



**LATVIJAS
UNIVERSITĀTE**

**Promocijas darba
kopsavilkums**

Atis Labucis

**VIDES FAKTORU UN
FITOPLANKTONA
FUNKCIONĀLO GRUPU IETEKME
UZ PIRMPRODUKCIJAS SEZONĀLO
DINAMIKU RĪGAS LĪCĪ**

Rīga 2023



**LATVIJAS
UNIVERSITĀTE**
BIOLOĢIJAS FAKULTĀTE

Atis Labucis

**VIDES FAKTORU UN FITOPLANKTONA
FUNKCIONĀLO GRUPU IETEKME UZ
PIRMPRODUKCIJAS SEZONĀLO DINAMIKU
RĪGAS LĪCĪ**

Promocijas darba kopsavilkums
doktora grāda iegūšanai bioloģijā
Apakšnozare: hidrobioloģija

Darba zinātniskā vadītāja
Dr. biol. Ingrīda Andersone

Rīga 2023

Promocijas darba studijas veiktas Latvijas Universitātes Bioloģijas fakultātē un Daugavpils Universitātes aģentūrā "Latvijas Hidroekoloģijas institūts" laika posmā no 2014. gada oktobra līdz 2022. gada oktobrim.

Promocijas darba forma: publikāciju kopa bioloģijā, hidrobioloģijā.
Darbs sastāv no ievada, divām nodaļām, secinājumiem, literatūras saraksta un četrām publikācijām.

Darba zinātniskā vadītāja: vadošā pētniece *Dr. biol.* Ingrīda Andersone

Darba recenzenti:

- 1) Artūrs Škute, *Dr. biol.*, prof., Daugavpils Universitāte
- 2) Ilga Kokorīte, *Dr. geogr.*, vadošā pētniece, Latvijas Universitāte
- 3) Evita Strode, *Dr. biol.*, pētniece, Latvijas Hidroekoloģijas institūts

Promocijas darba aizstāvēšana notiks

Latvijas Universitātes Bioloģijas zinātņu nozares promocijas padomes atklātā sēdē 2023. gada 2. oktobrī plkst. 14.00 Rīgā, Jelgavas ielā 1, Dabaszinātņu Akadēmiskā centra 545. auditorijā.

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

Promocijas padomes priekšsēdētājs:

prof. *Dr. biol.* Guntis Brūmelis

Promocijas padomes sekretāre:

Vita Rovīte

© Latvijas Universitāte, 2023

© Atis Labucis, 2023

ISBN 978-9934-36-065-7

ISBN 978-9934-36-066-4 (PDF)

ANOTĀCIJA

Pirmprodukcija ūdens ekosistēmās ir atkarīga no fotosintēzes procesa, ko veic autotrofie organismi, piemēram, fitoplanktons, fitobentoss un makroaļģes. Šajā promocijas darbā apskatīts Rīgas līcī maz izpētīts aspekts – fitoplanktona pirmprodukcijas sezonālā dinamika un tās saistība ar abiotiskajiem un biotiskajiem vides faktoriem. Šādu zināšanu iegūšana sniedz iespēju padziļināti izvērtēt eitrofikācijas procesu ietekmi gan reģionāli, gan vispārīgi, kā arī papildina zināšanu kopumu par pelaģiskajā trofiskajā barības tīklā pieejamo enerģijas apjomu un to ietekmējošajiem vides faktoriem. Galvenie rezultāti norāda, ka ikgadējā pirmproduktivitāte Rīgas līcī sasniedza 353–376 g C m². Produktīvā perioda laikā (no aprīļa līdz oktobrim) fitoplanktona pieejamo barības vielu avots sezonāli mainās, līdz ar to pirmprodukcijai novērojama izteikta sezonālitate. Augstākā tīrā (NPP) un kopējā (GPP) pirmprodukcija ir novērojama pavasarī, savukārt rudens periodā vērojama viszemākā fitoplanktona produktivitāte. Pamatojoties uz izotopu signāliem, pavasara mērījumi atšķirās no pārējā perioda, pieļaujot lielāku ietekmi no sauszemes un antropogēnajiem avotiem. Kramaļģēm, dinoflagelātiem un ciliātam *Mesodinium rubrum* vērojama visciešākā pozitīvā saistība ar izotopiskajām izmaiņām Rīgas līcī, norādot uz minēto taksonu lomu jaunās produkcijas veidošanā, papildinot sistēmu ar jaunu enerģiju. Jāuzsver, ka miksotrofais ciliāts *M. rubrum* dominēja visos gadalaikos, uzrādot būtisku korelāciju ar paaugstinātu produktivitāti. Savukārt kramaļģes tika identificētas kā galvenais jaunās produkcijas veidotājs pavasarī, bet diazotrofās cianobaktērijas *Aphanizomenon flosaquae* – vasarā, barības vielas reģenerējošā sistēmā. Promocijas darba galvenie rezultāti ir publicēti četrās publikācijās.

Atslēgvārdi: pirmprodukcija, *Mesodinium rubrum*, Balijas jūra, Rīgas līcis

SATURA RĀDĪTĀJS

PUBLIKĀCIJU SARAKSTS	5
1. IEVADS	6
2. MATERIĀLI UN METODEDES	11
2.1. Pētījuma reģiona raksturojums	11
2.2. Paraugu ievākšana un apstrāde	11
2.3. Statistiskās metodes	13
3. REZULTĀTI UN DISKUSIJA	14
3.1. Kopējā pirmprodukcija	14
3.2. Planktona sabiedrības metabolisms	16
3.3. Jaunā un reģenerētā pirmprodukcija	18
3.4. Fitoplanktona sabiedrības loma pirmprodukcijā	20
3.5. Miksotrofā ciliāta <i>Mesodinium rubrum</i> būtiskā loma	21
3.6. Pelaģiskā pirmprodukcija mainīgā vidē	24
SECINĀJUMI	26
AIZSTĀVAMĀS TĒZES	27
LITERATŪRA	28

PUBLIKĀCIJU SARAKSTS

Šis promocijas darbs ir publikāciju kopa, kas sastāv no sekojošām četrām publikācijām (tekstā turpmāk apzīmētas ar romiešu cipariem):

- I Labucis A., Purina I., Labuce A., Barda I., Strake S. **Spring seasonal pattern of primary production in the Gulf of Riga (Baltic Sea) after a mild winter.** *Environmental and Experimental Biology.* (2017) 15, 247–255.
- II Purina I., Labucis A., Barda I., Jurgensone I., Aigars J. **Primary productivity in the Gulf of Riga (Baltic Sea) in relation to phytoplankton species and nutrient variability.** *Oceanologia.* (2018) 60, 544–552.
- III Tunēns J., Aigars J., Poikāne R., Jurgensone I., Labucis A., Labuce A., Liepiņa-Leimane I., Buša L., Viksna A. **Stable carbon and nitrogen isotope composition in suspended particulate matter reflects seasonal dynamics of phytoplankton assemblages in the Gulf of Riga, Baltic Sea.** *Estuaries and Coasts.* (2022) 45, 2112–2123.¹
- IV Labucis A., Labuce A., Jurgensone I., Barda I., Andersone I., Ikaunieca A. **Seasonal variation in size structure and production of autotrophic plankton community in eutrophied, low-light environment: A focus on *Mesodinium rubrum*.** *Oceanologia* (2023) 65, 398–409.

¹ Šajā promocijas darbā iekļauta daļa no **III publikācijas** – iekļauti rezultāti, kas raksturo fitoplanktona asimilētās biomasas avotu (jūras vai sauszemes), pamatojoties uz stabilo oglekļa un slāpekļa izotopu mērījumiem.

1. IEVADS

Pirmprodukcija ūdens ekosistēmā ir atkarīga no fotosintēzes procesa, ko veic autotrofie organismi, piemēram, fitoplanktons, fitobentoss un makroaļģes. Fotosintēzes procesa kvantitatīvai noteikšanai laika gaitā plaši izmantotas četras pieejas: (a) skābekļa koncentrācijas izmaiņas, (b) oglekļa dioksīda izmaiņas, (c) organisko vielu veidošanās un (d) hlorofila fluorescences izmaiņas (Falkowski et al., 2003). Šajā promocijas darbā autotrofā fitoplanktona (mikroaļģu) organisko vielu sintēzes apjoms tiek novērtēts, pamatojoties uz skābekļa koncentrācijas izmaiņām.

Fitoplanktons ir galvenais pirmproducents pelaģiskajā dzīvotnē (Henriksen, 2009; Ask et al., 2016). Fitoplanktonu veido taksonomiski daudzveidīgs, galvenokārt fotosintezējošu vienišūnas organismu kopums, taču vienlaikus pastāv arī daudz miksotrofu un heterotrofu fitoplanktona sugu. Tipiski mērenajai klimata joslai, līdz ar sezonālajām vides izmaiņām, mainās arī fitoplanktona populācijā dominējošās taksonomiskās un funkcionālās grupas, kā arī to ekoloģijas iezīmes. Pavasara ziedēšanas periodu var minēt kā piemēru, kurā atspoguļojas kontrasti starp dažādām fitoplanktona funkcionālajām grupām, kā arī ir izteikti novērojama vides apstākļu ietekme. Mērenās joslas jūrās, tai skaitā Baltijas jūrā, pavasara ziedēšana ilgst aptuveni vienu mēnesi, taču tā kopumā sastāda ap 40–60% no ikgadējās oglekļa piesaistes (Heiskanen, 1998). Atlikušajā produktīvās sezonas laikā asimilācijas efektivitāte ir zemāka.

Jāatzīmē, ka lielākā daļa mērenās klimatiskās zonas pavasara pirmprodukcijas ir “jaunā produkcija” (Falkowski et al., 2003). Respektīvi, tā ir pirmprodukcija, kas veidota no oksidētajām neorganiskā slāpekļa formām (NO_3 , NO_2) vai fiksētā atmosfēras slāpekļa (N_2) (definīcija no Dugdale, Goering, 1967; Williams et al., 1989). Tādējādi pelaģiāles produktīvajā slāni jauno produkciju ietekmē fizikālie un ķīmiskie procesi – ūdens sajaukšanās, apvelings, upju notece un atmosfēras pārnese. Gluži pretēji ir ar “reģenerēto produkciju”, kas ir veidota no sistēmā pieejamām un aprītē esošajām barības vielām, piemēram, amonija joniem (Berg et al., 2003).

Baltijas jūra ir kontinentāla iekšzemes jūra ar ierobežotu ūdens apmaiņu un izteiktu sāļuma un klimatisko gradientu no mērenās joslas līdz subarktiski limniskajām ekosistēmām. Līdz ar to pelaģiskās pirmprodukcijas apjoms Baltijas jūrā minētajā gradientā ir izteikti mainīgs (1. tabula). Īpaši tas novērojams starp Baltijas jūras apakšbaseiniem, kuru trofiskais stāvoklis dažādo vides un ekoloģisko faktoru ietekmē atšķiras, variējot no mezotrofa līdz eitrofam. Aprēķināts, ka Baltijas centrālajā daļā, t. i., Austrum- un Rietumgotlandes baseinos, vidējā kopējā pirmprodukcija ir aptuveni $172 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ (Samuelsson et al., 2006). Piekrastes un upju ietekmes zonās pirmprodukcijas rādītāji parasti ir augstāki nekā atklātajos Baltijas jūras ūdeņos. Lai gan sevišķi duļķainos un turbulentos

ūdeņos, piemēram, Klaipēdas šaurumā, kur Seki dziļums <1 metru, pirmprodukcija eifotiskajā slānī var būt zemāka ierobežotās gaismas pieejamības dēļ.

Rīgas līcis ir sekls, daļēji noslēgts Baltijas jūras apakšbaseins ar lielu upju noteci, kas rezultējas paaugstinātā eitrofikācijā salīdzinājumā ar Baltijas jūras centrālo daļu (Kotta et al., 2008). Līča eitrofo stāvokli apstiprina arī līdz šim noteiktie pirmprodukcijas apjomi (piem., Wasmund et al., 2001). Pētījumi par pirmprodukciju Rīgas līcī pēdējās desmitgadēs bijuši salīdzinoši reti un neregulāri (Andrushaitis et al., 1992; Olesen et al., 1999; Wassmann, Tamminen, 1999; Wasmund et al., 2001), galvenokārt aptverot periodu no 1989. līdz 1997. gadam. Kopumā aprēķinātā ikgadējā kopējā pirmprodukcija Rīgas līcī ir viena no lielākajām visā Baltijas jūrā (1. tabula). Tā svārstās no 250 līdz 350 g C m⁻² y⁻¹, kas ietilpst vispārējā diapazonā, kāds definēts piekrastes pārejas ūdeņu sistēmām (Nikson, 1982), t. i., 200–400 g C m⁻² y⁻¹.

Zināms, ka Rīgas līča pirmprodukcijas dinamikā pavasara un vasaras sezonā fitoplanktona produkciju galvenokārt ierobežo barības vielu pieejamība (Olesen et al., 1999), savukārt rudens sezonā ir ierobežota fotosintēzei nepieciešamās gaismas pieejamība sezonālo izmaiņu un ūdens masu sajaukšanās ietekmē. Taču, ņemot vērā Rīgas līča seklumu, stabilizējošie (sauļes siltumenerģija) un destabilizējošie (vēja) spēki spēcīgi ietekmē pelagiskās dzīvotnes visas produktīvās sezonas gaitā, un pirmprodukcijas apjoms to ietekmē dienu no dienas var atšķirties pat līdz divām reizēm (Wassman, Tamminen, 1999). Svārstības pastiprina lokāli ūdens masu apmaiņas procesi kā apvelings, kas parasti izraisa pirmprodukcijas samazināšanos īstermiņā, taču pieaugumu ilgtermiņā (Lehmann, Myrberg, 2008). Agrākie pētījumi (Lundsgaard et al., 1999; Olesen et al., 1999; Olli, Heiskanen, 1999) norāda uz augstu barības vielu aprites efektivitāti Rīgas līča pelaģiālē. Savukārt jaunā produkcija pārsvarā ir lokalizēta līča dienvidu daļā, bet sistēmā kopumā dominē reģenerētā produkcija.

