

Eiropas savienības Eiropas Jūrlietu un zivsaimniecības fonda Rīcības programmas zivsaimniecības attīstībai 2014.-2020.gadā prioritātes “Veicināt integrētās jūrlietu politikas īstenošanu” atbalstāmā pasākuma “Zināšanu uzlabošana jūras vides stāvokļa jomā” projekta Nr. 17-00-F06803-000001 ietvaros noslēgtā (iepirkuma identifikācijas Nr. VARAM 2016/54)

**Līguma Nr IL/106/2017
NOSLĒGUMA ZIŅOJUMS**



BARĪBAS ĶĒŽU (D4) ELEMENTU APZINĀŠANA, KONCEPTUĀLĀS STRUKTŪRAS IZVEIDE IDENTIFICĒJOT GALVENĀS FUNKCIONĀLĀS GRUPAS. BARĪBAS ĶĒŽU NOVĒRTĒJUMA KONCEPTUĀLAS SISTĒMAS IZVEIDOŠANA UN VIDES STĀVOKĻA NOVĒRTĒJUMS

Izpildes termiņš: 20.06.2022

Rīga, 2022

Saturs

Kopsavilkums	3
Ievads	4
1. Pelāgiskais barības tīkls	5
1.1. Pelāgiskās sistēmas ģildes	5
1.2. Pelāgiskā barības tīkla pētījumi	6
1.3. Rīgas līča pelāgiskā barības tīkla komponentu raksturojums, koncepts un iespējamais ģilžu sadalījums	9
1.3.1. Primārie producenti	9
1.3.1.1. Bakterioplanktons	9
1.3.1.2. Pikofitoplanktons	9
1.3.1.3. Heterotrofie, miksotrofie vicaiņi un choanoflagelāti	12
1.3.1.4. Fitoplanktons	13
1.3.2. Sekundārie producenti	13
1.3.2.1. Zooplanktons	13
1.3.2.2. Zooflagelāti	15
1.3.2.3. Mikrozooplanktons	15
1.3.2.4. Mezozooplanktons	18
1.3.2.5. Medūzas	22
1.3.2.6. Pelāgiskās planktonēdājas zivis (reņģe)	23
2. Piekrastes barības tīkls	26
2.1. Vispārējs apraksts	26
2.2. Pētījuma rezultāti	29
3. Barības tīklu indikatori	34
3.1. Zooplanktona indikators "Kopējā zooplanktona krājuma vidējais izmērs – MSTs"	34
3.1.1. MSTs indikatora attīstības vēsture Latvijā	34
3.1.2. MSTs indikatora statuss Latvijā	36
3.1.3. Vides stāvokļa novērtējums izmantojot MSTs indikatoru	38
3.2. Pelāgiskā barības tīkla (PBT) stabilitātes indikators	40
3.2.1. PBT indikatora vispārējs apraksts	40
3.2.2. Vides politikas aktualitāte	41
3.2.3. PBT stabilitātes indikatora koncepts un robežvērtība	42
3.2.4. Rīgas līča PBT struktūra	42

3.2.5.	PBT aprēķināšanas detalizēts apraksts	44
3.2.5.1.	Izmantoto datu un metodes apraksts.....	44
3.2.5.2.	Barības tīklu raksturojošie lielumi.....	47
3.2.5.3.	Tīkla sasaiste	48
3.2.5.4.	Savienojumu blīvums	48
3.2.5.5.	Stabilitāte	49
3.2.5.6.	Barības tīkla garums.....	49
3.2.6.	Rīgas līča pelaģiskais barības tīkls	49
3.2.6.1.	Sezonālā dinamika un nozīmīgākie elementi.....	49
3.2.6.2.	Galvenās enerģijas plūsmas	53
3.2.6.3.	Raksturlielumi	53
	Literatūras saraksts	55

KOPSAVILKUMS

Eiropas Savienības Eiropas Jūrlietu un zivsaimniecības fonda projekta Nr. 17-00F06803-000001 ietvaros noslēgtā līgumdarba “Zināšanu uzlabošana jūras vides stāvokļa jomā (Līguma Nr. IL/106/2017) (turpmāk tekstā – Līgumdarbs) ietvaros tika veikts pētījums, lai celtu zināšanu kapacitāti un iegūtu nepieciešamo datu materiālu 4. Raksturlieluma “Ekosistēmas, t.sk. barības tīkli” vides stāvokļa novērtēšanai. Pētījums fokusējās uz 4. Raksturlieluma kritērijiem: D4C1 (primārais kritērijs) – Trofiskās ģildes daudzveidību nelabvēlīgi neietekmē antropogēnās slodzes un D4C2 (primārais kritērijs) – Kopējā skaitliskuma līdzsvaru starp trofiskajām ģildēm nelabvēlīgi neietekmē antropogēnās slodzes.

