un *E.carolleeae* veikts izmantojot trīs indeksus Sukhikh *et al.* (2013): furkas posma garums pret platumu; ģenitālā segmenta *anterior* platumu pret *posterior* platumu; 5.peldkājas eksopodīta pirmā segmenta garums pret platumu.

**Tabula 2.1**

Promocijas darba pētījumos analizēto Rīgas līča staciju raksturojums. Nr. III - **III rakstā** un Nr. IV - **IV rakstā** piešķirtā numerācija; Mon. nr. – Latvijas Nacionālā monitoringa staciju numerācija. Ūdeņu tipi: 1 – atklātie ūdeņi, 2 – piekrastes ūdeņi, 3 – piekrastes pārejas ūdeņi.

Nr. III	Nr. IV	Mon. nr.	Koord.	Dziļums (m)	Ūdeņu tips
O1	O1	119	57°18'Z 23°51'A	44	1
O2	O2	121	57°37'Z 23°37'A	56	1
	O3	121A	57°36'Z 24°07'A	43	1
	O4	142	57°34'Z 23°58'A	42	1
C2	S1	165	57°05'Z 24°01'A	12	3
C1	S2	163	57°10'Z 24°15'A	12	3
	S3	167	57°02'Z 23°55'A	12	3
C3	W1	170	57°03'Z 23°29'A	12	2
	W2	172	57°24'Z 23°04'A	12	2
	E1	162	57°19'Z 24°22'A	12	2
	E2	160	57°36'Z 24°20'A	12	2
	E3	159	57°46'Z 24°15'A	12	2
	E4	158	57°53'Z 24°15'A	12	2
C4		101A	57°06'Z 23°59'A	22	3

### 2.3. Indikатора MSTS testēšana (III raksts)

"Zooplanktona vidējā izmēra un kopējā krājuma" (MSTS) indikatoru izmanto Baltijas jūras atklāto ūdeņu vides stāvokļa novērtēšanai. Tas analizē zooplanktona vidējā izmēra (MS,  $\mu\text{g ind}^{-1}$ ) un kopējās biomasas (TS,  $\text{mg m}^{-3}$ ) dinamiku. Vides stāvokļa novērtēšana balstās uz z-vērtību zemākās kumulatīvās summas ("*lower CuSum*") ilgtermiņa analīzi; ja tā samazinās zem -5, tad vides stāvoklis atzīstams par "sliktu". Šajā promocijas darbā, MSTS koncepts (kā aprakstīts Gorokhova *et al.*, 2016; HELCOM, 2018) ir testēts Rīgas līcī ar mērķi vērtēt tā izmantošanas potenciālu vides stāvokļa novērtēšanā gan atklātajos, gan piekrastes reģionos. Kā arī esmu izstrādājusi MSTS indikatora aprēķinu rīku (publicēts GitHub: [/helcomsecretariat/ZooplanktonMeanSizeTotalStock](https://github.com/helcomsecretariat/ZooplanktonMeanSizeTotalStock)), lai atvieglotu un padarītu caurspīdīgāku MSTS indikatora pielietošanu. Šis rīks tiks turpmāk izmantots novērtējot Baltijas jūras vides stāvokli.

Ūdens temperatūras, sāļuma un saldūdens noteces ietekme uz MSTS indikatora parametriem analizēta, izmantojot vispārināto aditīvo modelēšanas metodi (GAM; "*generalized additive modelling*") no R programmas (R Core Team, 2020) "mgcv" pakotnes.

Temperatūras un sāļuma dati iegūti no Latvijas Hidroekoloģijas institūta (LHEI) datubāzes, savukārt upju noteces dati iegūti no Latvijas vides, ģeoloģijas un meteoroloģijas centra datubāzes (<https://www.meteo.lv/en/>).

#### 2.4. Funkcionālās daudzveidības novērtēšana (IV raksts)

Vasaras zooplanktona funkcionālā daudzveidība (FD) novērtēta, pamatojoties uz kategorizētām vērtībām (2.2. tabula). Funkcionālās grupas noteiktas, izmantojot hierarhisko aglomeratīvo klāsteranalīzi. Piemērotākā aglomerācijas metode un optimālais klāsteru skaits novērtēts pēc klāsteru validācijas statistikajiem rādītājiem ("fpc" v.2.2-5 pakotnes funkcionalitāte (Hennig, 2020)).

Šajā pētījumā mezozooplanktona FD novērtēta ar četriem indeksiem: funkcionālā bagātība (FRic), funkcionālais vienmērīgums (FEve), funkcionālā novirze (FDis) un funkcionālā izkliede (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 2.2. tabulā norādīto pazīmju vērtībām, kas izteiktas Gower (Gower, 1971; Podani, 1999) nevienlīdzības matricā. Pētījuma analīzē izmantotas tikai standartizētās FRic, FDis un FDiv indeksu efektu vērtības ("*standardised effect sizes*"), iegūstot SESFRic, SESFDis un SESFDiv. FEve netika koriģēts (Mason *et al.*, 2013), un izmantotas tā vērtības kā aprēķinātas *dbFD* funkcijas rezultātā.

Ar daudzfaktoru analīzi (MFA; "*multiple factor analysis*") novērtētas vides abiotisko faktoru ietekmes Rīgas līcī, ar mērķi identificēt līdzības/atšķirības starp pētījumā iekļautajiem reģioniem. MFA analīze veikta, izmantojot "FactoMineR" pakotnes funkcionalitāti (Lê *et al.*, 2008). FD indeksu saistība ar hidroloģiskajiem parametriem (SSS, SST), cyano:other, mezozooplanktona funkcionālo grupu dinamiku un plēsēju ietekmi (reņģu populācijas biomasa (her-totBio), reņģu nārstojošās populācijas biomasa (her-totSPbio), reņģu ataudze (her-Rec)) novērtēta, pielietojot GAM metodi ("INDperform" pakotne, Otto *et al.*, 2020). Piemērots apmācības-testa datu iedalījums attiecībā 9:1, un katrai statistiski būtiskajai sakarībai aprēķināts nrmse koeficients ("*normalised root mean square error*"). Apmācības datu kopa: 1993.-2014.gads; testa datu kopa: 2015.-2017.gads. Rīgas līča reņģu populācijas dati iegūti no "*Baltic Fisheries Assessment Working Group*" ikgadējās atskaites (ICES, 2018).

#### 2.5. Bentisko olu šķīlšanās aktivitātes novērtēšana (V-nepublicēts)

Laboratorijas eksperimentā izmantoti seši sedimentu paraugi no 121.A stacijas (2.1. attēls; Rīgas līča austrumu daļa), ievākti 2018.gadā. Sedimentu inkubācija veikta trīs reizes – ar maijā, augustā un novembrī ievāktiem sedimentiem. Paraugi – grunts virsējais slānis 0-2 cm dziļumā – ievākti ar sedimentu koreru, kura diametrs 8 cm. Katru sedimenta paraugu uzreiz ievietoja 500 ml traukā (plastmasas spainītis ar vāku) un uzmanīgi, neuzduļķojot pārlēja to ar filtrētu (Whatman GF/C klases stiklašķiedras filtrs ar poru izmēru 1.2 μm) Rīgas līča ūdeni (≈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. 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 µm) Rīgas liča ūdeni, kurš uzglabāts tādā pašā temperatūrā kā paraugi. No paraugiem ievākto ūdeni izfiltrēja caur sietu (acs izmērs 50µm) un analizēja uzreiz, bez fiksācijas ar caurejošās gaismas mikroskopu. Starp ūdens maiņas reizēm bija vismaz 72 stundas. Katrā paņemtajā ūdens paraugā uzskaitīti un identificēti visi izšķīlušies organismi.