1. tabula. Pirmprodukcijas vērtības dažādos Baltijas jūras un Ziemeļatlantijas apgabalos

Reģions	Kopējā pirmprodukcija, g C m ⁻² y ⁻¹	Horizonts	Periods	Sezona	Atsauce
Baltijas jūra					
Rīgas līcis	353–376	0–10 m	2011–2012	apr.–okt.	Šis pētījums (II)
Rīgas līča piekraste	350	1, 5, 10 m	1993–1995	maijs–sept.	Olesen et al., 1999
Rīgas līcis	290	NA	NA	janv.–dec.	Kotta et al., 2008
Somu līcis	74–111	NA	NA	janv.–dec.	Pitkänen, 2008
Botnijas līcis	18	0, 1, 2, 4, 8, 15, 20 m	2000	janv.–dec.	Samuelsson et al., 2006

Reģions	Kopējā pirm- produkcija, g C m ² y ⁻¹	Horizonts	Periods	Sezona	Atsauce
Botnijas jūra	47	0, 1, 2, 4, 8, 15, 20 m	2000	janv.–dec.	Samuelsson et al., 2006
Baltijas jūras centrālā daļa	172	0, 1, 2, 4, 8, 15, 20 m	2000	janv.–dec.	Samuelsson et al., 2006
Gdaņskas līcis	225	NA	1993–1997	janv.–dec.	Witek et al., 1999
Kategats	135–165	2, 7, 15 un 22 m	1981–2000	janv.–dec.	Rydber et al., 2006
Belta šaurums	185–220	2, 7, 15 un 22 m	1981–2000	janv.–dec.	Rydber et al., 2006
Citi reģioni					
Ziemeļjūra, Vatu jūra	124–176	3 m	1995–1996	janv.–dec.	Tillmann et al., 2000
Česapika līcis, ASV	300–500	no 0,5–1 m	1995–2004	janv.–dec.	Harding et al., 2020
Atlantijas okeāns	83,9	0–200	NA	janv.–dec.	Eppley, Peterson, 1979

Tomēr lielākajā daļā līdzšinējo pētījumu aplūkota abiotisko faktoru ietekme uz pirmprodukciju, savukārt informācija par ekoloģisko aspektu saistību ar produktivitāti Rīgas līcī un visā Baltijas jūrā ir ierobežota. Zināms, ka pirmprodukciju ietekmē fitoplanktona taksonomiskais sastāvs, populācijas struktūra, kā arī dominējošo sugu fizioloģiskās un ekoloģiskās iezīmes (piem., Chavez et al., 1990; Falkowski et al., 2003; Spilling et al., 2019; Barnejo et al., 2020).

Rīgas līča fitoplanktona taksonomiskais sastāvs un populācijas struktūra atbilst klasiskajam boreālās zonas planktona attīstības scenārijam (Yurkovskis et al., 1999; Jurgensone et al., 2011; Olli et al., 2011). Parasti pavasarī, periodā no aprīļa līdz maijam, dominē kramaļģes *Pauliella taeniata* un *Thalassiosira baltica*. Pavasara beigās fitoplanktona biomasu pārsvarā sastāda kramaļģes *Chaetoceros* spp. un dinoflagelāti *Peridiniella catenata*, kā arī miksotrofie ciliāti *Mesodinium rubrum*. Jūlijā un augustā novērojama cianobaktēriju (galvenokārt *Aphanizomenon flosaquae*) ziedēšana. To bieži papildina zaļāļģes un kriptofītaļģes. Septembrī–oktobrī, pēc tam, kad konvektīva ūdens masu sajaukšanās ir izjaukusi termoklīnu, fitoplanktona attīstības scenāriju noslēdz otrā kramaļģu ziedēšana (Yurkovskis et al., 1999; Jurgensone et al., 2011). Ziemas un rudens periodā ūdens masas vēja ietekmē vertikāli sajaucas, uznesot virspusē dziļumā esošās barības vielas, kas nodrošina fitoplanktona attīstību nākamajā pavasarī (Rydberg et al., 1990). Ziemā fitoplanktona attīstība ir kavēta ierobežotā dienas

gaismas ilguma un vējaino apstākļu vai ledus segas dēļ, kas kopumā samazina vispārējo gaismas pieejamību ūdenī (Vihma, Haapala, 2009).

Visbeidzot, vides faktoru loma un ietekme Baltijas jūrā atšķiras gan reģionālā mērogā, gan – jo sevišķi – lokāli (Snoeijs-Leijonmalm, Andrén, 2017). Tādēļ planktona pirmprodukcijas apjoma un to galveno veidotāju un veicinošo faktoru noteikšana ir būtiska, lai papildinātu izpratni par oglekļa plūsmu dinamiku un ekosistēmas funkcionēšanu kopumā, veicinot virzību uz ekosistēmā balstītu vides pārvaldību. Arī nesen izvirzītā hipotēze par miksotrofo organismu būtisko nozīmi planktona ekoloģijā uzsver vajadzību pēc funkcionālo grupu, jo sevišķi miksotrofo organismu, detalizēta ekoloģiskā raksturojuma (Mitra et al., 2014, 2016), lai tiktu nodrošināts pietiekams datu apjoms to jēgpilnai iekļaušanai reģiona barības tīkla modeļos.

Darba mērķis: izprast pirmprodukcijas galvenos ietekmējošos vides faktorus Rīgas līcī un identificēt fitoplanktona funkcionālo grupu nozīmi tās veidošanā.

Darba uzdevumi:

- apzināt pirmprodukciju ietekmējošos vides faktorus un to ietekmes;
- aprēķināt jaunās un reģenerētās produkcijas apjomu;
- apzināt pirmprodukcijā asimilēto vielu avotu (sauszeme vai jūras vide);
- noteikt pirmprodukcijas veidošanā nozīmīgākās fitoplanktona funkcionālās grupas.

Darba zinātniskā novitāte un praktiskā aktualitāte

Šajā promocijas darbā apskatīts Rīgas līcī maz izpētīts aspekts – pirmprodukcijas sezonālā dinamika un tās saistība ar abiotiskajiem un biotiskajiem vides faktoriem. Šādu zināšanu iegūšana sniedz iespēju padziļināti izvērtēt eitrofikācijas procesu ietekmi gan reģionāli, gan vispārīgi, kā arī papildina zināšanu kopumu par pelaģiskajā trofiskajā barības tīklā pieejamo enerģijas apjomu un to ietekmējošajiem vides faktoriem, rezultātā ļaujot precīzāk novērtēt pelaģisko dzīvotni un ekosistēmu. Turklāt šis ir pirmais pētījums, kurā aprēķināti jaunās un reģenerētās pirmprodukcijas apjomi un, pamatojoties uz izotopu signāliem, analizēta biomasā asimilēto vielu izcelsme. Rezultātā iegūta informācija par biogēnu apriti un to iesaisti bioloģiskajos procesos, kas ir pamatinformācija bioģeoķīmisko ciklu un barības tīkla procesu pilnvērtīgākai izprašanai. Iegūto informāciju iespējams praktiski pielietot vides pārvaldībā, izmantojot uz ekosistēmu balstītu pieeju.

Pētījuma rezultāti prezentēti trīs vietējās un trīs starptautiskās konferencēs:

1. Latvijas Universitātes 73. zinātniskā konference. 02.02.–06.02.2015. Bioloģijas fakultātes Hidrobioloģijas katedras sekcija “Latvijas ūdeņu

- vides pētījumi un aizsardzība”. Mutisks referāts: **Fitoplanktona ekoloģiskās kvalitātes elementu indikatoru klašu robežvērtību izstrāde Latvijas piekrastei**. *Atis Labucis, Ieva Bārda, Iveta Jurgensone*.
- Latvijas Universitātes 74. zinātniskā konference. 01.02.2016. Bioloģijas fakultātes Hidrobioloģijas katedras sekcija “Latvijas ūdeņu vides pētījumi un aizsardzība”, mutisks referāts: **Fitoplanktona Pirmprodukcijas sezonālā dinamika Rīgas līcī 2015. gadā**. *Atis Labucis, Iveta Jurgensone, Anda Ikauniece*.
 - ICES Annual Science Conference 2016, 19.09.–23.09.2016. Rīgā. Mutisks referāts: **Phytoplankton community and controlling factors of primary production in the Gulf of Riga (Baltic Sea)**. *Atis Labucis, Iveta Jurgensone, Ieva Barda, Anda Ikauniece*.
 - ICES/PICES Early Career Scientist Conference in Busan, Republic of Korea, 30.05.–02.06.2017. Mutisks referāts: **Phytoplankton community and controlling factors of primary production in the Gulf of Riga (Baltic Sea)**. *Atis Labucis, Iveta Jurgensone, Ieva Barda, Anda Ikauniece*.
 - Valsts Pētījumu Programmas EVIDEnT 3. zinātniskā konferencē. 24.11.2017. VPP Evidents 1. projektu sadaļā; mutisks referāts: **Pirmprodukcijas aprīte Rīgas līcī**. *Atis Labucis, Iveta Jurgensone, Ieva Bārda, Lelde Ozoliņa*.
 - European Space Agency’s 2019 Living Planet Symposium. 13.05.–17.05.2019. Milāna, Itālija. Stenda referāts: **Sentinel-3 Ocean and Land Colour Instrument data comparison with in situ chlorophyll-a**. *Atis Labucis*.

Promocijas darbā iekļauti rezultāti, kas iegūti šādos projektos:

- ES LIFE+ Nature & Biodiversity programmas projekts “Inovātīvas pieejas jūras bioloģiskās daudzveidības monitoringam un dabas vērtību aizsardzības stāvokļa novērtēšanai Baltijas jūrā (MARMONI)”;
- projekts “„Rīgas līča ekosistēmas funkcionālā modeļa izstrāde efektīvas nacionālās politikas Baltijas jūras aizsardzībai, nodrošināšanai un ilgtspējīgas ekosistēmas izmantošanai veicināšanai (LIMOD)” finansējums no Eiropas Reģionālā attīstības fonda;
- Valsts pētījumu programma 2014–2017 “Latvijas ekosistēmu vērtība un tās dinamika klimata ietekmē (EVIDEnT)” finansējums no Latvijas valsts pētījumu programmas 2014–2017.

2. MATERIĀLI UN METODEDES

2.1. Pētījuma reģiona raksturojums

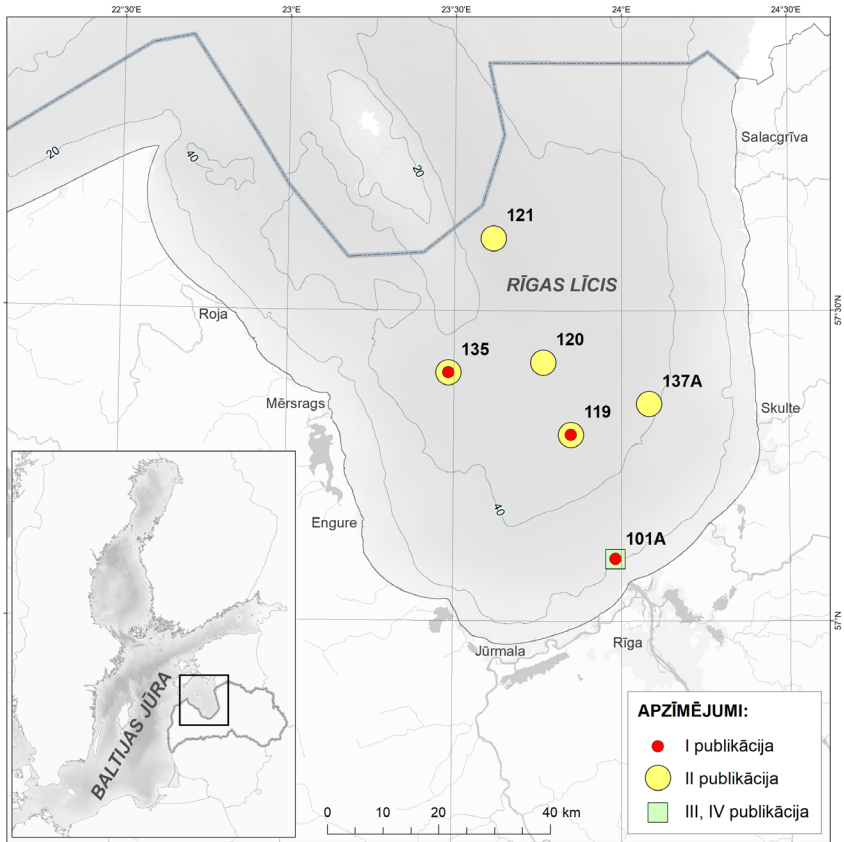
Rīgas līcis atrodas Baltijas jūras ziemeļaustrumu daļā un aizņem 16 330 km² lielu platību. Tā vidējais dziļums ir 26 m un maksimālais dziļums aptuveni 60 m. Rīgas līča sateces baseins (135 700 km²) ir vairāk nekā astoņas reizes lielāks par Rīgas līča virsmas laukumu (Kotta et al., 2008), un 86% no saldūdens apjoma ieplūst līča dienvidu daļā (Kļaviņš et al., 2002). Tādējādi veidojas ZR virzienā pieaugošs sāļuma gradients, sākot ar 0,5–2,0 praktiskā sāļuma vienībām (turpmāk tekstā: PSU) dienvidu reģiona virsējos slāņos, līdz 7,0 PSU Irbes šaurumā. Vidējais sāļums lielākajā daļā Rīgas līča variē no 5,0 līdz 6,0 PSU. Ūdens temperatūra virsējā slānī sezonāli svārstās no 0 līdz 20 °C. Ledus segas platība un tās ilgums ik gadu ir mainīgs, un ledus sezona vidusmērā ilgst aptuveni 80 dienu (Kotta et al., 2008). Ziemas sezonā (no novembra līdz aprīlim) Rīgas līča ūdens slāņi ir sajaukti, tāpēc temperatūra, ūdens sāļums un pieejamo barības vielu koncentrācija visā ūdens stabā ir līdzīga (Stigebrandt, 1996). No aprīļa līdz oktobra vidum līcī veidojas sezonālā stratifikācija, kas ierobežo vertikālo ūdens masu apmaiņu un veicina skābekļa samazināšanos un barības vielu uzkrāšanos piegrunts slānī. Savukārt rudens sezonā ūdens kolonna vēja ietekmē atkal tiek sajaukta (Yurkovskis, 2004).

2.2. Paraugu ievākšana un apstrāde

Paraugi tika ievākti nacionālā monitoringa stacijās Rīgas līča centrālajā un piekrastes daļā (**1. attēls**) laika posmā no 2011. līdz 2017. gadam (**2. tabula**). Katrā paraugošanas reizē tika apsekoti un ievākti fizikālie, ķīmiskie un bioloģiskie parametri, sekojot HELCOM COMBINE programmas rekomendācijām (HELCOM, 2017), izņemot **I publikācijā** aprakstīto pētījumu, kurā ūdens paraugi tika ievākti ar *Ferry box* sistēmu, kas uzstādīta uz pasažieru prāmja *Tallink MS Romantika* (pumpējot ūdeni no 5 m dziļuma).