Trofiskās ģildes atspoguļo gan struktūras, gan funkcionēšanas izmaiņas, tādējādi arī pārvaldības un aizsardzības pasākumu ietekmi uz barības ķēdēm. Starptautiskā jūras pētījumu padome (ICES) apkopojusi vairākus trofisko ģilžu piemērus – primārie producenti, bentosa organismi, kas barojas, filtrējot ūdeni, planktonēdājas zivis u.tml. Ģilžu noteikšanai iespējams izmantot arī informāciju gan par to taksonomisko sastāvu, gan apdzīvoto biotopu, tādējādi izmantojot raksturlieluma D1 ietvaros apzināto informāciju par taksonomisko un funkcionālo daudzveidību.

Pētījuma ietvaros padziļināti tika pētītas pelagiskās barības ķēdes, kas sastāv no vairākiem trofiskajiem līmeņiem un var ietvert vienu vai vairākas ģildes, kā, piemēram, producentu līmenī apvienoti gan autotrofi producenti (fitoplanktons), gan heterotrofi producenti/reducenti (baktērijas). Uz šo organismu produkcijas bāzes tiek balstīti visi tiem sekojošie trofiskie līmeņi. Izmantojot pētījumā iegūtos rezultātus, Latvijas ūdeņiem tika aprobēts zooplanktona indikators “Kopējā zooplanktona krājuma vidējais izmērs” un izstrādāts pelagiskā barības tīkla stabilitātes indikators.

Bez tam pētījuma ietvaros tika sagatavots piekrastes barības tīkla raksturojums, identificējot visas trofiskās saites, sākot ar pirmproducentiem un beidzot ar plēsējiem (zivīm). Pētījumā iegūtā informācija par piekrastes zivju barošanās paradumiem identificēja trūkumus esošajās datu ieguves metodēs, jo esošā metodika neatļauj novērtēt aktīvos bentosa organismus, tādus kā mizīdas *Neomysis integer* un citus vēžveidīgos, kas sastāda ievērojamu daļu asaru barības bāzes mazajās izmēru grupās. Tika identificēti arī, ka no zivīm asaru barībā dominē ienācējsuga jūras grundulis (Gobiidae), kas konstatēti lielā skaitā visās garuma grupās. Esošie rezultāti neļauj secināt, vai asaris prioritāri izvēlas jūras grunduli vai jūras grundulis ir izspiedis citas sugas no to dabīgajiem areāliem, un asarim nav citas izvēles.

IEVADS

Eiropas Savienības Eiropas Jūrlietu un zivsaimniecības fonda projekta Nr. 17-00F06803-000001 ietvaros noslēgtā līgumdarba “Zināšanu uzlabošana jūras vides stāvokļa jomā (Līguma Nr. IL/106/2017) (turpmāk tekstā – Līgumdarbs) ietvaros tika veikts pētījums, lai celtu zināšanu kapacitāti un iegūtu nepieciešamo datu materiālu 4. Raksturlieluma “Ekosistēmas, t.sk. barības tīkli” vides stāvokļa novērtēšanai.

Saskaņā ar Eiropas Komisijas lēmumu 2017/848/ES kvalitatīvā raksturlieluma D4 uzdevums ir raksturot ekosistēmas struktūru un funkcionēšanu vairs neorientējoties uz atsevišķu sugu vai taksonomisko grupu līmeni. Lēmums paredz raksturlielumam D4 izmantot divus primāros un divus sekundāros kritērijus, ieviešot trofisko ķēžu izmantošanu kā kritēriju elementu. Pētījums fokusējās uz 4. Raksturlieluma kritērijiem: D4C1 (primārais kritērijs) – Trofiskās ķēdes daudzveidību nelabvēlīgi neietekmē antropogēnās slodzes un D4C2 (primārais kritērijs) – Kopējā skaitliskuma līdzsvaru starp trofiskajām ķēdēm nelabvēlīgi neietekmē antropogēnās slodzes.