**Tabula 2.2**

Mezozooplanktona funkcionālās pazīmes un to raksturojums. 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 (barības 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 (renges 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 Govera nevienlīdzības matricas, izmantojot "complete linkage" aglomerācijas metodi. References atšifrētas tabulas beigās. Tabula no 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> Egloff *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 Kiorboe (2003) <sup>s</sup> Stoecker and Egloff (1987) <sup>t</sup> Warren (1985)

<sup>u</sup> Rivier *et al.* (1998) <sup>u</sup> Aladin and Panov (2000) <sup>u</sup> Revis *et al.* (1991)

### 3. REZULTĀTI UN DISKUSIJA

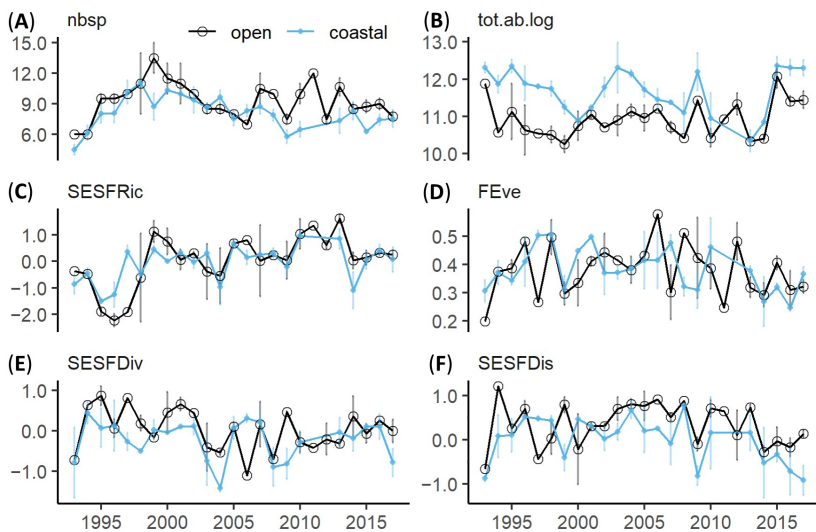
#### 3.1. Mezozooplanktona daudzveidība (I, II, IV raksts)

Sezonālā mainība tiešā veidā ietekmē Baltijas jūras, tai skaitā Rīgas līča un Austrumgotlandes baseina (AGB) mezozooplanktona taksonomisko daudzveidību. Vislielākais sastopamo sugu skaits ir novērojams no jūlija līdz septembrim, Rīgas līcī uzrādot nedaudz augstākas vērtības (augustā vidēji 8 sugas) nekā AGB piekrastē. Tomēr, šīs aplēses ietekmē sarežģīti identificējamo taksonu klātbūtne pētījuma ūdeņos, kuru 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, 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. Šī promocijas darba **I raksts** pievēršas ģints *Synchaeta* sugu identifikācijai un to daudzveidībai AGB piekrastē. Apskatot *Synchaeta* populācijas indivīdus, pielietojot 2.2. nodaļā minēto preparēšanas pieeju, konstatētas četras sugas: *S.baltica*, *S.fennica*, *S.monopus* un *S.triophthalma*. Šī pētījuma laikā *S.triophthalma* konstatēta pirmo reizi Latvijas teritoriālajos ūdeņos. Šāda pati *Synchaeta* identificēšanas metode ir pielietota arī Rīgas līča zooplanktona paraugu analīzē (nepublicēts). 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 to *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 identificēšanā. Kopumā Baltijas jūrā ir ziņojumi par 11 sastopamām *Synchaeta* sugām (Berzins, 1960; Kutikova, 1970; Hollowday, 2002; Telesh and Heerkloss, 2002; Telesh *et al.*, 2009).

Savukārt **II rakstā** izvērtēta nesen Baltijas jūrā konstatētās *Eurytemora carolleae* klātbūtne un tās potenciālā iedzīvošanās Rīgas līcī. *Eurytemora carolleae* morfoloģiski ir ļoti līdzīga vietējai *E.affinis*, tāpēc sugas identificēšanā izmantoti morfometriskie indeksi (sk. 2.2. nodaļu). Iegūtie rezultāti liecina, ka, pretēji Sukhikh *et al.* (2013) prognozēm, piecu gadu laikā, kopš pirmā konstatēšanas gadījuma 2008. gada paraugos, *E.carolleae* nav izdevies izveidot patstāvīgu populāciju Rīgas līcī. Tomēr, ņemot vērā *E.carolleae* augstos reprodukcijas 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.-šo gadu sākumam, kad vidēji zooplanktona cenozē sastopamas 10-13 sugas (3.1.A. attēls). Pieaugumam sekoja pa-



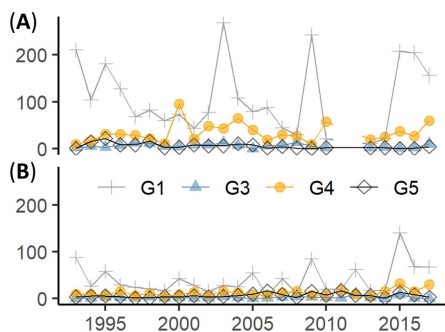
**Att. 3.1.** Vasaras mezozooplanktona cenozes ilgtermiņa dinamika Rīgas līča piekrastes (*coastal*) un atklātajos ūdeņos (*open*). (A) nbsp — konstatētais kopējais taksonu skaits; (B) tot.ab.log — kopējā skaita naturāllogaritms; (C) SESFRic — funkcionālā bagātība; (D) FEve — funkcionālais vienmērīgums; (E) SESFDiv — funkcionālā novirze; (F) SESFDis — funkcionālā izkliede. Attēls no Labuce *et al.* (2021).

kāpenisks samazinājums (līdz pat vidēji 7 sugām 2006. gadā), un kopš aptuveni 2008. gada vidējais mezozooplanktona sastopamo taksonu skaits vasaras periodā Rīgas līča piekrastes ūdeņos 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 uzrādīja pretēju tendenci; piekrastes ūdeņos tas bija lielāks nekā atklātajos ūdeņos, bet arī krasi mainīgs (3.1.B attēls).

**IV raksta** pētījumā, analizējot periodu no 1993. līdz 2017. gadam, konstatēts, ka gan Rīgas līča piekrastes, gan atklātajos ūdeņos mezozooplanktona cenozē dominēja herbivorie filtrētāji (G1). Maza izmēra omnivori (G4) bija otra biežāk sastopamā mezozooplanktona grupa. Lielie omnivori (G3) un reņģu nozīmīgākie barības objekti (G5 grupa) sastopami ievērojami mazākā skaitā (3.2. attēls).