Barības vielu koncentrācija tika mērīta pēc Grasshoff et al. (1983) metodēm. Visas laboratorijas analīzes tika veiktas akreditētā Latvijas Hidroekoloģijas institūta Hidroķīmijas laboratorijā (ISO/IEC 17205). Hlorofila-a un fitoplanktona taksonomiskais sastāvs un biomasa tika analizēti saskaņā ar HELCOM COMBINE programmas standarta metodiku (HELCOM, 2017). Stabīlo izotopu analīze veikta Latvijas Universitātes Ķīmijas fakultātes Analītiskās ķīmijas laboratorijā.

Fitoplanktona pirmprodukcijas mērījumiem pētījuma teritorijā izmantota gaišo un tumšo pudeļu skābekļa tehnika (sīkāk sk. Olesen et al., 1999). Skābekļa sākotnējā un pēcinkubācijas koncentrācija noteikta, titrējot ar nātrija tiosulfātu atbilstoši ISO 5813:1983 standartam. Fotosintētiski aktīvā radiācija (PAR) mērīta uz kuģa klāja, eksperimentālās inkubācijas laikā, izmantojot LI-1400 datu logeri un LI-190 kvantu sensoru.



1. attēls. Pētījumu un paraugu ņemšanas vietas Rīgas līcī

Jaunās produkcijas aprēķināšanā izmatota barības vielu patēriņa metode (sīkāk skat. Wasmund et al., 2005). Tā noteikta, balstoties uz 2012. gada datiem, pieņemot, ka pavasara ziedēšana sākas aprīlī un noslēdzas jūnijā. Jaunās produkcijas aprēķinos ņemta vērā atmosfēras pārnese, t. i., slāpekļa piesaiste no atmosfēras, kuras aprēķinos izmantoti uz pētījuma brīdi pieejamā informācija no 2010. gada. Respektīvi, atmosfēras piesaistītā slāpekļa apjoms visā Rīgas līcī

virsmas teritorijā pieņemts 9973 t (HELCOM, 2013). Rēķinot vidējo piesaistīto slāpekļa daudzumu uz Rīgas liča virsmas teritorijas vienību, noteikts konstants slāpekļa pārneses no atmosfēras ātrums, t. i., 0,12 mmol m⁻² d⁻¹. Jāuzsver, ka PO₄³⁻ pārprodukcija, kā minēts Rahm et al. (2000), aprēķinos tika pieņemta kā nebūtiska.

Frakcionēšana izmēru grupās tika veikta uzreiz pēc integrētā ūdens parauga ievākšanas un pirms paraugu taksonomiskās analīzes (**IV publikācija**). Fitoplanktona paraugi tika nošķirti ar apgrieztās frakcionēšanas metodi – virzīti caur sietu, kura acu izmērs ir 56 μm (turpmāk: <56-frakcionēts). Frakcionēšanai tika izraudzīts 56 μm tīkls, pamatojoties uz *M. rubrum* populācijas struktūru (sadalījumu izmēru klasēs) ilgtermiņa monitoringa datus 101A. stacijā (skat. datubāzi <https://latmare.lhei.lv/>).

2.3. Statistiskās metodes

Lai analizētu sakarības starp vides faktoriem un pirmprodukcijas mainīgajiem lielumiem, tika izmantotas daudzzimensiju un daudzfaktoru analīzes metodes – galveno komponentu analīze (*principal component analysis*; PCA) un daļēja mazāko kvadrātu regresija (*partial least squares regression*; PLSR). Pirms analīzes visu mainīgo vērtības tika normalizētas un standartizētas, pārveidojot tās uz variācijas koeficientiem. Analīzes veiktas, izmantojot StatSoft® STATISTICA 7 (**I publikācija**) un R programmu v.3.6.1 (R Core Team, 2019) (**III un IV publikācija**). Tīrās pirmprodukcijas (NPP) apjoma atšķirības starp nefrakcionēto un <56-frakcionēto planktona sabiedrību izvērtētas, pielietojot neparametrisko Vilkoksona testu (*Wilcoxon signed-rank test*).

2. tabula. Pētījumā apseko to staciju koordinātas, dziļums un ievākto datu periods

Stacija	Z platums	A garums	Dziļums, m	Periods
101A	57,1000	23,9833	22	Marts–maijs 2014 (I), Marts–nov. 2017 (III, IV)
119	57,3000	23,8500	44	Marts–maijs 2014 (I), Apr. 2011 – okt. 2012 (II)
120	57,4167	23,7667	45	Apr. 2011 – okt. 2012 (II)
121	57,6167	23,6167	56	Apr. 2011 – okt. 2012 (II)
137A	57,3500	24,0833	42	Apr. 2011 – okt. 2012 (II)
135	57,4000	23,4833	44	Marts–maijs 2014 (I), Apr. 2011 – okt. 2012 (II)

3. REZULTĀTI UN DISKUSIJA

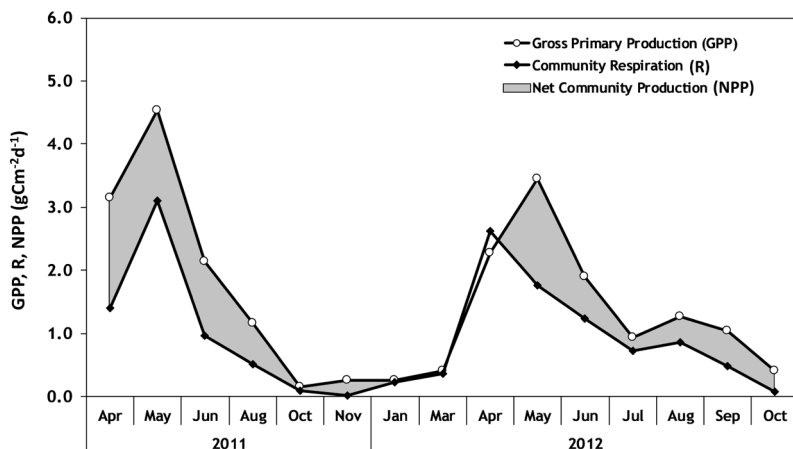
3.1. Kopējā pirmprodukcija

Kopējā pirmprodukcija (GPP) Rīgas līcī, salīdzinot ar citiem Baltijas jūras reģioniem (**I. tabula**), bija salīdzinoši liela ($353\text{--}376\text{ g C m}^{-2}\text{ y}^{-1}$; **II publikācija**). Laika periodā no 1993. līdz 1995. gadam gada GPP tika lēsta robežās no 250 līdz $255\text{ g C m}^{-2}\text{ y}^{-1}$ (Andrushaitis et al., 1992; Wasmund et al., 2001). Taču šie aprēķini balstījās mērījumos, kuros nav iekļauts produktīvākais fitoplanktona sukcesijas periods, t. i., no marta beigām līdz aprīļa beigām. Savukārt Olesen et al. (1999) rezultāti liecina, ka gada kopējā pirmprodukcija Rīgas līcī var pārsniegt 350 g C m^{-2} , kas tuvinās šajā pētījumā iegūtajām vērtībām (**II publikācija**). Jāatzīmē, ka, neraugoties uz eitrofikācijas saglabāšanos un lielo fosfora un slāpekļa slodzi (HELCOM, 2018), pirmprodukcija Rīgas līcī kopš 90. gadu sākuma nav būtiski mainījies (Andrushaitis et al., 1992; Wasmund et al., 2001).

Kopumā GPP apjoms Rīgas līcī atspoguļoja fitoplanktona biomasas rādītājus ar augstākajām vērtībām ($4,53\text{--}3,45\text{ g C m}^{-2}\text{ d}^{-1}$) pavasara periodā un zemākajām vērtībām rudens–ziemas posmā (**II publikācija**), un tas atbilst boreālās zonas fitoplanktona sezonālās attīstības gaitai. Straujš GPP pieaugums agrā pavasarī (parasti no marta līdz aprīļa sākumam; 2. attēls) ir tieši saistīts ar apgaismojuma palielināšanos un augstām barības vielu koncentrācijām pēc ziemas konvekcijas perioda, taču arī pavasara palu un apjomīgo nokrišņu pievadītās barības vielas veicina pirmprodukcijas palielināšanos (**I, II publikācija**). Turklāt stabilo oglekļa un slāpekļa izotopu dinamika suspendētajās daļiņās (SPM) (**III publikācija**) neizslēdza sauszemes vai antropogēnas izcelsmes avotus ziemā un agrā pavasarī (t. i., martā). Rezultāti liecina, ka visa pārējā produktīvā perioda gaitā (aprīlis–oktobris) $\delta^{13}\text{C}$ un $\delta^{15}\text{N}$ sezonālās atšķirības lielākoties skaidrojamas ar fitoplanktona sugu sukcesiju, norādot, ka sauszemes vai antropogēnu avotu ietekme uz pirmprodukciju vasarā ir ierobežota. Izteikta pozitīva sakarība novērota starp izotopiskajām izmaiņām un kramaļģu, dinoflagelātu, kā arī miksotrofo ciliātu *M. rubrum* biomasu, savukārt diazotrofajām cianobaktērijām bija novērojams negatīvs, taču statistiski nenozīmīgs efekts uz $\delta^{15}\text{N}$ vērtībām.

Gada GPP apjoms piekrastes ūdeņos bija par 8,5–14,1% zemāks, t. i., 323 g C m^{-2} , (**IV publikācija**) nekā Rīgas līča centrālās daļas eifotiskajā slānī (**II publikācija**). Šo atšķirību iemesls, visticamāk, ir ierobežotā ūdens caurredzamība duļķainajos un turbulentajos piekrastes ūdeņos. Rīgas līča centrālajā daļā Seki dziļums svārstījās no 2,3 līdz 5,1 m (**II publikācija**), turpretim pētījumu vietā dienvidu piekrastes teritorijā (101A stacija; **IV publikācija**) tas nepārsniedza 2,5 m. Pamatojoties uz monitoringa datiem (sk. datubāzi <https://latmare>).

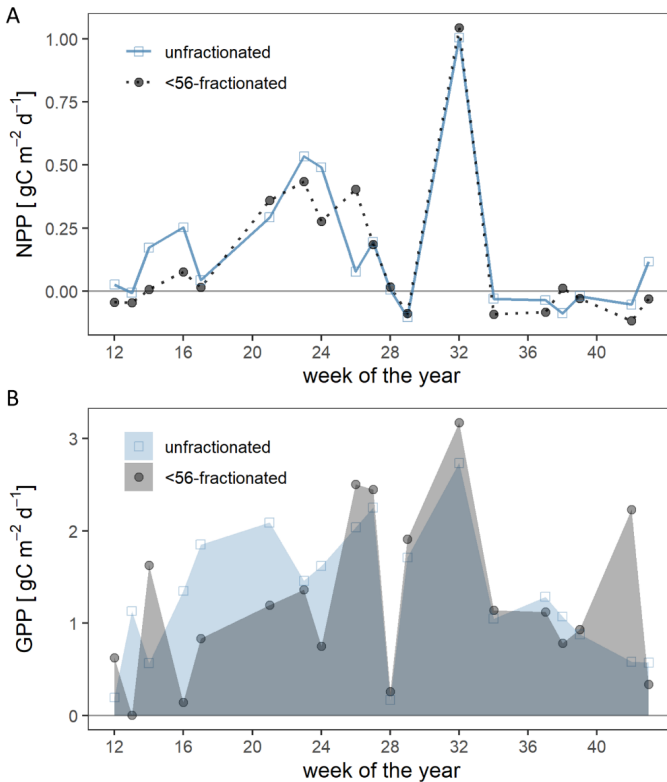
lhei.lv/), eifotiskā slāņa dziļums piekrastes un atklātajās teritorijās ievērojami atšķirās; laikposmā no 2011. līdz 2014. gadam tas caurmērā bija 5,9 m un 9,7 m attiecīgi piekrastes (101A) un atklātajos ūdeņos (119). Pretēji šim novērojumam, laika posmā no 1994. līdz 1997. gadam Daugavas grīvas areālā tika konstatēts par 20% lielāks pirmprodukcijas apjoms nekā atklātajā Rīgas līcī (Olesen et al., 1999; Wasmund et al., 2001). Taču jāņem vērā atšķirības paraugošanas un aprēķinu metodēs šajā (**II, IV publikācija**) un agrākajos pētījumos (Olesen et al., 1999; Wasmund et al., 2001). Būtiskākā atšķirība ir tā, ka Olesen et al. (1999) un Wasmund et al. (2001) skābekļa metabolisma inkubācijai izmantoja planktona cenozes paraugus no virsējā sajauktā slāņa, tādēļ slāņa dziļums atklātos un piekrastes ūdeņos atšķirās (diapazonā 15–25 m 119. stacijā un 10 m 101A stacijā). Šajā promocijas darbā gaišo un tumšo pudeļu inkubācijas metodei izmantoti ūdens integrētie paraugi, kas ņemti no eifotiskā slāņa (pieņemot, ka tā dziļums ir 10 m) (**II, IV publikācija**). Atšķirīgā paraugošanas pieeja, iekļaujot pētījumā arī daļēji neeifotisko zonu, kur autotrofo organismu biomasa dabiski ir zemāka (Andersson, Rudehäll, 1993; Lugioyo et al., 2007), iepriekš veiktajos pētījumos (Olesen et al., 1999; Wasmund et al., 2001) integrētie paraugi, iespējams, bijuši vairāk atšķaidīti. Olesen et al. (1999) un Wasmund et al. (2001) inkubācijas rezultātā GPP vērtības atklāto ūdeņu stacijās bija zemākas nekā piekrastes ūdeņos, kur paraugi tika ievākti tikai no eifotiskā slāņa, un, ņemot vērā atklāto ūdeņu un telpiskās atšķirības, tas liedz pētījumus tieši salīdzināt. Turpretim piekrastes zonās iegūtie rezultāti ir tieši salīdzināmi ar šī promocijas darba rezultātiem.



2. attēls. Dienas kopējā produkcija (GPP), tīrā produkcija (NPP) un elpošana (R) Rīgas līča centrālajā daļā (dziļums > 30 m) 2011. un 2012. gadā. Attēls no **II publikācijas**

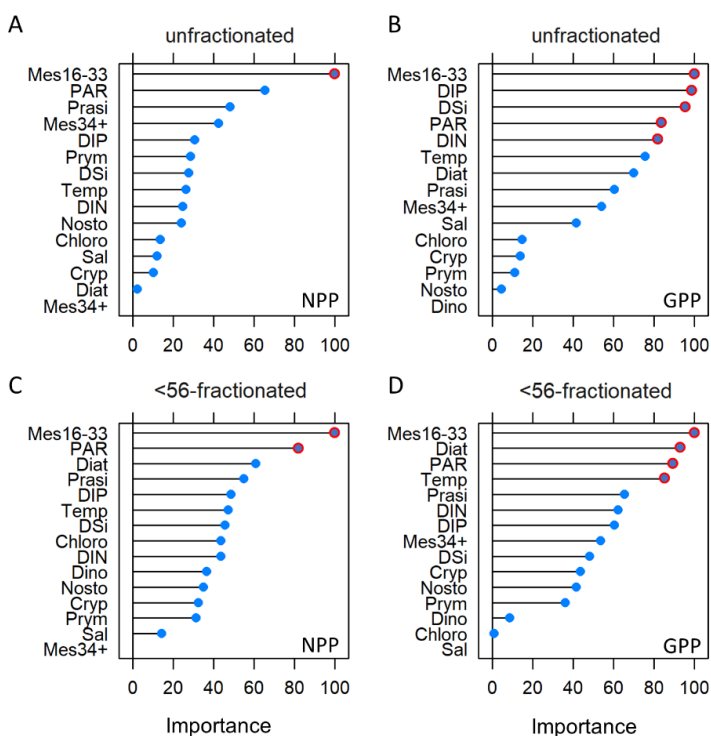
3.2. Planktona sabiedrības metabolisms

Planktona kopējā elpošana svārstījās no 0,01 līdz 3,12 g C m⁻² d⁻¹ (caurmērā 1,01 g C m⁻² d⁻¹) un sastādīja lielu daļu – 40,4–68,5% (2. attēls) no GPP. Frakcionēšana pēc izmēra uzrādīja, ka nefrakcionētā sabiedrība kopumā ir neefektīva NPP produkcijā (3. attēls). Tāpēc nav pārsteidzoši, ka nefrakcionētās sabiedrības NPP un GPP apjoms būtiski neatšķirās no <56-frakcionētās sabiedrības producētā daudzuma (NPP $V_{\text{Wilcoxon}} = 205,00$; $p = 0,488$; $n = 19$. GPP $V_{\text{Wilcoxon}} = 194,00$; $p = 0,708$; $n = 19$). Turklāt šī promocijas darba rezultāti uzrāda izteiktu kovariāciju starp NPP un <56-frakcionētās sabiedrības taksoniem, īpaši maza izmēra (16–33 μm) *M. rubrum* (4. attēls). Tas liecina, ka lielākā daļa NPP tiek producēta planktona mazākās frakcijas biomasā.



3. attēls. Dienas vidējā A) tīrā/neto pirmprodukcija (NPP) un B) kopējā pirmprodukcija (GPP) nefrakcionētās un <56-frakcionētās autotrofās sabiedrībās Rīgas līča piekrastes ūdeņu virsējā (10 m) slānī (101A stacija). Attēls no **IV publikācijas**

Zīmīgi, ka nefrakcionētās populācijas elpošana bija augsta, jo iekļāva arī heterotrofiskus viensūņus (piemēram, tintinīdas) un daudzšūņus (virpotāji un airkājvēžu kāpuri). Kopumā aprēķini liecina, ka mikrozooplanktona elpošana vidēji sasniedz 35–43% no dienas GPP (Calbet, Landry, 2004) savukārt pēc Witek et al. (1997) aprēķiniem, zooplanktona elpošana sastāda 1% no kopējās elpošana ziemā un 20% (vidēji) pārējā periodā. Jebkurā gadījumā, ņemot vērā izmēru pārklāšanos, pirms inkubācijas zooplanktonu nebija iespējams atfiltrēt, neatbrīvojoties no kramaļģēm, cianobaktēriju pavedieniem un dinoflagelātiem, tādēļ to atfiltrēšana netika veikta. Līdz ar to elpošanas (un GPP) rezultāti jāinterpretē uzmanīgi, salīdzinājumā ar aprēķiniem, kas iegūti ar citu metodi, atšķirīgu no gaišās-tumšās pudeles skābekļa mērījumu metodes.



4. attēls. Nozīmīguma raksturlielums (*Variable Importance for the projection; VIP*) PLSR modeli iekļautajiem mainīgajiem parametriem. A) Tīrās pirmprodukcijas VIP nefrakcionētā planktona populācijā, B) Kopējās pirmprodukcijas VIP nefrakcionētā planktona populācijā, C) Tīrās pirmprodukcijas VIP <56-fractionētā planktona populācijā un D) Kopējās pirmprodukcijas VIP <56-fractionētā planktona populācijā. Nozīmīgākie mainīgie parametri (VIP > 80%) ir atzīmēti ar sarkanu apli. Attēls no **IV publikācijas**

Rīgas liča centrālās daļas produktīvais slānis ziemā un agrā pavasarī bija summāri heterotrofs (NPP < elpošana) (**2. attēls**), savukārt piekrastes planktona populācijas bija dinamiskākas un gada laikā mijās starp summāri autotrofām uz summāri heterotrofām (**3. attēls**). Planktona kopējās elpošanas pieaugums virzienā uz piekrasti un upes grīvām ir novērots arī, piemēram, Gdaņskas līcī (Witek et al., 1997). Lielā allohtonā materiāla daudzuma dēļ pārejas ūdeņu sistēmās ir palielināta baktēriju aktivitāte, kas paaugstina planktona kopējo elpošanu (Hopkinson, 1985; Smith, 1993; Alongi, 1998) un līdz ar to izraisa pārmaiņas populācijas metabolismā (mijoties starp summāri autotrofu un summāri heterotrofu).

Novērotā pelagiskās dzīvotnes metabolisma dinamika atšķiras no Olesen et al. (1999) pētījuma rezultātiem, kuros laika posms no pavasara vidus līdz pavasara beigām (aprīlis–maijs) bija atzīmēts kā vienīgais periods, kad Rīgas liča produktīvais slānis ir summāri autotrofs. Taču Olesen et al. (1999) pētījumā bija norādīts, ka elpošanas mērījumi vasaras sezonā bijuši apgrūtināti; planktona kopējā elpošana minētajā pētījumā tika pārvērtēta, kā rezultātā vasaras NPP tika aplēsts par zemu, tāpēc summāri autotrofie periodi visā pārējā produktīvajā sezonā, iespējams, palikuši neidentificēti. Atšķirīgi ir arī šajā promocijas darbā un Olesen et al. (1999) pētījumā analizētie slāņi. Šajā promocijas darbā ir raksturota planktona sabiedrība 0–10 m dziļumā, savukārt Olesen et al. (1999) paraugi ņemti no augšējā jauktā slāņa (kas svārstās no 10 līdz 25 m dziļumam). Minēto nesakritību iemesls varētu būt atšķirības starp paraugotajām populācijām.

Ņemot vērā visu iepriekšminēto, Rīgas liča eifotiskais slānis, visticamāk, ir summāri autotrofs pavasarī un vasaras sākumā, un potenciāli arī pārējā gada laikā atkarībā no vides faktoriem un autotrofās biomasas. Daudzfaktoru analīze atklāja, ka tiro pirmprodukciju (NPP) Rīgas līcī ietekmē mazāks skaits vides faktoru nekā kopējo pirmprodukciju (GPP) (**4. attēls**). PLSR analīzes rezultāti uzrādīja, ka svarīgākie NPP ietekmējošie faktori gan nefrakcionētajā, gan <56-frakcionētajā populācijā ir mazā izmēra (16–33 μm) *M. rubrum* un PAR (**4. attēls**), savukārt GPP gadījumā nozīmīgi faktori bija ne tikai mazā izmēra *M. rubrum* un PAR, bet arī barības vielas, temperatūra un kramaļģu biomasas (**4. attēls**).

3.3. Jaunā un reģenerētā pirmprodukcija

Pirmprodukcija eifotiskajā slānī ir atkarīga no diviem dažādiem slāpekļa piegādes avotiem. Viens no tiem ir izšķīdušie slāpekļa savienojumi, kas radušies heterotrofu organismu vielmaiņas procesā, piemēram, amonijs, urīnviela un mazākā mērā arī aminoskābes. Pirmprodukciju, kas rodas no šī pārstrādātā slāpekļa, sauc par reģenerēto produkciju. Teorētiskā sabalansētā un slēgtā (*balanced steady-state*) sistēmā barības vielu otreizējā pārstrāde var turpināties neierobežoti

ilgi. Tomēr reālās ekosistēmās rodas dažādi zudumi, ko izraisa, piemēram, grimšana, organismu migrācija un nozveja, un, pats svarīgākais, denitrifikācija. Lai izvairītos no sistēmas produktivitātes krituma, šie zudumi ir jākompensē ar ārēju barības vielu pievadi. Barības vielu pieaugums ir dabisks process, kas notiek konvektīvās sajaukšanās laikā – kad dziļākos slāņos remineralizētās barības vielas tiek uzceltas augšup līdz eifotiskajam slānim. Lai gan šis ir galvenais nitrātu atjaunošanas process, norisinās arī citi ārēji slāpekļa pievades procesi, piemēram, diazotrofu N_2 fiksācija, kā arī sauszemes un antropogēnas izcelsmes vielu pieplūde. Pirmprodukciju, kuras pamatā ir ārēja slāpekļa pievade N_2 vai oksidēta slāpekļa formā, sauc par jauno produkciju (Eppley, Peterson, 1979).

Barības vielu koncentrācijas samazināšanās likne liecināja, ka jaunās produkcijas periods Rīgas līcī ilgst līdz jūnijam un pēc tam sāk dominēt reģenerētā produkcija. Tas sakrīt ar līdzšinējiem pētījumiem (Lundsgaard et al., 1999; Olesen et al., 1999; Olli, Heiskanen, 1999), kas uzrādīja augstu vielu aprites efektivitāti Rīgas līča pelagiālē produktīvajā periodā, īpaši vasarā. Jaunās produkcijas vidējais apjoms aplūkotajā periodā sastādīja 51,8% no NPP, pamatojoties uz barības vielu patēriņa aprēķiniem. Tomēr fitoplanktona sukcesijas gaitā rezultāti bija mainīgi. Kramalģu ziedēšanas periodā jaunā produkcija pārsniedza 75% no NPP, bet laikā, kad dominēja dinoflagelāti, tā sastādīja aptuveni 50% (**II publikācija**). Ja jauno produkciju rēķina, balstoties uz SiO_4 patēriņu (pēc Wasmund et al., 2013), tad vidējais rezultāts kramalģu ziedēšanas periodā (aprīlis–maijs) ir $1,95 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Tas liecina, ka pavasara ziedēšanas laikā kramalģēm ir nozīmīga loma pirmprodukcijas veidošanā. Arī **III publikācijas** rezultāti netieši apstiprina kramalģu lielo ietekmi pavasara ziedēšanas laikā, taču pārējos šī promocijas darba pētījumos (**I, II, IV publikācijas**) tieša saistība starp kramalģēm un pirmprodukcijas rādītājiem netika konstatēta.

Vasarā, kad barības vielas ir nemitīgā aprītē, vidē neorganisko barības vielu koncentrācijas ir zemas vai pat grūti konstatējamas, tomēr šajā sezonā Baltijas jūrā plaši attīstās diazotrofās cianobaktērijas (Kahru et al., 1994; Eigemann et al., 2019; Liepina-Leimane et al., 2022). Ploug et al. (2010) demonstrēja, ka cianobaktērijas *A. flosaquae* Baltijas jūrā ir ļoti produktīvas – tām piemīt liels oglekļa un slāpekļa asimilācijas ātrums un spēja atbrīvot ievērojamu daļu (35,5%) no piesaistītā atmosfēras slāpekļa. Tas liecina, ka *A. flosaquae* populācija, pateicoties straujai fosfora recirkulācijai pēc fitoplanktona šūnu bojāejas un tās spējas asimilēt slāpekli no atmosfēras, nodrošina augsto biomasu Rīgas līcī (**II publikācija**). To apstiprina arī izotopu signāli (**III publikācija**), kas uzrāda negatīvu (taču statistiski nebūtisku) diazotrofo cianobaktēriju ietekmi uz $\delta^{15}N$ vērtībām vasaras periodā. Dugdale un Goering (1967) norādīja, ka barības vielu recirkulāciju ir gandrīz neiespējami izmērīt tās straujās gaitas un nepārtrauktības dēļ, kas liedz konstatēt izmaiņas barības vielu koncentrācijā un padara cēloņsakarības neviennozīmīgas.

3.4. Fitoplanktona sabiedrības loma pirmprodukcijā

Suspendētā viela (SPM) ir dinamisks kā dzīvo, tā nedzīvo daļiņu kopums, kam var būt nozīme barības tīklu funkcionēšanā, barības vielu un piesārņotāju apritē, kā arī sistēmas produktivitātē, sevišķi piekrastē un estuārijos (Cresson et al., 2012; Golubkov et al., 2017; Jędruch et al., 2017; Xu et al., 2019). SPM daudzumu un sastāvu šādā vidē ietekmē dažādi ārējie avoti, piemēram, upju noteces, piekrastes erozija un atmosfēras nokrišņi, kā arī iekšējie procesi – pirmprodukcija un organisko vielu mineralizācija.

Baltijas jūras virsējā slānī SPM izotopisko sastāvu parasti nosaka tas, vai klātesošs ir fitoplanktons, kas izšķīdušās barības vielas iekļauj SPM sastāvā (Winogradow et al., 2019; **III publikācija**). Kad izšķīdušo barības vielu koncentrācija ūdens stabā samazinās, autotrofie organismi spiesti uzņemt izšķīdušā oglekļa savienojumus, kas satur vairāk smagākos $\delta^{13}\text{C}$ un enerģētiski grūtāk izmantojamus izotopus, piemēram, bikarbonāta vai atmosfēras CO_2 (Golubkov et al., 2017). Padziļināti aplūkojot fitoplanktona sugas līdztekus pirmprodukcijas rādītājiem, konstatētas galvenās sugas, kas regulē barības vielu plūsmas un produktivitāti Rīgas līcī. Visos gadalaikos dominē miksotrofais ciliāts *M. rubrum*, būtiski korelējot ar paaugstinātām GPP vērtībām, savukārt diazotrofā cianobaktērija *A. flosaquae* sekmē jauno produkciju vasarā, kad barības vielas sistēmā ir nepārtrauktā apritē (**II, III publikācija**).