Apskatot funkcionālās daudzveidības (FD) indeksu ilgtermiņa mainību (3.1.C-F attēls), redzams, ka dažādi FD raksturlielumi uzrāda atšķirīgas tendences. Funkcionālās bagātības indeksa (SESFRic) dinamika bija gandrīz identiska piekrastes un atklātajos ūdeņos (3.1.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 (3.1.A attēls). SESFRic un kopējais sastopamo sugu skaits ir savstarpēji pozitīvi saistīti lielumi (Mason *et al.*, 2005), tāpēc var pieņemt, ka SESFRic vienlaikus sniedz informāciju gan par funkcionālo bagātību ("cik pazīmes ir sastopamas?"), gan par sugu skaita dinamiku ("vai sastopamo sugu skaits pieaug?").





**Att. 3.2.** Mesozooplanktona funkcionālo grupu indivīdu skaita ilgtermiņa dinamika Rīgas līča (A) piekrastē un (B) atklātajos ūdeņos. Vērtības norādītas 1000 ind m<sup>-3</sup>. Funkcionālās grupu iedalījums 2.2. tabulā. Attēls no Labuce *et al.* (2021).

Funkcionālais vienmērīgums (FEve) mainījās gadu no gada bez jebkādas izteiktas tendences (3.1.D attēls). Savukārt funkcionālās novirzes (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 (3.1.E attēls). Šāda SESFDiv dinamika novērojama gan piekrastes, gan atklātajos Rīgas līča ūdeņos.

Pamatojoties uz funkcionālās izkliedes (SESFDIs) indeksa vērtībām, redzams, ka piekrastes ūdeņu zooplanktona cenoze raksturojama kā funkcionāli mazāk daudzveidīga salīdzinājumā ar atklātajiem ūdeņiem (3.1.F attēls). Tomēr starpgadu mainība abos analizētajos reģionos (piekrastes un atklāto ūdeņu) bija gandrīz identiska, liecinot, 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.

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 daudzšartārs *Marenzelleria 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), kā arī medī mazāka izmēra indivīdus (grupas G1 un G4). 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*, deviņpadsmit stagari *Pungitius pungitius*, viķes *Alburnus alburnus* un salakas *Osmerus eperlanus* barojas ar *C.pengoi* (Gorokhova *et al.*, 2004; Ojaveer *et al.*, 2004; Kotta *et al.*, 2006).

### 3.2. Indikators MSTS pielietojamības iespējas un limitācijas Rīgas līcī (III raksts)

Indikatora MSTS parametri (zooplanktona vidējais izmērs (MS) un kopējais krājums (TS)) uztverami kā pelaģiskā barības tīkla funkcionēšanas atspoguļotāji. TS parametra stāvoklis raksturo, cik labi zooplanktona populācija spēj kontrolēt fitoplanktona biomasu (limitēt eutrofikācijas izpausmes), savukārt MS parametrs raksturo planktonnēdāju zivju un zivju kāpuru barības bāzes kvalitāti. Šī promocijas darba **III raksta** ietvarā veikta MSTS indikatora testēšana Rīgas līcī. MSTS indikators ir veidots, lai novērtētu atklātus ūdeņus (HELCOM, 2018), bet šajā pētījumā analizēts tā potenciāls kā vides stāvokļa indikatoram arī piekrastes un pārejas ūdeņu zonā.

Pamatojoties uz iegūtajiem rezultātiem (3.1. tabula), MSTS vidējās vērtības Rīgas līcī novērtējuma periodā uzrādīja labu vides stāvokli (GES) visās apsekotajās stacijās. Savukārt vērtējot 99% ticamības intervāla zemāko robežu ( $LCI99\%$ ), pieci no deviņiem gadījumiem novērtēti kā neatbilstoši GES stāvoklim, norādot uz zemu ticamību novērtējumam, kas balstīts vidējā vērtībā, it īpaši piekrastes zonā.

**Tabula 3.1**

MSTS indikatora Rīgas līča vides stāvokļa novērtējums periodam 2012-2017. Staciju (St.) raksturlielumi 2.1. tabulā. MS - vidējais zooplanktona izmērs (individuālais slapjais svars;  $\mu\text{g ind}^{-1}$ ), TZA - kopējais zooplanktona indivīdu skaits ( $1000 \text{ ind m}^{-3}$ ), TZB - kopējā zooplanktona biomasu ( $\text{mg m}^{-3}$ ). Novērtējums, kas liecina par vides stāvokli, kas nav vērtējams kā labs (GES), atzīmēts treknrakstā un definēts kā nGES. Tabula no Labuce *et al.* (2020a).

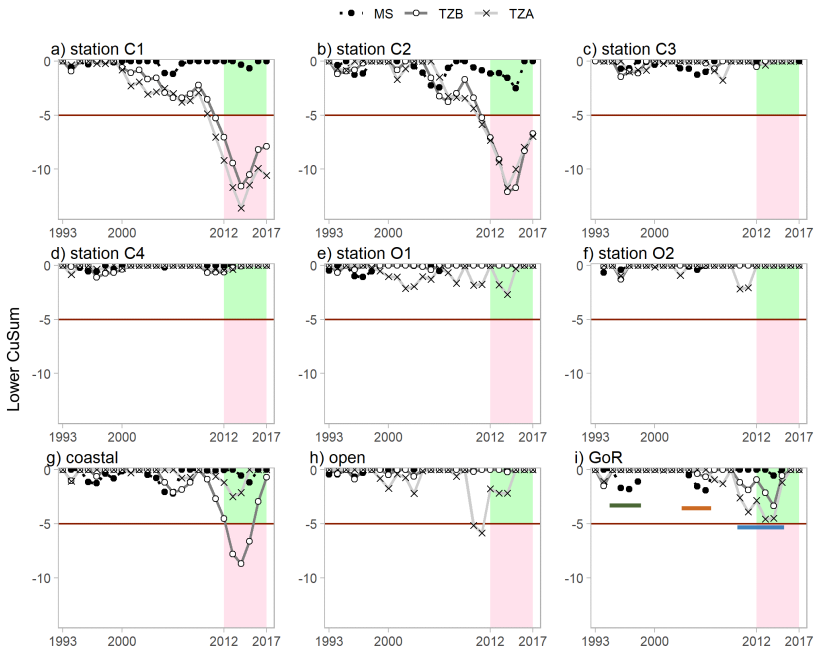
St.	GES robežv.			Novērtējums (2012-2017)	
	MS	TZB	TZA	vid	$LCI99\%$
163	2.29	303	93	GES	<b>nGES</b>
165	2.39	283	87	GES	<b>nGES</b>
170	2.02	108	26	GES	GES
101A	1.23	102	19	GES	GES
piekr.	2.54	258	58	GES	<b>nGES</b>
119	2.90	155	36	GES	<b>nGES</b>
121	2.81	77	19	GES	GES
atkl. ū.	2.89	130	32	GES	GES
RL	3.09	209	48	GES	<b>nGES</b>

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, norādot uz to barošanās apstākļu lomu. Piekrastes ūdeņi ir galvenās reņģu kāpuru un mazuļu barošanās teritorijas (Ojaveer, 2017), tāpēc no ekosistēmā balsītā skatu punkta

būtu vērtīgi izprast reņģu kāpuru barības stāvokli tajos. Ņemot vērā, ka reņģu kāpuri tipiski barojas ar aīrkājvēžu 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 kopējo zooplanktona indivīdu skaitu (TZA). TZA izmantošana ļautu izvairīties no potenciāli kļūdaina novērtējuma, ko varētu dot kopējā zooplanktona biomasas (TZB) izmantošana situācijās, kad zooplanktona populācijā ir neliels skaits liela izmēra organismu, kas kopumā neatbilst reņģu kāpuru tipiskajiem barības objektiem.

### 3.3. MSTs indikatora parametru saistība ar vides parametriem (III raksts)

MSTs rezultāti uzrādīja atšķirīgas ilgtermiņa tendences, salīdzinot piekrastes un atklātās stacijas (3.3. attēls). Divās no apsekotajām piekrastes ūdeņu stacijām (163.st., 165.st.; 3.3.a-b attēls) TS (gan TZB, gan TZA) samazinājās sākot ar 2009. gadu, bet abās pārējās piekrastes stacijās šāda dinamika nav novērota (3.3.c-d attēls). Tomēr, ne-



**Att. 3.3.** Zemākā kumulatīvo Z-vērtību summas kontroles (*Lower CuSum*) diagramma. MS - vidējais zooplanktona izmērs (individuālais slapjais svars), TZA - kopējais zooplanktona indivīdu 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).

skatoties uz vizuālajām līdzbām 163.st., 165.st., piekrastes un Rīgas līča vidējā *CuSum* tendencē (3.3.i attēls), neviens no apskatītajiem vides faktoriem neizskaidroja šo samazinājumu. Rīgas līča dienvidaustrumu piekrastes daļa (kur atrodas 163.st. un 165.st.) ir upju noteces ietekmēts reģions un tiek uzskatīta par turbulentiem pārejas ūdeņiem. Tādēļ, visticamāk, šādos dinamiskos apstākļos nav iespējams konstatēt atsevišķus ietekmējošos vides faktorus, 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 sālumu. Rezultāti liecina, ka TS (it īpaši TZA) ir sāluma ietekmēta MSTS testēšanas perioda ietvarā gan pārejas ūdeņu 101.A st., gan atklāto ūdeņu stacijās, gan arī vidēji Rīgas līcī (TZB un SSS:  $R_{sq} = 0.24$ ,  $p = 0.012$ ; TZA un SSS:  $R_{sq} = 0.30$ ,  $p = 0.005$ ), savukārt MS parametrs ir saistīts ar temperatūras izmaiņām (MS un SST:  $R_{sq} = 0.32$ ,  $p = 0.035$ ).

Analizējot *CuSum* un GAM rezultātus kopīgi un ilgtermiņā, ir iespējams rast arī skaidrojumu novērotajai *CuSum* dinamikai 163.st. un 165.st. ūdeņos (3.3.a-b attēli), kas sakrīt jau ar vidēji novērotajām tendencēm (3.3.i attēls). Abos gadījumos MS vērtības sākušas samazināties pēc perioda, kad vairākus gadus pēc kārtas bija pazemināta virsējo slāņu vidējā temperatūra vasarā (1995.-1998.g. un 2003.-2006.g.). Savukārt TS vērtību samazinājums saistāms ar nepārtrauktu zemāka sāluma periodu (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 sālums 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 ūdens slāņos, un palielināsies biogēnu (slāpekļa, fosfora) slodzes, pastiprinot eitrofikāciju. Abas šādas ekosistēmas izmaiņas ietekmētu MSTS parametrus. Skābekļa samazinājums piegrunts slāņos limitētu airkājvēža *Limnocalanus macrurus* populācijas atjaunošanos (Kane *et al.*, 2004). *Limnocalanus macrurus* ir pēc izmēriem lielākais Baltijas jūras airkājvēzis, un tā populācijas apmēriem ir tieša ietekme uz MS parametra vērtību. Tāpat skābekļa samazinājums piegrunts slāņos neprognozējami ietekmētu zooplanktona taksonus, kuriem liela daļa ataudzes rodas no nogrimušajām olā (bentiskajām olām); skābekļa trūkums jebkurā no olas attīstības stadijām tās dzīvotspēju ietekmē negatīvi un neatgriezeniski (Broman *et al.*, 2015).

Nemot vērā konstatētās sakarības, secināms, ka klimata mainības rezultātā Rīgas līča zooplanktona populācijas struktūra 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.

### 3.4. Mezozooplanktona FD saistība ar vides parametriem (IV raksts)

#### 3.4.1. Telpiskie gradienti

Funkcionālās daudzveidības indeksi un zooplanktona funkcionālo grupu dinamika, atšķirībā no MSTS indikatora, raksturo atsevišķas zooplanktona cenozes grupas, sniedzot padziļinātāku informāciju par procesiem zooplanktona populācijā un tās struktūras veidošanā. MFA uzrādīja izteiktas atšķirības starp piekrastes un atklāto ūdeņu pelagiāles funkcionēšanu, līdzīgi kā novērots arī MSTS parametru analīzē (sk. 3.2. nodaļu).

Virsjā 0-10 m slāņa temperatūra (SST), kas ir daudzfaktoru analīzes (MFA) Dim1 galvenais noteicošais faktors, un cianobaktēriju dominance (*cyano:other*), kas savukārt prevalē Dim2, izteikti palielinājās virzienā prom no piekrastes (3.4. attēls). Sāļuma gradients, lai gan statistiski nebūtisks abās pirmajās MFA dimensijās, uzrādīja saistību ar Dim3 un Dim4 (nav parādīts, sk. disertācijas 4.3. tabulu) un negatīvu ietekmi uz herbivoro filtrētāju (G1) un liela izmēra omnivoros (G3) funkcionālo grupu indivīdu skaitu (3.4.attēls). Mezozooplanktona FD indeksu kopums uzrādīja augstākas vērtības Rīgas līča atklātajos ūdeņos (3.4.C,D attēli), izņemot SESFRic, kurš sniedza nebūtisku ieguldījumu abās pirmajās MFA dimensijās (<2.0%). Mezozooplanktona funkcionālo grupu G1 un G3 indivīdu skaits negatīvi korelēja ar SESFRic (3.4.B attēls). Savukārt, indeksi FEve un SESFDis visvairāk saistījās ar Dim1 (19.4% un 15.0%, attiecīgi), kas lielā mērā atspoguļo ūdens temperatūras gradientu. SESFDiv un SESFDis bija nozīmīgi faktori Dim2 ietvarā (11.5% un 10.7%, attiecīgi), norādot uz palielinātu mezozooplanktona cenozes funkcionālo vienmērīgumu un izkliedi atklātajos ūdeņos.