Kā jau iepriekš minēts, stabilo oglekļa un slāpekļa izotopu dinamika suspendētajās daļiņās (**III publikācija**) skaidri uzrāda, ka oglekļa un slāpekļa izotopu izmaiņas pamatā veido bioloģiskie procesi. Kovariācija starp $\delta^{13}\text{C}$ un $\delta^{15}\text{N}$ un sezonāli mainīgajiem abiotiskajiem faktoriem, piemēram, temperatūru un barības vielu koncentrācijām, nosaka $\delta^{13}\text{C}$ un $\delta^{15}\text{N}$ vērtību sezonālo raksturu (kā aprakstīts Savoye et al., 2003), atspoguļojot fitoplanktona sugu sezonālo sukcesiju (**III publikācija**). Tā nosaka SPM oglekļa un slāpekļa izotopu vērtības pavasara ziedēšanas laikā un būtiski ietekmē izotopu attiecību līdz rudens vidum. Kramalģes, dinoflagelāti un *M. rubrum* uzrāda vislielāko pozitīvo saistību ar izotopiskajām izmaiņām Rīgas līcī, kas nozīmē, ka to augšana veicina ^{13}C un ^{15}N bagātināšanos un rezultējas jaunajā produkcijā (un tas sakrīt ar **II publikācijas** rezultātiem). Tikmēr samazinātās $\delta^{15}\text{N}$ vērtības vasaras periodā visticamāk skaidrojamas ar izotopiski noplicinātā atmosfēras slāpekļa piesaisti caur cianobaktēriju heterocistām. Tomēr šāda negatīva korelācija starp vasaras cianobaktēriju biomasu un $\delta^{15}\text{N}$ vērtībām nav skaidri identificējama (**III publikācija**), iespējams, tāpēc, ka cianobaktērijas nekad nav bijušas galvenie un vienīgie dominējošie taksoni fitoplanktona sabiedrībā.

Aprīlī, pavasara ziedēšanas noslēgumā, $\delta^{15}\text{N}$ vērtības tik tikko pārsniedza vērtību diapazonu, kurā ietilpst okeāna dziļūdens neorganiskā slāpekļa (Pantoja et al., 2002; Jędruch et al., 2017) vai Baltijas jūras centrālās daļas virsmas SPM $\delta^{15}\text{N}$ vērtības (Winogradow et al., 2019), tādējādi apliecinot, ka upju notecēm,

kas piegādā sauszemes un antropogēnas izcelsmes neorganisko slāpekli, ir ierobežota ietekme. Iespējams, ka pavasara ziedēšanas noslēgumā, kad nav pieejami ievērojami ārējā slāpekļa avoti, SPM $\delta^{15}\text{N}$ vērtība ir atkarīga no jau asimilēto slāpekļa krājumu otrreizējas izmantošanas. Pretēji šim pieņēmumam visaugstākā $\delta^{15}\text{N}$ vērtība bija novērojama maijā, kad fitoplanktona oglekļa biomasas pieaugums vairs netika konstatēts. Visticamāk, svarīgs faktors bija fitoplanktona sugu sastāva maiņa, piemēram, kramaļģu secīga nomaiņa ar aktīvi migrējošajiem ciliātiem *M. rubrum*. Viens no ticamākajiem iemesliem šādiem novērojumiem varētu būt, ka virsmas $\delta^{15}\text{N}$ vērtības paaugstina šī ciliāta spēja vertikāli migrēt, tādējādi izmantojot slāpekļa krājumus no piegrunts slāņiem ar augstāku $\delta^{15}\text{N}$ saturu (Lips, Lips, 2017). Turklāt, iespējams, ka nefiltrētā ūdenī (kāds izmantots pētījumā) atrodas arī citi taksoni, piemēram, maza izmēra zooplanktons, kas varētu palielināt kopējās $\delta^{15}\text{N}$ vērtības SPM kopumā, kā to uzrāda Rolff (2000).

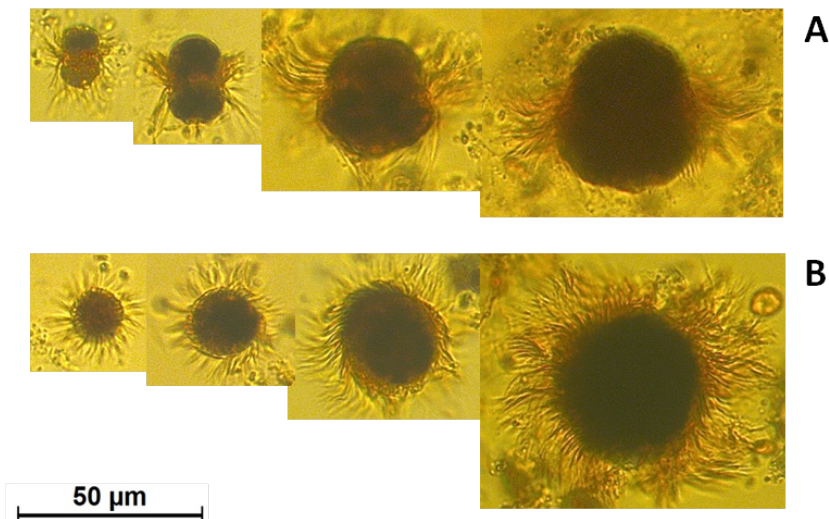
Mesodinium rubrum ir miksotrofs Litostomatea ciliāts, kurš iegūst plastīdas (un līdz ar to fotosintezēšanas spējas) no kriptofitaļģēm, ar kurām tas barojas (Juel Hansen, Fenchel, 2006; Johnson et al., 2016). Tas ir ļoti produktīvs duļķainos, turbulentos ūdeņos, ar zemu pieejamās gaismas intensitāti (Crawford, 1989; Johnson, Stoecker, 2005; Moeller et al., 2011; Herfort et al., 2012). *Mesodinium rubrum* bieži vien lielā daudzumā sastopams piekrastes ūdeņos (Cloern et al., 1994; Sanders, 1995; Leles et al., 2017), tostarp iesāļajā Baltijas jūrā (Rychert, 2004; Lips, Lips, 2017). Nākamajā nodaļā aplūkotas *M. rubrum* iezīmes un ekoloģiskās stratēģijas, pateicoties kurām tas spēj dominēt Rīgas līcī un arī citviet.

3.5. Miksotrofā ciliāta *Mesodinium rubrum* būtiskā loma

Fakts, ka *M. rubrum* ir nozīmīgs Rīgas līča pirmprodukcijas veidotājs, ir konstatēts šī promocijas darba **I**, **II**, un **III publikācijā**. Izrietoši **IV publikācijā** tā loma tika pētīta sīkāk, novērtējot pirmprodukciju pēc izmēra fracionētās autotrofās sabiedrībās, tostarp vērtējot maza izmēra (garumā 16–33 μm) un liela izmēra (garumā $\geq 34 \mu\text{m}$) *M. rubrum* pienesumu. *Mesodinium rubrum* sastopams plašā izmēru diapazonā (15–70 μm ; **5. attēls**), tāpēc daudzos pētījumos, kas aplūko *M. rubrum*, ir ieviestas izmēru kategorijas (piem., Johansson, 2004; Montagnes et al., 2008; Johnson et al., 2016), šādi atklājot, ka dažādām izmēru klasēm ir atšķirīgas ekoloģiskās reakcijas uz vides izmaiņām.

Neraugoties uz atšķirīgo pieejamās gaismas daudzumu ūdenī, *M. rubrum* uzrādīja vērā ņemamu kovariāciju ar pirmprodukcijas rādītājiem kā atklātās, tā piekrastes zonās (**I**, **II**, **IV publikācija**; **4. attēls**), tādējādi apliecinot tā elastīgo dabu. *Mesodinium rubrum* ir norādīts kā nozīmīgs pirmprodukcijas veidotājs arī vairākos citos Baltijas jūras apakšbaseinos (Nielsen, Kiørboe, 1994; Högländer et al., 2004; Johansson, 2004; Lips, Lips, 2017), kas apstiprina tā būtisko lomu un identificē šo ciliātu kā vienu no galvenajiem pirmproducentiem Baltijas jūrā

un citviet līdzīgās ekosistēmās, atsaucoties uz šī organisma augsto produktivitāti dažādos duļķainos un turbulentos ūdeņos un it īpaši ierobežotas gaismas pieejamības apstākļos (Crawford, 1989; Johnson, Stoecker, 2005; Moeller et al., 2011; Herfort et al., 2012). Līdz ar to *M. rubrum* bieži lielā skaitā sastopams piekrastes ūdeņos (Cloern et al., 1994; Sanders, 1995; Leles et al., 2017) un konkrētos apstākļos izraisa masveida savairošanos, ko dēvē par “sarkano ziedēšanu” (Taylor et al., 1971). Taču *M. rubrum* izraisīta “sarkanā ziedēšana” nav konstatēta Baltijas jūras reģionā – šajā pētījumā aplūkotajā teritorijā.



5. attēls. A) Skats no sāniem (*lateral view*) un B) skats no augšas (*superior view*) uz *Mesodinium rubrum* šūnu, atspoguļojot tās plašo izmēru diapazonu

Jāatzīmē, ka *M. rubrum* nesen atzīts par kriptisko sugu kompleksu, kas sastāv no vismaz divām aprakstītām un apstiprinātām sugām – *M. rubrum* un *Mesodinium major* (skat. Garcia-Cuetos et al., 2012; Johnson et al., 2016). Abām sugām ir līdzīga morfoloģija un vienādas izcelsmes plastīdas, taču novērojamas atšķirības šūnu izmērā un ekoloģijā. Tomēr, tā kā šajā promocijas darbā netika izmantotas molekulārās metodes, visi *M. rubrum* līdzīgie ciliāti tiek dēvēti par *M. rubrum*. Taču, lai turpinātu padziļināt izpratni par procesiem, tostarp pirmprodukciju Rīgas līcī un Baltijas jūrā kopumā, būtu jāveic *M. rubrum* ģenētiskās daudzveidības pētījumi.

Mesodinium rubrum migrācija ir balstīta fototaksēs reakcijā (Crawford, Lindholm, 1997), un ciliātam piemīt izteikta temperatūras, sāļuma un gaismas tolerance (Lindholm, Mörk, 1990; Olli et al., 1996). Tas var vertikāli migrēt

vairākus desmitus metru dienā (Hajdu et al., 2007), piekļūstot gan eifotiskajam slānim, gan barības vielām bagātajam apakšējam slānim. Stratifikācijas apstākļos sekļajā Baltijas jūrā *M. rubrum* šāda pārvietošanās sniedz priekšrocības (Lips, Lips, 2017), tādējādi ļaujot izkonkurēt citus organismus. Tā kā šajā pētījumā galvenā uzmanība pievērsta virsējam (eifotiskajam) slānim, aprēķinos nav iekļauts migrētspējīgo organismu krājums, kas atrodas dziļāk, kā rezultātā, tai skaitā arī *M. rubrum* kopējais daudzums un biomasa, iespējams, novērtēti par zemu. Tomēr *M. rubrum* efektīvās produktivitātes nozīmīgākais cēlonis, visticamāk, ir tā spēja pārslēgties starp autotrofiju un heterotrofiju (miksotrofija), kā arī vājam apgaismojumam pielāgotā kriptofītu izcelsmes hloroplastu sistēma (Daneri et al., 1992; Herfort et al., 2012), nevis vertikālās migrācijas spējas. Apstākļos, kad barības vielas ir pieejamas ierobežotā daudzumā, miksotrofijai ir vēra ņemama priekšrocība (Mitra et al., 2014), turklāt tā ir svarīga barošanās stratēģija pavasara ziedēšanas noslēgumā un vasarā, kā arī citos periodos, kad sistēma no summāri autotrofas pārtop par summāri heterotrofu (Haraguchi et al., 2018). Tomēr *M. rubrum* ekoloģiskā elastība un tās ietekme uz fototrofisko produkciju joprojām ir nepilnīgi izprasta, un nepieciešami turpmāki padziļināti pētījumi šajā jomā.

Mesodinium rubrum fotosintētiskā aktivitāte pieaug līdz ar kriptofītu pieejamību, tiesa gan – ar aptuveni 7 dienu nobīdi (Gustafson et al., 2000). Vasarā kriptofīti Rīgas līcī ir plaši sastopami (**IV publikācija**). Līdz ar to hloroplastu iegūšana neierobežo *M. rubrum* augšanu un ļauj tam sasniegt augstāko fotosintētiskās aktivitātes efektivitāti bez vēra ņemamiem ierobežojumiem. Lai gan šajā pētījumā netika konstatēta tieša saistība starp kriptofītiem un pirmprodukcijas rādītājiem, ir zināms, ka polārajos reģionos būtiski palielinās produkcija, kad biomasā dominē tieši kriptofīti, īpaši virsējā jauktajā slāni stratifikācijas apstākļos (piemēram, Moline et al., 2004; Mendes et al., 2018). Jānorāda, ka polārie reģioni nav galvenais *M. rubrum* izplatības areāls, tāpēc tur ir labvēlīgi apstākļi kriptofītu izplatībai (Anschütz et al., 2022).

Kriptofīti ietekmē dažādus *M. rubrum* ekoloģijas aspektus. Līdztekus iepriekš minētajiem fizioloģiskajiem komponentiem *Teleaulax* kriptofītu pieejamība samazina *M. rubrum* šūnu vidējo izmēru un apjomu, jo kriptofītu liels īpatsvars veicina ciliāta šūnu dalīšanos (Gustafson et al., 2000). Tas varētu daļēji skaidrot *M. rubrum* izmēra samazināšanos Rīgas līcī vasarā, jo kriptofītu lielākā izplatība bijusi laika posmā no 26. līdz 32. gada nedēļai. *Mesodinium rubrum* izmēra pārmaiņas, no lielākiem uz mazākiem, vasarā ir novērojamas arī citos Baltijas jūras reģionos. Tomēr šajos pētījumos izmēra izmaiņas galvenokārt tiek skaidrotas ar pastiprinātu izēšanas spiedienu (Witek, 1998; Johansson, 2004; Rychert, 2004), augstāku temperatūru (Garcia-Cuetos et al., 2012; Haraguchi et al., 2018) un zemām izšķīdušā neorganiskā slāpekļa koncentrācijām (Haraguchi et al., 2018) vasaras periodā.

3.6. Pelagišķā pirmprodukcija mainīgā vidē

Pirmprodukcija ir nozīmīgs jebkuras ekosistēmas process, kas nodrošina enerģiju visam barības tīklam. Tāpēc ir ļoti svarīgi izprast un kvantitatīvi novērtēt vides faktoru regulējošo ietekmi uz šo svarīgo bioģeokīmisko procesu. Ir jāapzina reālie bioģeokīmiskie rādītāji, lai atbilstoši kalibrētu saistītos hidrodinamiskos un bioģeokīmiskos modeļus (Kuliński et al., 2022), kas ir pamats veiksmīgai ekosistēmā balstītai vides pārvaldības ieviešanai.