#### 3.4.2. Piekrastes ūdeņi

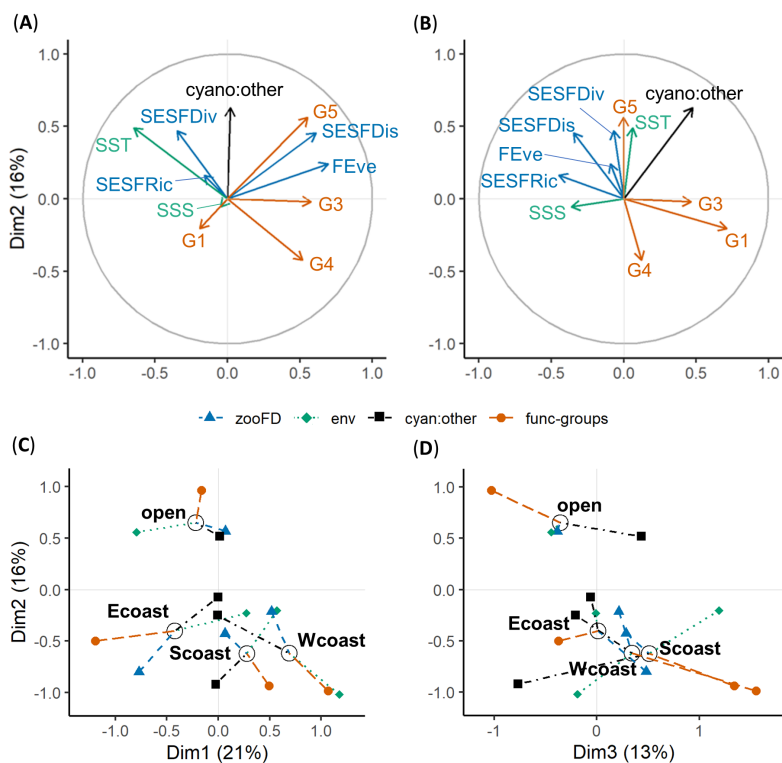
Vides apstākļi, tai skaitā mezozooplanktona FD indeksu vērtības bija samērā vienlīdzīgas starp analizētajiem piekrastes reģioniem. Nelielas atšķirības novērojamas Dim1 izklīdē, respektīvi, G3 indivīdu skaits pieaug virzienā uz rietumu piekrasti, savukārt SST augstākas vērtības novērotas austrumu piekrastē (3.4.A,C attēls).

Lai arī kopumā piekrastes ūdeņu datu kopā novērotas 14 statistiski būtiskas sakarības, kas skaidro mezozooplanktona FD mainību (3.5. attēli), jānorāda, ka tikai trīs no tām bija salīdzinoši augsti rādītāji testā ar neatkarīgu datu kopu (nrmse  $\approx$  <1.0) (3.5.A,H,I attēli), kā arī vairākām vidēji rādītāji (nrmse līdz  $\approx$  2.0) (3.5.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.

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 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

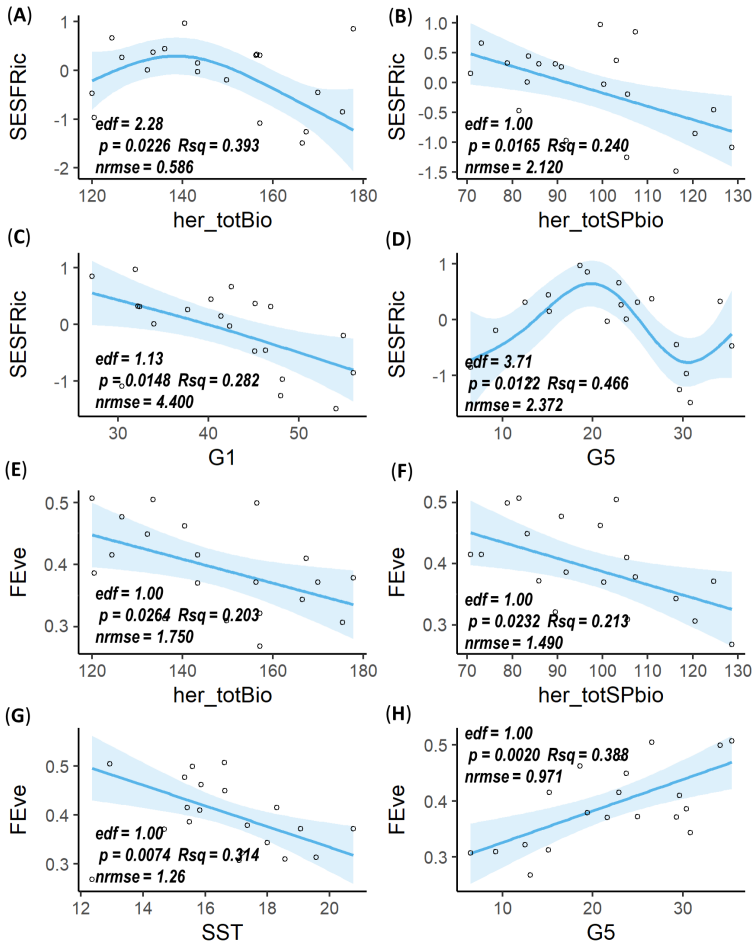
tas, ka lielākā daļa no indentificētajām statistiski būtiskajām sakarībām starp piekrastes mezozooplanktona FD un vides faktoriem bija reakcijas uz biotisko parametru mainību. Vienīgais izņēmums bija FEve indekss, kurš uzrādīja būtisku ( $p=0.0074$ ) un salīdzinoši precīzu ( $nrmse=1.26$ ) negatīvu saistību ar SST (3.5.G attēls). Mezozooplanktona ceņozes aizpildītās nišas telpas līdzsvara samazināšanās (ko raksturo FEve indeksa vērtības), palielinoties temperatūrai, ir tieša abiotiskās ietekmes atlases ("abiotic filtering") izpausme, ko kontrolē sezonālās svārstības. Ieguvumi no siltākiem vai aukstākiem apstākļiem dažādām mezozooplanktona sugām un grupām atšķiras, tādejādi radot izmaiņas pazīmju sastopamībā (piem., Forster and Hirst, 2012; Kenitz *et al.*, 2017).



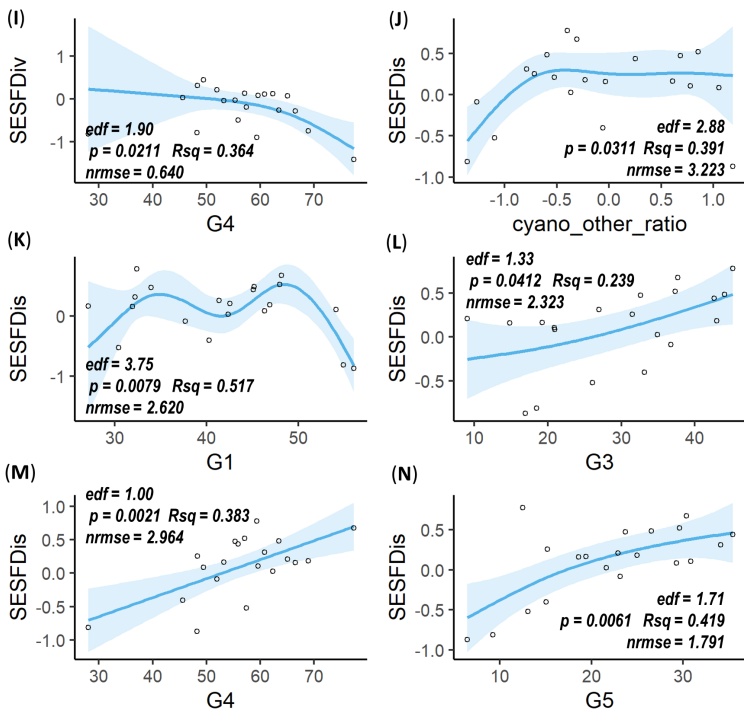
**Att. 3.4. A,B** Vides parametru telpiskā mainība Rīgas līcī, izskaidrota ar korelācijas apli, un **(C,D)** vides raksturojums katram analizētajam reģionam: open–atklāti ūdeņi; Ecoast–austrumu piekrastes ūdeņi; Wcoast–rietumu piekrastes ūdeņi; Scoast–dienvidu piekrastes (pārejas) ūdeņi. **(A,C)** attēlo 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 (funkcionālās grupas) kā definētas 2.2. tabulā. Attēls no Labuce *et al.* (2021).

Rīgas līča piekrastes ūdeņos skaitā dominē herbivori filtrētāji (G1 funkcionālā grupa), tostarp *Keratella* un *Bosmina* sugas un maza izmēra visēdāji (G4 funkcionālā grupa), kas ietver virpotājus un *Synchaeta* ģints un airkājvēžu nauplijus (3.2.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 (3.2. attēls) izteikti parādīja atšķirības starp piekrastes un atklāto ūdeņu sistēmām. Maza izmēra organismi (G1 un G4 grupas) lielākā skaitā sastopami piekrastes ūdeņos. Ķermeņa izmērs uzskatāms par vienu no nozīmīgākajām funkcionālajām pazīmēm, no kuras



Att. 3.5. Turpinājums nākamajā lapā. Attēls no Labuce *et al.* (2021).



**Att. 3.5.** Statistiski būtiskās ( $p < 0.05$ ) GAM sakarību atbildes līknes, kas iegūtas analizējot Rīgas līča piekrastes ūdeņu apmācību 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.g.). 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 (ģildes definētas kā 2.2. tabulā); SST–virsējā 0-10 m slāņa temperatūra, C°. Attēls no Labuce *et al.* (2021).

atkarīgas daudzas citas organisma spējas un limitācijas (Kiørboe *et al.*, 2018), tai skaitā organisma spēja saglabāt horizontālo un vertikālo novietojumu ūdens masā (McManus and Woodson, 2012). Iespējams, ka izmērā mazo, nemigrējošo organismu agregāciju piekrastes ūdeņos veicina arī pastiprinātās 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



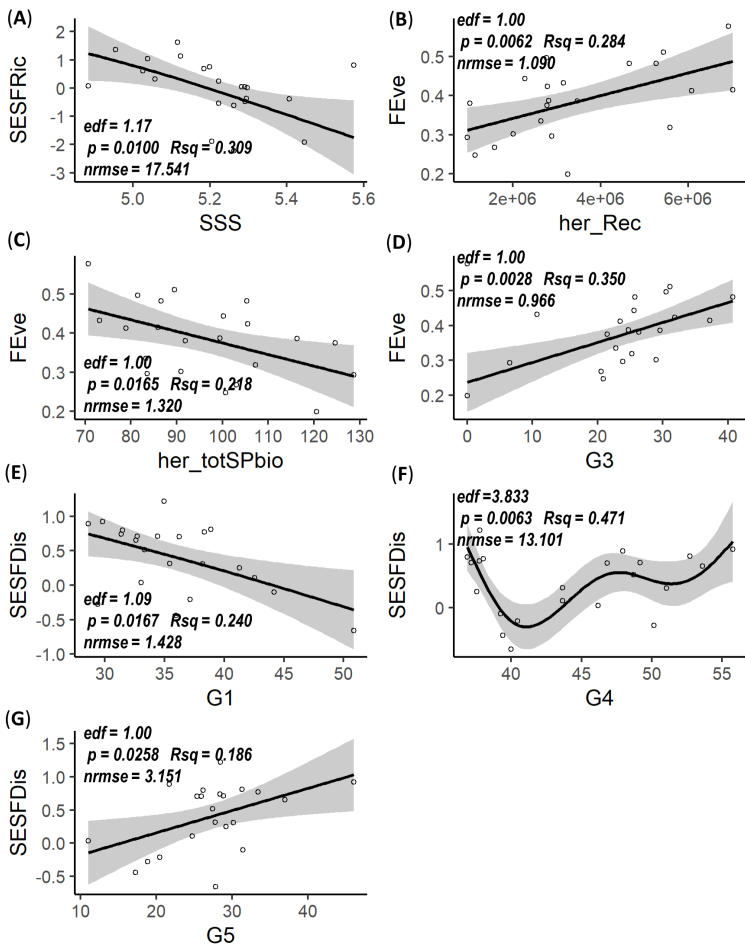
agregāciju plūsmu konverģences dēļ. Tomēr, šāds pieņēmums būtu jāpārbauda mērķētā pētījumā par fizikālajiem procesiem un to bioloģiskajām sekām augstākminētajās Rīgas līča straumēs un to frontēs.

Lielākai daļai no G1 un G4 taksoniem piemīt spēja vairoties partenogēnētiski, un tiem ir īss dzīves cikls (izņemot, airkājvēžu nauplijus un meroplanktonu, kuri ir īslai-cīgas 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, tādējādi samazinot FEve vērtību (Carmona *et al.*, 2016). Pieaugums G4 grupas indivīdu skaitā atstāj arī negatīvu ietekmi uz SESFDiv indeksu (3.5.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.

### 3.4.3. Atklātie ūdeņi

Negaidīti, ka atklātajos ūdeņos reņģu mazuļu aplēstais skaits (reņģes vecumā  $\leq 1$  gads) un reņģu nārstojošā biomasa (reņģes vecumā  $\geq 2$  gadi) saistījās ar FEve indeksu uzrādot pretējas tendences (3.6.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 funkcionālās grupas indivīdus (Arrhenius and Hansson, 1993; Livdāne *et al.*, 2016), rezultātā izmainot kopējo pazīmju sastopamību mezozooplanktona cenzē. FEve indekss atklātajos ūdeņos uzrādīja arī lineāru, pozitīvu un ticamu saistību ar liela izmēra visēdāju (G3) grupas indivīdu skaitu (3.6.D attēls), liecinot, ka šīs grupas indivīdu pieaugums līdzsvaro zooplanktona populācijas daudzveidību. 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. Tomēr, ņemot vērā, ka reņģu mazuļiem galvenā barošana telpa ir piekrastes ūdeņi (Arula *et al.*, 2012; Ojaveer, 2017), visticamāk, reņģu mazuļu skaitam nav tiešas ietekmes uz mezozooplanktona FD Rīgas līča atklātajos ūdeņos. Novērotā sakarība (3.6.B attēls) varētu būt rezultāts krusteniskai sakarībai starp analizētajiem parametriem.

Līdzīgi jau kā novērots piekrastes ūdeņos, SESFDiv indeksa variāciju lielā mērā nevarēja izskaidrot ar analizē iekļautajiem vides faktoriem; SESFDiv neuzrādīja nevienu statistiski būtisku sakarību atklātajos ūdeņos. Savukārt SESFDiv bija atkarīgs no funkcionālo grupu savstarpējā sadalījuma (3.6.E-G attēli), lai gan konstatēto sakarību nrmse ir lielāka par 1, līdz ar to neapstiprina tās kā cēloņsakarības, drīzāk kā kovariāciju.