Jaunā produkcija teorētiski ir tieši atkarīga no ūdens masu sajaukšanās vertikālajiem procesiem. Savukārt kopējā pirmprodukcija ilgtermiņā ir atkarīga no jaunās produkcijas, kas aizstāj nogrimšanas, izēšanas vai citādā ceļā zaudēto biomasu. Tādējādi klimata pārmaiņas, ietekmējot meteoroloģisko un termohalīno situāciju sistēmās, var ietekmēt arī šelfa jūru pirmproduktivitāti. Saskaņā ar globālajām prognozēm, klimata pārmaiņu scenāriji Rīgas līča reģionam paredz turpmāku gaisa temperatūras un nokrišņu daudzuma pieaugumu. Sekojoši samazināsies to dienu skaits, kad novērojams sals un ledus veidošanās (BACC II, 2015). Kopumā ziemas kļūs mērenākas un ledus sega virs jūras samazināsies, turpretim vasaras kļūs izteiktākas. Izmaiņas, visticamāk, veicinās stratifikāciju un neorganisko barības vielu (sevišķi slāpekļa) izteiktāku limitēšanu virsējā slānī, kā arī, iespējams, vēl vairāk samazinās gaismas pieejamību (Winder, Schindler, 2004; Sommer et al., 2012; Skudra, Lips, 2017). No ekoloģiskā viedokļa raugoties, organismi, kuri spēj pielāgoties barības vielu trūksam eifotiskajā slānī (piemēram, migrētspējīgais ciliāts *M. rubrum*, diazotrofās cianobaktērijas), šādos apstākļos gūs pārsvaru pār citiem (Wasmund, Uhlig, 2003; Spilling, Markager, 2008; Griffiths et al., 2016). Turklāt nākotnes klimata apstākļi šķiet kriptofītiem piemēroti (Gaillard et al., 2020), ļaujot paredzēt, ka kriptofītu izcelsmes hloroplasti pastāvīgi būs pieejami un nodrošinās miksotrofā ciliāta *M. rubrum* autotrofiju. Vairāki pētījumi uzrāda, ka, ņemot vērā *M. rubrum* efektīvo neorganisko barības vielu uzņemšanu (Wilkerson, Grunseich, 1990; Stoecker et al., 1991; Tong et al., 2015), tas spēj saglabāt fotosintezēšanas spēju un izdzīvot mēnešiem ilgi zemas gaismas pieejamības apstākļos (Johnson, Stoecker, 2005). Tāpēc pētījuma reģionā, it īpaši vasaras periodā, var sagaidīt *M. rubrum* izplatības palielināšanos un līdz ar to arī lielāku tā ietekmi uz pirmprodukciju. Tomēr pārmaiņas pirmā trofiskā līmeņa sabiedrībās, iespējams, ietekmēs arī tālākos barības tīkla elementus. Šāds aspekts būtu nākotnē jāpēta padziļināti.

Prognozētās klimata pārmaiņas (BACC II, 2015), visticamāk, saasinās eitrofikācijas izpausmes Baltijas jūrā, jo (i) pieaugs noteces apjoms, kas attiecīgi palielinās ārējo barības vielu slodzi, un (ii) paaugstināsies ūdens temperatūra, kas savukārt samazinās skābekļa plūsmu no atmosfēras un stimulēs iekšējo barības vielu apriti (piem., Meier et al., 2011, 2012a; Neumann et al.,

2012; Omstedt et al., 2012; Meier et al., 2018). Ņemot vērā, ka eifotiskajā zonā sagaidāma barības vielu aprites intensifikācija, visticamāk, gan fitoplanktona, gan secīgi pirmprodukcijas apjoms Baltijas jūras centrālajā daļā pieaugs. Arī baktēriju aktivitāte palielināsies (piem., Wulff et al., 2001) un stimulēs barības vielu plūsmu no sedimentiem (Meier et al., 2012b), tā vēl vairāk pastiprinot eitrofikācijas izpausmes. Tomēr Baltijas jūras ziemeļu daļā pirmprodukcija var samazināties, jo pieaugs allohtono organisko vielu ieplūde, kas radīs labvēlīgus apstākļus heterotrofām baktērijām (Andersson et al., 2015). Rīgas liča pirmprodukcijas potenciālās izmaiņas līdz šim nav bijušas vides modelēšanas pētījumu objekts, tāpēc turpmākajos pētījumos tām jāpievērš lielāka uzmanība, nošķirot eitrofikācijas un brūnēšanas (ūdens caurredzamības samazināšanās, ko izraisa palielināts optiski aktīvo allohtono vielu, piemēram, izšķīdušo humusvielu daudzums) izraisītos efektus. Tomēr nesens pētījums uzrādīja, ka brūnēšana ietekmē fitoplanktona sabiedrības sastāvu, organismiem no lielākiem mainoties uz mazākiem, taču tiešā veidā neietekmē pirmproduktivitāti eitrofos piekrastes ūdeņos (Spilling et al., 2022).

Vēl viens vides faktors, kas pasaules okeānā, tostarp Baltijas jūrā, neizbēgami mainās, ir pH, kuram samazinoties, pieaug okeāna paskābināšanās, ko izraisa CO₂ koncentrācijas pieaugums atmosfērā. Ir zināms, ka okeāna paskābināšanās gan tieši, gan netieši ietekmē pelagiskās sugas, populācijas un veselas ekosistēmas. Jāatzīmē, ka Baltijas jūras fitoplanktona reakcija uz paskābināšanos ir ļoti dažāda, katrai sugai specifiska (Havenhand et al., 2019). Cianobaktēriju sugas uzrāda pozitīvu, negatīvu vai neitrālu reakciju (Baltijas jūras rietumu daļa, Bergen et al., 2016; Somu līcis, Hornick et al., 2017), arī *M. rubrum* šķiet salīdzinoši izturīgs un pielāgoties spējīgs (Nielsen et al., 2010), un kramaļģes eksperimentālos pētījumos paskābināšanās ietekmē savairojās (Kremp et al., 2012). Arī mezokosmu pētījumi uzrādīja, ka okeāna paskābināšanās var ietekmēt fitoplanktona sabiedrību un to populāciju struktūru, bet kopējā fitoplanktona produktivitāte paskābināšanās iespaidā parasti pieauga – taču ar sezonālām atšķirībām (Skageraka reģions, Eberlein et al., 2017).

Tā kā pirmprodukcija ir pelagiskā barības tīkla pamats, tad līdz ar to klimata un citu antropogēno faktoru izraisītas pirmprodukcijas apjoma izmaiņas būtiski ietekmēs oglekļa apriti un visa jūras bioma struktūru un funkcionēšanu. Pamatprocesu un virzītājspēku izzināšana uzlabos arī izpratni par sarežģīto jūras sistēmu un tās funkcionēšanu. Šī promocijas darba pētījums ļāva identificēt fitoplanktona funkcionālās grupas (t. i., maza izmēra *M. rubrum* un kramaļģes), kurām ir nozīmīga loma Rīgas liča produktivitātē. Tāpēc, lai saprastu un analizētu Rīgas liča barības tīkla dinamiku un ekosistēmu kopumā, ir nepieciešami pētījumi, kuros galvenā uzmanība būtu pievērsta to atbildes reakcijai uz klimata pārmaiņām un to specifiskajai mijiedarbībai ar citām trofiskajām grupām (piem., konkurējošas vai plēsēja–upura attiecības).

SECINĀJUMI

- Šajā pētījumā noskaidrots, ka ikgadējā pirmproduktivitāte Rīgas līcī sasniedza 353–376 g C m⁻². Salīdzinājumā ar laika periodu no 1993. līdz 1995. gadam netika konstatēts ievērojams produktivitātes pieaugums.
- Augstākā tīrā (NPP) un kopējā (GPP) pirmprodukcija novērojama pavasarī, savukārt rudens periodā bija vērojama viszemākā produktivitāte. Pavasarī dominēja jaunā produkcija, sastādot 51,80% no pavasara NPP.
- Rīgas līcī produktīvā perioda laikā fitoplanktona pieejamo barības vielu avots sezonāli mainās. Pamatojoties uz izotopu signāliem, pavasara mērījumi atšķirās no pārējā perioda, pieļaujot lielāku ietekmi no sauszemes un antropogēnajiem avotiem.
- Kramalģēm, dinoflagēlātiem un *Mesodinium rubrum* vizīteiktāk vērojama pozitīva saistība ar izotopiskajām izmaiņām Rīgas līcī, norādot uz to lomu jaunās produkcijas veidošanā.
- Miksotrofais ciliāts *Mesodinium rubrum* dominēja visos gadalaikos, uzrādot būtisku korelāciju ar paaugstinātu produktivitāti. Savukārt kramalģes tika identificētas kā galvenais jaunās produkcijas veidotājs pavasarī, bet diazotrofās cianobaktērijas *Aphanizomenon flosaquae* – vasarā, barības vielas reģenerējošā sistēmā.
- *Mesodinium rubrum* ir nozīmīgs pirmprodukcijas veidotājs Rīgas līcī. Rīgas līča piekrastes ūdeņos konstatēta cieša kovariācija starp *M. rubrum* mazā izmēra (16–33 μm) šūnu biomasu un NPP.
- Gan nefrakcionētās, gan <56-frakcionētās planktona sabiedrības pirmprodukcijas dinamiku Rīgas līcī tieši ietekmē *Mesodinium rubrum* mazā izmēra (16–33 μm) šūnu biomasu un pieejamās gaismas daudzums, savukārt <56-frakcionētās planktona pirmproduktivitāti ietekmē arī temperatūra un kramalģu biomasu.

AIZSTĀVAMĀS TĒZES

- Salīdzinot ar laika periodu no 1993. līdz 1995. gadam, pirmprodukcijas apjoms Rīgas līcī ir samazinājies (jo mazinājušās P un N slodzes).
- Fitoplanktona taksonomiskais sastāvs, izmēra struktūra un biomasa būtiski ietekmē pirmprodukcijas dinamiku.
- Pavasarī jauno produkciju Rīgas līcī veido kramaļģes, savukārt vasarā – diazotrofās cianobaktērijas.
- Ciliāts *Mesodinium rubrum* ir nozīmīgs Rīgas līča tīrās pirmprodukcijas veidotājs.

LITERATŪRA

- Alongi, D. M. 1998. Coastal Ecosystem Processes (1st ed.). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781003057864>
- Andersson, A., Meier, H. E. M., Ripszám, M., Rowe, O., Wikner, J., Haglund, P. 2015. Future climate change scenarios for the Baltic Sea ecosystem and impacts for management. *Ambio*. 44: 345–356. <https://doi.org/10.1007/s13280-015-0654-8>
- Andersen, J. H., Axe, P., Backer, H., Carstensen, J., Claussen, U., Fleming-Lehtinen, V., Järvinen, M., Kaartokallio, H., Knuuttila, S., Korpinen, S., Kubiliute, A., Laamanen, M., Lysiak-Pastuszak, E., Martin, G., Murray, C., Møhlenberg, F., Nausch, G., Norkko, A., Villnäs, A. 2011. Getting the measure of eutrophication in the Baltic Sea: towards improved assessment principles and methods. *Biogeochemistry*. 106: 137–156. <https://doi.org/10.1007/s10533-010-9508-4>
- Andersson, A., Rudehäll, Å. 1993. Proportion of plankton biomass in particulate organic carbon in the northern Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*. 95: 133–139. <https://doi.org/10.3354/meps095133>
- Andrushaitis, G., Andrushaitis, A., Bitenieks, Y., Priede, S., Lenshs, E. 1992. Organic carbon balance of the Gulf of Riga. In *Swed. Hydrol. Meteor. Inst. Rep., Proc. 17th CBO Conf., Norrköping*. 1009.
- Anschütz, A. A., Flynn, K. J., Mitra, A. 2022. Acquired phototrophy and Its implications for bloom dynamics of the *Teleaulax-Mesodinium-Dinophysis-Complex*. *Frontiers in Marine Science*. 8. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.799358>
- Ask, J., Rowe, O., Brugel, S., Strömgren, M., Byström, P., Andersson, A. 2016. Importance of coastal primary production in the northern Baltic Sea. *Ambio*. 45: 635–648. <https://doi.org/10.1007/s13280-016-0778-5>
- BACC, 2015. Second Assessment of Climate Change for the Baltic Sea Basin. Springer Open, Geesthacht. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-16006-1>
- Berg, P., Roy, H., Janssen, F., Meyer, V., Jørgensen, B. B., Huettel, M., Beer, D. 2003. Oxygen uptake by aquatic sediments measured with a novel non- invasive eddy correlation technique. *Mar. Ecol. Prog.* 261: 75–83. <https://doi.org/10.3354/meps261075>
- Bergen, B., Endres, S., Engel, A., Zark, M., Dittmar, T., Sommer, U., & Jürgens, K. 2016. Acidification and warming affect prominent bacteria in two seasonal phytoplankton bloom mesocosms. *Environmental microbiology*. 18(12): 4579–4595. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13549>
- Bermejo, P., Durán-Romero, C., Villafaña, V. E., Helbling, E. W. 2020. Influence of fluctuating irradiance on photosynthesis, growth and community structure of estuarine phytoplankton under increased nutrients and acidification. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 526: 151–348. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2020.151348>
- Calbet, A., Landry, M. R. 2004. Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems. *Limnology and Oceanography*. 49(1): 51–57. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.1.0051>