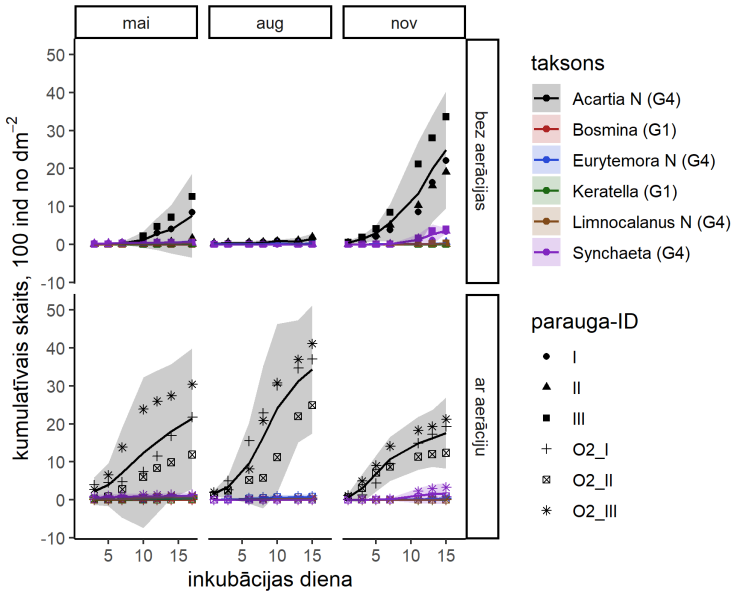


**Att. 3.6.** Statistiski būtiskās ( $p \leq 0.05$ ) GAM sakarību atbildes līknes, kas iegūtas analizējot Rīgas līča atklāto ūdeņu apmācību datu kopu (1993–2014). Apakšgrafiki rāda vienu faktoru ietekmes uz (A) SESFRic (funkcionālā bagātība), (B–D) FEve (funkcionālo vienmērīgumu), (E–G) SESFDIS (funkcionālo izkliedi). Rezultātu aprakstošie lielumi - kā 3.5.attēlā. her\_Rec - reņģu mazuļu (1 gads) aplēse, 1000 ind; SSS - virsējā 0-10 m slāņa sāļums, PSU. Attēls no Labuce *et al.* (2021).

### 3.5. Bentāles-pelaģiāles sasaiste un mezozooplanktona FD (V-nepublicēts)

Tiešo "olu bankas" ietekmi uz mezozooplanktona cenozi un tās FD var novērtēt apskatot sedimentu inkubācijas rezultātus (3.7. attēls). Redzams, ka no sedimentiem šķīstas divu funkcionālo grupu (G1, G4) pārstāvji, bet vislielākā skaitā maza-izmēra omnivori (G4) indivīdi. Jānorāda, ka G4 grupā iekļauti arī airkājvēžu naupliji, kas ar laiku nobīdi, bet var ietekmēt arī citas funkcionālās gīdles (pēc naupliju taksonomiskās

piederības). Tāpēc var secināt, ka visciešākā bentāles-pelaģiāles sasaiste ir G3 (*Acartia*; 3.7. attēls) un G4 (*Synchaeta* un airkājvēžu naupliji; 3.7. attēls) grupām.



**Att. 3.7.** Zooplanktona kāpuru šķīlšanās kumulatīvais skaits (ataudze) no sedimentu virsējā 2 cm slāņa (121A. stacija). Inkubācija veikta 2018.gadā.

Ūdens turbulence un gaisa pievade inkubācijas laikā tika kontrolēta. Izteikti lielāks apjoms bentisko olu izšķīlās paraugos, kuriem aerēja ūdeni (3.7. 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 mL L<sup>-1</sup> (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.

### 3.6. Apkopojums: Iesājūdens 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 (3.8. 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 (partenogēnētiskā vairošanās) visbiežāk ir maza izmēra, līdz ar to ietekmēts arī vidējais zooplanktona izmērs homogēnās dzīvotnēs, kas norāda uz samazinātu planktonēdāju zivju barības kvalitāti.

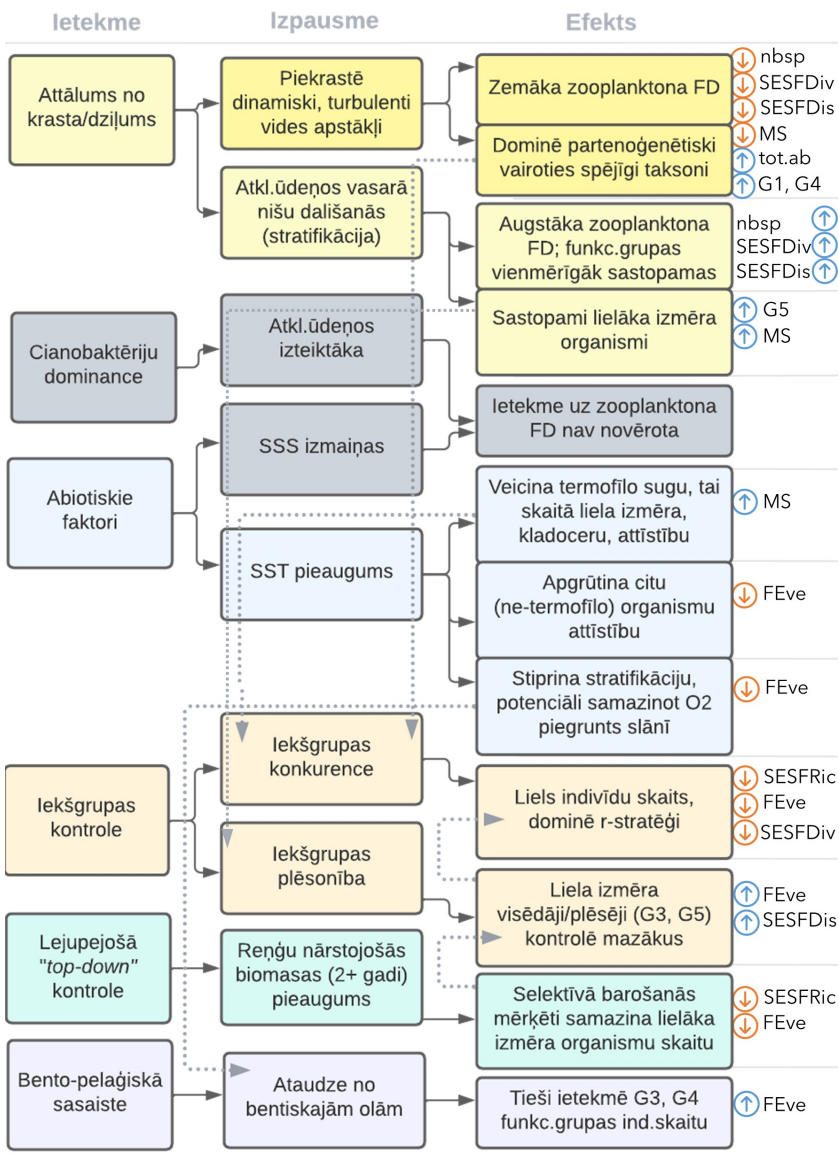
Bilvas apdzīvotības rezultātā sugu līdzāspastāvēšanai izteikti noteicoša ir iekšgrupas konkurence (sastopamas funkcionāli līdzīgas sugas) un nišu sadalīšana (sastopamas funkcionāli atšķirīgas sugas) (Prati *et al.*, 2021). Bet, ņemot vērā piekrastes pelagiāles vienveidīgumu galvenais noteicošais process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

Prētēja ietekme novērojama atklātajos ūdeņos, kur izteiktā stratifikācija nodrošina dažādas dzīvotnes nišas (virsējie 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 izkliedes (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 pelagiālē 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.