- Chavez, F. P., Buck, K. R., Barber, R. T. 1990. Phytoplankton taxa in relation to primary production in the equatorial Pacific. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers.* 37(11): 1733–1752. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(90\)90074-6](https://doi.org/10.1016/0198-0149(90)90074-6)
- Cloern, J. E., Cole, B. E., Hager, S. W. 1994. Notes on *Mesodinium rubrum* red tides in San Francisco Bay (California, USA). *J. Plankton Res.* 16: 1269–1276. <https://doi.org/10.1093/plankt/16.9.1269>
- Crawford, D. W. 1989. *Mesodinium rubrum*: the phytoplankter that wasn't. *Marine ecology progress series.* Oldendorf. 58(1): 161–174. <https://doi.org/10.3354/meps058161>
- Crawford, D. W., Lindholm, T. 1997. Some observations on vertical distribution and migration of the phototrophic ciliate *Mesodinium rubrum* (*Myrionecta rubra*) in a stratified brackish inlet. *Aquat. Microb. Ecol.* 13: 267–274. <https://doi.org/10.3354/ame013267>
- Cresson, P., Ruitton, S., Fontaine, M.-F., Harmelin-Vivien, M. 2012. Spatio-temporal variation of suspended and sedimentary organic matter quality in the Bay of Marseilles (NW Mediterranean) assessed by biochemical and isotopic analyses. *Marine Pollution Bulletin.* 64(6): 1112–1121. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.04.003>
- Dugdale, R. C., Goering, J. J. 1967. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol Oceanogr.* 12: 196–206. <https://doi.org/10.4319/lo.1967.12.2.0196>
- Eberlein, T., Wohrlab, S., Rost, B., John, U., Bach, L. T., Riebesell, U., Van de Waal, D. B. 2017. Effects of ocean acidification on primary production in a coastal North Sea phytoplankton community. *PLoS One.* 12(3): e0172594. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172594>
- Eigemann, F., Vogts, A., Voss, M., Zoccarato, L., & Schulz-Vogt, H. 2019. Distinctive tasks of different cyanobacteria and associated bacteria in carbon as well as nitrogen fixation and cycling in a late stage Baltic Sea bloom. *PloS one.* 14(12): e0223294. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223294>
- Eppley, R. W., Peterson, B. J. 1979. Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature.* 282(5740): 677–680. <https://doi.org/10.1038/282677a0>
- Falkowski, P. G., Laws, E. A., Barber, R. T., Murray, J. W. 2003. Phytoplankton and their role in primary, new, and export production. *Ocean biogeochemistry.* 99–121. https://doi.org/10.1007/978-3-642-55844-3_5
- Fenchel, T., Juel Hansen, P. 2006. Motile behaviour of the bloom-forming ciliate *Mesodinium rubrum*. *Marine Biology Research.* 2(1): 33–40. <https://doi.org/10.1080/17451000600571044>
- Gaillard, S., Charrier, A., Malo, L., Carpentier, L., Bougaran, G., Hégaret, H., Réveillon, D., Hess, P., Séchet, V. 2020. Combined effects of temperature, irradiance, and pH on *Teleaulax amphioxeia* (Cryptophyceae) physiology and feeding ratio for its predator *Mesodinium rubrum* (*Ciliophora*). *J. Phycol.* 56: 775–783. <https://doi.org/10.1111/jpy.12977>

- Garcia-Cuetos, L., Moestrup, Ø., Hansen, P. J. 2012. Studies on the genus *Mesodinium* II. Ultrastructural and molecular investigations of five marine species help clarifying the taxonomy. *J. Eukaryot. Microbiol.* 59(4): 374–400. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2012.00630.x>
- Golubkov, S., Golubkov, M., Tiunov, A., Nikolina, V. 2017. Long-term changes in primary production and mineralization of organic matter in the Neva Estuary (Baltic Sea). *Journal of Marine Systems.* 171: 73–80. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2016.12.009>
- Griffiths, J. R., Hajdu, S., Downing, A. S., Hjerne, O., Larsson, U., Winder, M. 2016. Phytoplankton community interactions and environmental sensitivity in coastal and offshore habitats. *Oikos.* 125(8): 1134–1143. <https://doi.org/10.1111/oik.02405>
- Gustafson, D. E., Stoecker, D. K., Johnson, M. D., Van Heukelem, W. F., Sneider, K. 2000. Cryptophyte algae are robbed of their organelles by the marine ciliate *Mesodinium rubrum*. *Nature.* 405: 1049–1052. <https://doi.org/10.1038/35016570>
- Hajdu, S., Högländer, H., Larsson, U. 2007. Phytoplankton vertical distributions and composition in Baltic Sea cyanobacterial blooms. *Harmful Algae.* 6(2): 189–205. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2006.07.006>
- Haraguchi, L., Jakobsen, H. H., Lundholm, N., Carstensen, J. 2018. Phytoplankton community dynamic: a driver for ciliate trophic strategies. *Frontiers in Marine Science.* 5: 272. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00272>
- Havenhand, J. N., Filipsson, H. L., Niiranen, S., Troell, M., Crépin, A. S., Jagers, S., Anderson, L. G. 2019. Ecological and functional consequences of coastal ocean acidification: Perspectives from the Baltic-Skagerrak System. *Ambio.* 48(8): 831–854. <https://doi.org/10.1007/s13280-018-1110-3>
- HELCOM. 2013. Review of the Fifth Baltic Sea Pollution Load Compi-lation for the 2013 HELCOM Ministerial Meeting. *Balt. Sea Environ. Proc. No. 141* Retrieved from: <http://www.helcom.fi/Lists/Publications/BSEP141.pdf>
- HELCOM. 2014. Eutrophication status of the Baltic Sea 2007–2011 – A concise thematic assessment. *Balt. Sea Environ. Proc. No. 143.* <https://www.helcom.fi/wp-content/uploads/2019/08/BSEP143.pdf>
- HELCOM. 2017. Guidelines for monitoring of phytoplankton species composition, abundance and biomass. *HELCOM Monitoring Manual.* <http://www.helcom.fi/Lists/Publications/Guidelines%20for%20monitoring%20phytoplankton%0species%20composition,%20abundance%20and%20biomass.pdf>
- HELCOM. 2018. HELCOM Thematic assessment of eutrophication 2011-2016. *Baltic Sea Environment Proceedings No. 156.* <http://www.helcom.fi/baltic-sea-trends/holistic-assessments/state-of-the-baltic-sea-2018/reports-and-materials/> (accessed Jan. 7 2023).
- Herfort, L., Peterson, T. D., Prahl, F. G., McCue, L. A., Needoba, J. A., Crump, B. C., Zuber, P. 2012. Red waters of *Myrionecta rubra* are biogeochemical hotspots for the Columbia River estuary with impacts on primary/secondary productions and nutrient cycles. *Estuar. Coasts.* 35(3): 878–891. <https://doi.org/10.1007/s12237-012-9485-z>
- Hornick, T., Bach, L. T., Crawford, K. J., Spilling, K., Achterberg, E. P., Woodhouse, J. N., Schulz, K. G., Brussaard, C. P. D., Riebesell, U., and Grossart, H.-P. 2017 *Ocean*

- acidification impacts bacteria–phytoplankton coupling at low-nutrient conditions. *Biogeosciences*. 14: 1–15. <https://doi.org/10.5194/bg-14-1-2017>
- Henriksen, P. 2009. Long-term changes in phytoplankton in the Kattegat, the Belt Sea, the Sound and the western Baltic Sea. *Journal of Sea Research*. 61(1–2): 114–123. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2008.10.003>
- Heiskanen, A. 1998. Factors governing sedimentation and pelagic nutrient cycles in the northern Baltic Sea. *Monographs of the Boreal Environment Research*. No. 8.
- Heiskanen, A. S., Tallberg, P. 1999. Sedimentation and particulate nutrient dynamics along a coastal gradient from a fjord-like bay to the open sea. *Hydrobiologia*. 393: 127–140. <https://doi.org/10.1023/A:1003539230715>
- Hornick, T., Bach, L. T., Crawford, K. J., Spilling, K., Achterberg, E. P., Woodhouse, J. N., Schulz, K. G., Brussaard, C. P. D. 2017. Ocean acidification impacts bacteria–phytoplankton coupling at low-nutrient conditions. *Biogeosciences*. 14: 1–15. <https://doi.org/10.5194/bg-14-1-2017>
- Hopkinson, C. S. 1985. Nitrogen in the Marine Environment. *Estuaries*. 8: 76–77. <https://doi.org/10.2307/1352124>
- Höglander, H., Larsson, U., Hajdu, S. 2004. Vertical distribution and settling of spring phytoplankton in the offshore NW Baltic Sea Proper. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 283: 15–27. <https://doi.org/10.3354/meps283015>
- Jeđruch, A., Kwasigroch, U., Bełdowska, M., Kuliński, K. 2017. Mercury in suspended matter of the Gulf of Gdańsk: Origin, distribution and transport at the land–sea interface. *Marine Pollution Bulletin*. 118(1–2): 354–367. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.03.019>
- Johansson, M., Gorokhova, E., Larsson, U. 2004. Annual variability in ciliate community structure, potential prey and predators in the open northern Baltic Sea proper. *J. Plankton Res.* 26: 67–82. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbg115>
- Johnson, M. D., Beaudoin, D. J., Laza-Martinez, A., Dyhrman, S. T., Fensin, E., Lin, S., Stoecker, D. K. 2016. The genetic diversity of *Mesodinium* and associated *cryptophytes*. *Frontiers in Microbiology*. 7: 2017. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.02017>
- Johnson, M. D., Stoecker, D. K. 2005. Role of feeding in growth and photophysiology of *Myrionecta rubra*. *Aquat. Microb. Ecol.* 39(3): 303–312. <https://doi.org/10.3354/ame039303>
- Jurgensone, I., Carstensen, J., Ikauniece, A., Kalveka, B. 2011. Long-term changes and controlling factors of phytoplankton community in the Gulf of Riga (Baltic Sea). *Estuar. Coast.* 34(6): 1205–1219. <https://doi.org/10.1007/s12237-011-9402-x>
- Kahru, M., Horstmann, U., Rud, O. 1994. Satellite detection of increased cyanobacteria blooms in the Baltic Sea: natural fluctuation or ecosystem change? *Ambio*. 23(8): 469–472.
- Kotta, J., Lauringson, V., Martin, G., Simm, M., Kotta, I., Herkül, K., Ojaveer, H. 2008. Gulf of Riga and Pärnu Bay. In: Schiewer, U. (Ed.). *Ecology of Baltic Coastal waters*. Heidelberg Springer-Verlag: Berlin. 217–243. https://doi.org/10.1007/978-3-540-73524-3_10
- Kļaviņš M., Rodinovs V., Kokorīte I. 2002. *Chemistry of Surface Waters in Latvia*. University of Latvia, Riga. 48–126.

- Kremp, A., Godhe, A., Egardt, J., Dupont, S., Suikkanen, S., Casabianca, S., Penna A. 2012. Intraspecific variability in the response of bloom-forming marine microalgae to changed climate conditions. *Ecology and Evolution*. 2: 1195–1207. <https://doi.org/10.1002/ece3.245>
- Kuliński, K., Rehder, G., Asmala, E., Bartosova, A., Carstensen, J., Gustafsson, B., Hall, P. O. J., Humborg, C., Jilbert, T., Jürgens, K., Meier, H. E. M., Müller-Karulis, B., Naumann, M., Olesen, J. E., Savchuk, O., Schramm, A., Slomp, C. P., Sofiev, M., Sobek, A., Szymczycha, B., Undeman, E. 2022. Biogeochemical functioning of the Baltic Sea, *Earth Syst. Dynam.* 13: 633–685. <https://doi.org/10.5194/esd-13-633-2022>
- Lehmann, A., Myrberg, K. 2008. Upwelling in the Baltic Sea – A review. *Journal of Marine Systems*. 74: S3–S12. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.02.010>
- Liepina-Leimane, I., Barda, I., Jurgensone, I., Labucis, A., Suhareva, N., Kozlova, V., Aigars, J. 2022. Seasonal dynamic of diazotrophic activity and environmental variables affecting it in the Gulf of Riga, Baltic Sea. *FEMS Microbiology Ecology*. 98(12): fiac132. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiac132>
- Leles, S. G., Mitra, A., Flynn, K. J., Stoecker, D. K., Hansen, P. J., Calbet, A., McManus, G. B., Sanders, R. W., Caron, D. A., Not, F., Hallegraeff, G. M., Pitta, P., Raven, J. A., Johnson, M. D., Gilbert, P. M., Våge, S. 2017. Oceanic protists with different forms of acquired phototrophy display contrasting biogeographies and abundance. *P. Roy. Soc. B* 284(1860): 20170664. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0664>
- Lindholm, T., Mörk, A. C. 1990. Depth maxima of *Mesodinium rubrum* (Lohmann) Hamburger and Buddenbrock – examples from a stratified Baltic Sea inlet. *Sarsia*. 75: 53–64. <https://doi.org/10.1080/00364827.1990.10413441>
- Lips, I., Lips, U. 2017. The importance of *Mesodinium rubrum* at post-spring bloom nutrient and phytoplankton dynamics in the vertically stratified Baltic Sea. *Frontiers in Marine Science*. 4: 407. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00407>
- Lugioyo, G. M., Loza, S., Abreu, P. C. 2007. Biomass distribution of heterotrophic and autotrophic microorganisms of the photic layer in Cuban southern oceanic waters. *Revista de biología tropical*. 55(2): 449–457.
- Lundsgaard, C., Olesen, M., Reigstad, M., Olli, K. 1999. Sources of settling material: aggregation and zooplankton mediated fluxes in the Gulf of Riga. *Journal of marine systems*. 23(1–3): 197–210. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(99\)00058-5](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(99)00058-5)
- Meier, H. E. M., Andersson, H. C., Eilola, K., Gustafsson, B. G., Kuznetsov, I., Müller-Karulis, B. 2011. Hypoxia in future climates: a model ensemble study for the Baltic Sea. *Geophys. Res. Lett.* 38: L24608. <https://doi.org/10.1029/2011GL049929>
- Meier, H. E. M., Hordoir, R., Andersson, H., Dieterich, C., Eilola, K., Gustafsson, B. G. 2012a. Modeling the combined impact of changing climate and changing nutrient loads on the Baltic Sea environment in an ensemble of transient simulations for 1961–2099. *Clim. Dyn.* 39: 2421–2441. <https://doi.org/10.1007/s00382-012-1339-7>
- Meier, H. E. M., Müller-Karulis, B., Andersson, H. C., Dieterich, C., Eilola, K., Gustafsson, B. G. 2012b. Impact of climate change on ecological quality indicators and biogeochemical fluxes in the Baltic Sea: a multi-model ensemble study. *Ambio*. 41: 558–573. <https://doi.org/10.1007/s13280-012-0320-3>