Lai uzturētu vienmērību zooplanktona cenožē, bentāles-pelagiāles sasaistes nepārtrauktība ir svarīga. Īpaši nozīmīga tā ir maza un liela izmēra omnivoriem (G3, G4 grupām) un herbivorajiem filtrētājiem (G1 grupai). Kā arī plēsīgais *C.pengo*i, lai gan šajā pētījumā netika novērots šķilšanās 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 cenozi 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. 3.8.** Novērotās faktoru ietekmes uz zooplanktona funkcionālās daudzveidības (FD) parametriem. Nepārtrauktās bultas norāda tiešu ietekmi; punktotās bultas norāda netiešo ietekmi, kas rodas no radītā efekta (norādītas nozīmīgākās). nbsp–sugu skaits; SESFRic, SESFDiv, SESFDis, FEve–FD indeksi; MS–vidējais zooplanktona izmērs; tot.ab–kopējais zooplanktona skaits; G1–G5–mezozooplanktona funkcionālās grupas; SST–viršējā 0-10 m slāņa vidējā temperatūra; SSS–viršējā 0-10 m slāņa vidējais sāļums.

#### 4. SECINĀJUMI

- ▶ Virpotāja *Synchaeta* sugu daudzveidības izpēte apskatītajā reģionā ir nepilnīga, kā rezultātā taksonomiskā daudzveidība varētu būt novērtēta par zemu. Virpotāju taksonomiskajai izpētei nepieciešama papildus uzmanība nākotnes pētījumos, iekļaujot gan elektronmikroskopijas metodi trofī 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.
- ▶ MST5 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 MST5 novērtējumā piekrastes ūdeņos iekļaut tikai kopējā krājuma parametru (TS), precīzāk kopējo zooplanktona skaitu (TZA).
- ▶ Mezozooplanktona funkcionālo daudzveidību primāri kontrolē abiotiskie faktori, ja dzīvotne vertikālā dimensijā ir homogēna (kā tas novērots Rīgas līča piekrastē); mezozooplanktona funkcionālo daudzveidību primāri kontrolē biotiskie faktori, ja dzīvotne ir heterogēna – atšķirīgi abiotiskie faktori sadala dzīvotni vairākās mikrodzīvotnēs (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 lomu un praktisko pielietojumu ekoloģiskajos pētījumos.

## 5. 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 laboratorijas kolēģim, 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 pārsprīdām.

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 pārlicību 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 sadzīvisku 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 citādī!

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



## Literatūra

- Aladin, N.V. & Panov, V.E. 2000. Comparative biology of the predatory cladoceran *Cercopagis pengoi* from Lake Ontario, Baltic Sea and Caspian Sea. *Arch Hydrobiol*, 1(49):23–50. doi:[10.1127/archiv-hydrobiol/149/2000/23](https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/149/2000/23).
- Andrushaitis, A. 1995. River load of eutrophying substances and heavy metals into the Gulf of Riga. In E. Ojaveer (ed.), *Ecosystem of the Gulf of Riga between 1920 and 1990*: 32–40. Tallinn, Estonia: Estonian Academy Publishers.
- 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://hrcaak.srce.hr/62943>.
- 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](https://doi.org/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](https://doi.org/10.1007/s10750-015-2486-8).
- 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](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01733.x).
- Berzins, B. 1960. Rotatoria (iii): Monogonata: Ploima: Brachionidae: *Keratella*. doi:[10.17895/ices.pub.5011](https://doi.org/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](https://doi.org/10.1093/plankt/fbp020).
- 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](https://doi.org/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](https://doi.org/10.5194/essd-9-99-2017).
- 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](https://doi.org/10.1023/A:1009947320273).
- Calbet, A. 2008. The trophic roles of microzooplankton in marine systems. *ICES Journal of Marine Science*, 65:325–331. doi:[10.1093/icesjms/fsn013](https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn013).
- 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](https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.003).
- De Smet, W.H. 1998. Preparation of rotifer trophi for light and scanning electron microscopy. *Hydrobiologia*, 387:117–121. doi:[10.1023/A:1017053518665](https://doi.org/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.
- 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-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.
- Forster, J. & Hirst, A.G. 2012. The temperature-size rule emerges from ontogenetic differences between growth and development rates. *Funct Ecol*, 26(2):483–492. doi:10.1111/j.1365-2435.2011.01958.x.
- 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.
- 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.
- 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., 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., 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.
- Hamilton, A.J. 2005. Species diversity or biodiversity? *Journal of Environmental Management*, 75(1):89–92. doi:10.1016/j.jenvman.2004.11.012.
- 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.
- HELCOM. 2017. Manual for Marine Monitoring in the COMBINE programme of HELCOM. url:<https://helcom.fi/media/publications/Manual-for-Marine-Monitoring-in-the-COMBINE-Programme-of-HELCOM.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>.

- 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>. R package version 2.2-8.
- 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>.
- 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., Griniënė, 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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., 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.

- Kotta, J., Kotta, I., Simm, M., Lankov, A., Lauringson, V., Põllumäe, 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. & Põllupüü, M. 2009. Separate and interactive effects of eutrophication and climate variables on the ecosystem elements of the Gulf of Riga. *Estuar Coast Shelf S*, 84(4):509–518. doi:10.1016/j.ecss.2009.07.014.
- 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.
- Labilberté, 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.
- Labilberté, 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.
- 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. & Frost, B.W. 2002. Morphological stasis in the *Eurytemora affinis* species complex (Copepoda: Temoridae). *Hydrobiologia*, 480:111–128. doi:10.1023/A:1021293203512.
- 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.
- 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.
- Livdāne, L., Putnis, I., Rubene, G., Elferts, D. & Ikauniece, 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. 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.
- 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/BF00388886.

- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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., 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., 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., Plonus, R., Funk, S. & Keth, A. 2020. Indperform: Evaluation of indicator performances for assessing ecosystem states. url:<https://saskiaotto.github.io/INDperform/>.
- 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.
- Pecuchet, L., Lindegren, M., Kortsch, S., Całkiewicz, 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. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6):741–758. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x.
- 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.

- Podani, J. 1999. Extending Gower's general coefficient of similarity to ordinal characters. *Taxon*, 48(2):331–340. doi:[10.2307/1224438](https://doi.org/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](https://doi.org/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](https://doi.org/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>.
- Revis, N., Castel, J. & Tackx, M. 1991. Some reflections on the structure of the mandible-plate of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida). *Hydrobiological Bulletin*, 25(1):45–50. doi:[10.1007/BF02259588](https://doi.org/10.1007/BF02259588).
- 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](https://doi.org/10.3354/meps080159).
- Ruttner-Kolisko, A. 1974. *Plankton Rotifers. Biology and Taxonomy*. Stuttgart, Germany: E.Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele U. Obermiller). 146 p.
- 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).
- 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).
- 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.
- Tiselius, P. 1989. Contribution of aloriccate 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).
- 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).
- 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).
- 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).
- 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).
- 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.