- Meier, H. E. M., Väli, G., Naumann, M., Eilola, K., Frauen, C. 2018a. Recently accelerated oxygen consumption rates amplify deoxygenation in the Baltic Sea. *J. Geophys. Res.* 123: 3227–3240. <https://doi.org/10.1029/2017JC013686>
- Mendes, C. R. B., Tavano, V. M., Dotto, T. S., Kerr, R., De Souza, M. S., Garcia, C. A. E., Secchi, E. R. 2018. New insights on the dominance of cryptophytes in Antarctic coastal waters: a case study in Gerlache Strait. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 149: 161–170. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2017.02.010>
- Mitra, A., Flynn, K. J., Burkholder, J. M., Berge, T., Calbet, A., Raven, J. A., Granéli, E., Glibert, P. M., Hansen, P. J., Stoecker, D. K., Thingstad, F., Tillmann, U., Våge, S., Wilken, S., Zubkov, M. V. 2014. The role of mixotrophic protists in the biological carbon pump. *Biogeosciences*. 11: 995–1005. <https://doi.org/10.5194/bg-11-995-2014>
- Mitra, A., Flynn, K. J., Tillmann, U., Raven, J. A., Caron, D., Stoecker, D. K., Not, F., Hansen, P. J., Hallegraeff, G., Sanders, R., Wilken, S., McManus, G., Johnson, M., Pitta, P., Våge, S., Berge, T., Calbet, A., Thingstad, F., Jeong, H., Burkholder, J., Glibert, P. M., Granéli, E., Lundgren, V. 2016. Defining Planktonic Protist Functional Groups on Mechanisms for Energy and Nutrient Acquisition: Incorporation of Diverse Mixotrophic Strategies. *Protist*. 167(2): 106–120. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2016.01.003>
- Moeller, H. V., Johnson, M. D., Falkowski, P. G. 2011. Photoacclimation in the phototrophic marine ciliate *Mesodinium rubrum* (*Ciliophora*). *J. Phycol.* 47(2): 324–332. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2010.00954.x>
- Montagnes, D. J. S., Allen, J., Brown, L., Bulit, C., Davidson, R., Diaz-Avalos, C., Fielding, S., Heath, M., Holliday, N. P., Rasmussen, J., Sanders, R. J., Waniek, J. J., Wilson, D. 2008. Factors controlling the abundance and size distribution of the phototrophic ciliate *Myrionecta rubra* in open waters of the North Atlantic. *J. Eukaryot. Microbiol.* 55(5): 457–465. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2008.00344.x>
- Neumann, T., Eilola, K., Gustafsson, B., Müller-Karulis, B., Kuznetsov, I., Meier, H. E. M., Savchuk, O. P. 2012. Extremes of temperature, oxygen and blooms in the Baltic Sea in a changing climate. *Ambio*. 41: 574–585. <https://doi.org/10.1007/s13280-012-0321-2>
- Nielsen, L. T., Jakobsen, H. H., Hansen, P. J. 2010. High resilience of two coastal plankton communities to twenty-first century seawater acidification: Evidence from microcosm studies. *Marine Biology Research*. 6(6): 542–555. <https://doi.org/10.1080/17451000903476941>
- Nixon, S. W. 1982. Nutrient dynamics, primary production and fisheries yields of lagoons. *Oceanologica Acta*. Special Issue. Open Access version: <https://archimer.ifremer.fr/doc/00246/35748/>
- Olesen, M., Lundsgaard, C., Andrushaitis, A. 1999. Influence of nutrients and mixing on the primary production and community respiration in the Gulf of Riga. *J. Mar. Sys.* 23: 127–143. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(99\)00054-8](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(99)00054-8)
- Olli, K., Heiskanen, A.-S., Seppälä, J. 1996. Development and fate of *Eutreptiella gymnastica* bloom in nutrient enriched enclosures in the coastal Baltic Sea. *J. Plankton Res.* 18: 1587–1604. <https://doi.org/10.1093/plankt/18.9.1587>

- Olli, K., Heiskanen, A. S. 1999. Seasonal stages of phytoplankton community structure and sinking loss in the Gulf of Riga. *Journal of Marine Systems*. 23(1–3): 165–184. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(99\)00056-1](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(99)00056-1)
- Olli, K., Klais, R., Tamminen, T., Ptacnik, R., Andersen, T. 2011. Long term changes in Baltic Sea phytoplankton community. *Boreal Environ. Res.* 16: 3–14.
- Omstedt, A., Edman, M., Claremar, B., Frodin, P., Gustafsson, E., Humborg, C., et al. 2012. Future changes in the Baltic Sea acid–base (pH) and oxygen balances. *Tellus B Chem. Phys. Meteorol.* 64: 19586. <https://doi.org/10.3402/tellusb.v64i0.19586>
- Pantoja, S., Repeta, D. J., Sachs, J. P., Sigman, D. M. 2002. Stable isotope constraints on the nitrogen cycle of the Mediterranean Sea water column. *Deep Sea Research Part i: Oceanographic Research Papers*. 49(9): 1609–1621. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(02\)00066-3](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(02)00066-3)
- Pitkänen, H., Lehtoranta, J., Peltonen, H. 2008. The Gulf of Finland. In: Schiewer, U. (eds) *Ecology of Baltic Coastal Waters. Ecological Studies*, vol 197. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-73524-3_13
- Ploug, H., Musat, N., Adam, B., Moraru, C. M., Lavik, G., Vagner, T. Bergman, B., Kuypers, M. M. M. 2010. Carbon and nitrogen fluxes associated with the cyanobacterium *Aphanizomenon sp.* in the Baltic Sea. *ISME J.* 4: 1215–1223. <http://dx.doi.org/10.1038/ismej.2010.53>
- Preisendorfer, R. W. 1986. Secchi disk science: Visual optics of natural waters 1. *Limnology and oceanography*. 31(5), 909–926. <https://doi.org/10.4319/lo.1986.31.5.0909>
- Rahm, L., Jönsson, A., Wulff, F. 2000. Nitrogen fixation in the Baltic Proper: an empirical study. *Mar. Syst.* 25 (3–4), 239–248. [http://dx.doi.org/10.1016/S0924-7963\(00\)00018-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0924-7963(00)00018-X)
- Redfield, A. C., Ketchum, B. H., Richards, F. A. 1963. The influence of organisms on the composition of seawater. In: Hill, M. N. (Ed.). *The Sea*, vol. 2. Intersci. Publish. John Wiley & Sons, New York. 26–77.
- R Core Team. 2019. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Rolf, C. 2000. Seasonal variation in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of size-fractionated plankton at a coastal station in the northern Baltic proper. *Marine Ecology Progress Series*. 203: 47–65. <https://doi.org/10.3354/meps203047>
- Rychert, K. 2004. The size structure of the *Mesodinium rubrum* population in the Gdańsk Basin. *Oceanologia*. 46: 439–444.
- Samuelsson, K., Berglund, J., Andersson, A. 2006. Factors structuring the heterotrophic flagellate and ciliate community along a brackish water primary production gradient. *Journal of Plankton Research*. 28(4): 345–359. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi118>
- Sanders, R. W. 1995. Seasonal distributions of the photosynthesizing ciliates *Laboea strobila* and *Myrionecta rubra* (*Mesodinium rubrum*) in an estuary of the Gulf of Maine. *Aquat. Microb. Ecol.* 9: 237–242. <https://doi.org/10.3354/ame009237>
- Savoie, N., Aminot, A., Tréguer, P., Fontugne, M., Naudet, N., Kérouel, R. 2003. Dynamics of particulate organic matter $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ during spring phytoplankton blooms in a macrotidal ecosystem (Bay of Seine, France). *Marine Ecology Progress Series*. 255: 27–41. <https://doi.org/10.3354/meps255027>

- Schneider, B., Nausch, G., Nagel, K., Wasmund, N. 2003. The surface water CO₂ budget for the Baltic Proper: a new way to determine nitrogen fixation. *J. Mar. Syst.* 42 (1–2): 53–64. [http://dx.doi.org/10.1016/S0924-7963\(03\)00064-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0924-7963(03)00064-2)
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.oceano.2016.07.001>
- Smayda, T. S., Reynolds, C. S. 2001. Community assembly in marine phytoplankton: application of recent models to harmful dinoflagellate blooms. *J. Plankton Res.* 23(5): 447–461. <http://dx.doi.org/10.1093/plankt/23.5.447>
- Smith, S. V., Hollibaugh, J. T. 1993. Coastal metabolism and the oceanic organic carbon balance. *Reviews of Geophysics.* 31(1): 75–89. <http://doi.org/10.1029/92rg02584>
- Snoeijs-Leijonmalm, P., Andrén, E. 2017. Why is the Baltic Sea so special to live in? In: Snoeijs-Leijonmalm, P., Schubert, H., Radziejewska, T. (Eds.). *Biological Oceanography of the Baltic Sea.* Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0668-2_2
- Sommer, U., Adrian, R., De Senerpont Domis, L., Elser, J. J., Gaedke, U., Ibelings, B. 2012. Beyond the plankton ecology group (PEG) model: mechanisms driving plankton succession. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 43: 429–448. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160251>
- Spilling, K., Asmala, E., Haavisto, N., Haraguchi, L., Kraft, K., Lehto, A. M., Tamminen, T. 2022. Brownification affects phytoplankton community composition but not primary productivity in eutrophic coastal waters: A mesocosm experiment in the Baltic Sea. *Science of the Total Environment.* 841: 156510. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.156510>
- Spilling, K., Fuentes-Lema, A., Quemaliños, D., Klais, R., Sobrino, C. 2019. Primary production, carbon release, and respiration during spring bloom in the Baltic Sea. *Limnology and Oceanography.* 64(4): 1779–1789. <https://doi.org/10.1002/lno.11150>
- Spilling, K., Markager, S. 2008. Ecophysiological growth characteristics and modelling of the onset of the spring bloom in the Baltic Sea. *J. Mar. Syst.* 73: 323–337. <https://doi.org/10.1016/j.marsys.2006.10.012>
- Stigebrandt, A., Djurfeldt, L. 1996. Control of production of organic matter in the ocean on short and long terms by stratification and remineralisation. *Deep-Sea Res. Pt. II* 43(1): 23–35. [https://doi.org/10.1016/0967-0645\(95\)00087-9](https://doi.org/10.1016/0967-0645(95)00087-9)
- Stoecker, D. K., Putt, M., Davis, L. H., Michaels, A. E. 1991. Photosynthesis in *Mesodinium rubrum*: species-specific measurements and comparison to community rates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 73: 245–252. <https://doi.org/10.3354/meps073245>
- Stoicescu, S. T., Laanemets, J., Liblik, T., Skudra, M., Samlas, O., Lips, I., Lips, U. 2022. Causes of the extensive hypoxia in the Gulf of Riga in 2018. *Biogeosciences.* 19(11): 2903–2920. <https://doi.org/10.5194/bg-19-2903-2022>
- Taylor, F. J. R., Blackbourn, D. J., Blackbourn, J. 1971. The red-water ciliate *Mesodinium rubrum* and its "incomplete symbionts": a review including new ultrastructural observations. *Journal of the Fisheries Board of Canada.* 28(3): 391–407. <https://doi.org/10.1139/f71-052>

- Tong, M., Smith, J., Kulis, D., Anderson, D. 2015. Role of dissolved nitrate and phosphate in isolates of *Mesodinium rubrum* and toxin producing *Dinophysis acuminata*. *Aquat. Microb. Ecol.* 7: 169–185. <https://doi.org/10.3354/ame01757>
- Vihma, T., Haapala, J. 2009. Geophysics of sea ice in the Baltic Sea: A review. *Progress in Oceanography*. 80(3–4): 129–148. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.02.002>
- Wasmund, N., Andrushaitis, A., Lsiak-Pastuszak, E., Müller-Karulis, B., Nausch, G., Neumann, T., Ojaveer, H., Olenina, I., Postel, L., Witek, Z. 2001. Trophic Status of the South-Eastern Baltic Sea: A Comparison of Coastal and Open Areas. *Estuar. Coast. Shelf S.* 56: 1–16. <https://doi.org/10.1006/ecss.2001.0828>
- Wasmund, N., Nausch, G., Schneider, B., 2005. Primary production rates calculated by different concepts – an opportunity to study the complex production system in the Baltic Proper. *J. Sea Res.* 54(4): 244–255. <http://dx.doi.org/10.1016/j.seares.2005.07.004>
- Wassman, P., Tamminen, T. 1999. Pelagic eutrophication and sedimentation in the Gulf of Riga: a synthesis. *J. Mar. Sys.* 23: 269–283. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(99\)00062-7](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(99)00062-7)
- Wasmund, N., Uhlig, S. 2003. Phytoplankton trends in the Baltic Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 60: 177–186. [https://doi.org/10.1016/s1054-3139\(02\)00280-1](https://doi.org/10.1016/s1054-3139(02)00280-1)
- Williams, P. J., von Bodungen, B., Bathmann, U., Berger, W. H., Eppley, R. W., Feldman, G. C., Fischer, G., Legendre, L., Minster, J.-F., Reynolds, C. S., Smetacek, V. S., Toggweiler, J. R. 1989. Group report: export productivity from the photic zone. In: Berger, W. H., Smetacek, V. S., Wefer, G. (Eds.). *Productivity of the ocean: present and past*. John Wiley & Sons, New York, pp. 99–115.
- Wilkerson, F. P., Grunseich, G. 1990. Formation of blooms by the symbiotic ciliate *Mesodinium rubrum* – the significance of nitrogen uptake. *J. Plankton Res.* 12: 973–989. <https://doi.org/10.1093/plankt/12.5>
- Winder, M., Schindler, D. E. 2004. Climate change uncouples trophic interactions in an aquatic ecosystem. *Ecology*. 85(8): 2100–2106. <https://doi.org/10.1890/04-0151>
- Winogradow, A., Mackiewicz A., Pempkowiak J. 2019. Seasonal changes in particulate organic matter (POM) concentrations and properties measured from deep areas of the Baltic Sea. *Oceanologia*. 61(4): 505–521. <https://doi.org/10.1016/j.oceano.2019.05.004>
- Witek, Z., Ochocki, S., Maciejowska, M., Pastuszak, M., Nakonieczny, J., Podgórska, B., Kownacka, J. M., Mackiewicz, T., Wrzesinska-Kwiecien, M. 1997. Phytoplankton primary production and its utilization by the pelagic community in the coastal zone of the Gulf of Gdansk (southern Baltic). *Marine Ecology Progress Series*. 148(1–3): 169–186. <https://doi.org/10.3354/meps148169>
- Wulff, F., Rahm, L., Larsson, P. (Eds.). 2001. “A systems analysis of the Baltic Sea,” in *Ecological Studies*, Vol. 148 (Berlin; Heidelberg: Springer). 457.
- Xu, J., H. Lyu, X. Xu, Y. Li, Z. Li, S. Lei, S. Bi, M. Mu, C. Du, Zeng, S. 2019. Dual stable isotope tracing the source and composition of POM during algae blooms in a large and shallow eutrophic lake: All contributions from algae? *Ecological Indicators*. 102: 599–607. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.03.014>

Yurkovskis, A. 2004. Long-term land-based and internal forcing of the nutrient state of the Gulf of Riga (Baltic Sea). *J. Mar. Syst.* 50(3–4): 181–197. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2004.01.004>

Yurkovskis, A., Kostrichkina, E., Ikauniece, A. 1999. Seasonal succession and growth in the plankton communities of the Gulf of Riga in relation to long-term nutrient dynamics. *Hydrobiologia.* 393: 83–94. <https://doi.org/10.1023/A:1003574706608>