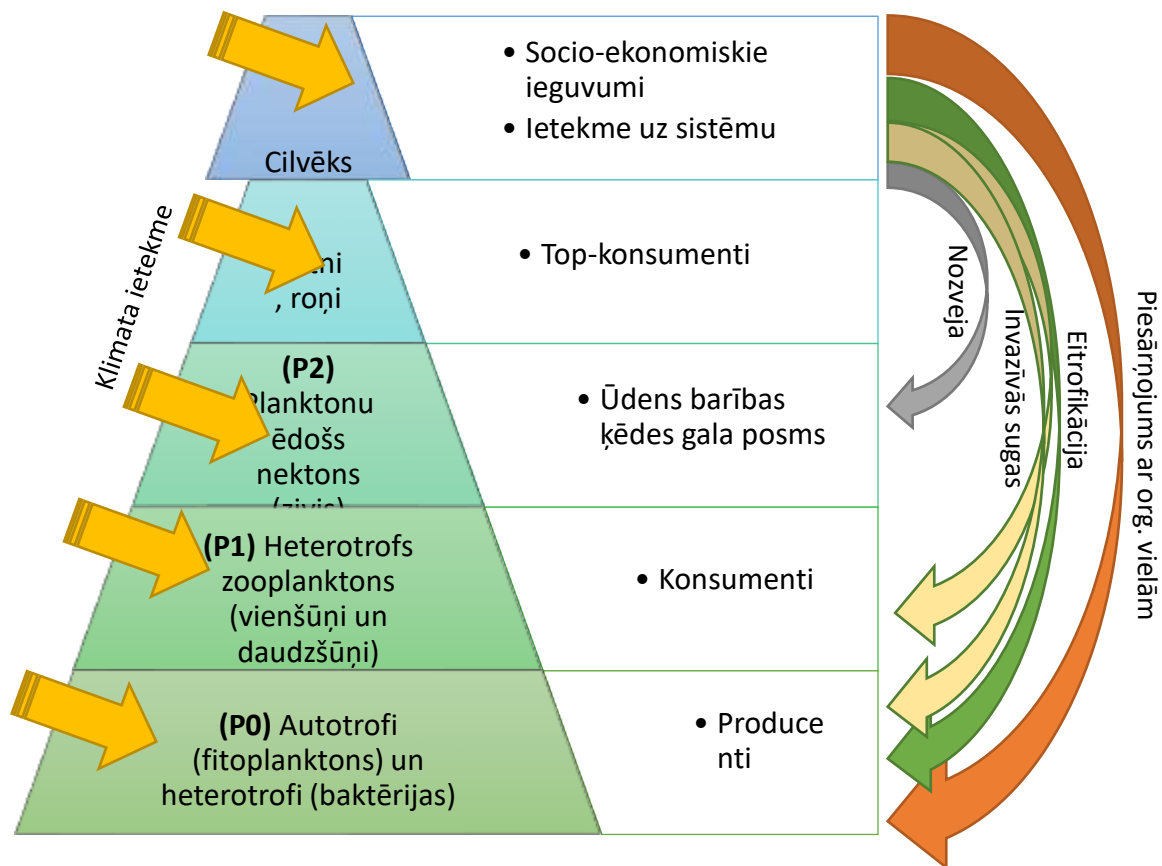
Trofiskās ķēdes atspoguļo gan struktūras, gan funkcionēšanas izmaiņas, tādējādi arī pārvaldības un aizsardzības pasākumu ietekmi uz barības ķēdēm. Starptautiskā jūras pētījumu padome (ICES) apkopojusi vairākus trofisko ķēžu piemērus – primārie producenti, bentosa organismi, kas barojas, filtrējot ūdeni, planktonēdājas zivis u.tml. Ķēžu noteikšanai iespējams izmantot arī informāciju gan par to taksonomisko sastāvu, gan apdzīvoto biotopu, tādējādi izmantojot raksturlieluma D1 ietvaros apzināto informāciju par taksonomisko un funkcionālo daudzveidību.

Termins “ģilde” ekoloģijā ieviests jau 20. gs. vidū, bet izsmeļošu un vispārpieņemtu definīciju tas ieguvis relatīvi nesen ([Simberloff and Dayan, 1991](#)). Līdzīgs termins, kas bieži attiecināts tieši uz ūdens bezmugurkaulniekiem, ir “funkcionālās grupas” ([Cummins, 1974](#)). Tomēr jānorāda, ka galvenā atšķirība starp šiem terminiem oriģinālrakstos ir, ka “ģildes” apvieno organismus, kas izmanto līdzīgas barošanās metodes, savukārt “funkcionālās grupas” iedalīja pēc izmantoto resursu līdzības ([Simberloff and Dayan, 1991](#)). Savukārt [Burns \(1989\)](#) norādīja, ka “ģildes” pēc definīcijas atbilst “trofisko līmeņu” iedalījumam un būtībā apraksta barības ķēdes posmus. Ģildes koncepcijas izmantošana atvieglo barības ķēžu analīzi un modelēšanu, taču to sarežģī gadījumi, kad kāda suga maina barošanās stratēģiju dažādās tās attīstības stadijās. Piemēram, zivju mazuļi barojas kā augēdāji, bet jau pieauguši indivīdi - kā plēsēji ar citām mazākām zivtiņām. Kā redzams vienprātības par šo terminu zinātniskajā sabiedrībā nav, tomēr šī pētījuma ietvaros “ģildes” tiek izdalītas atkarībā no izmantoto resursu atšķirībām (gan tipu, gan izmēru), kā arī pēc iespējas ņemta vērā barošanās metode.

1. PELAĢISKAIS BARĪBAS TĪKLS

1.1. PELAĢISKĀS SISTĒMAS ĢILDES

Pelaģiskās barības ķēdes sastāv no vairākiem trofiskajiem līmeņiem (1.1. attēls), kas sevī var ietvert vienu vai vairākas ģildes, kā, piemēram, producentu līmenī apvienoti gan autotrofi producenti (fitoplanktons), gan heterotrofi producenti/reducenti (baktērijas). Uz šo organismu produkcijas bāzes tiek balstīti visi sekojošie trofiski līmeņi.



1.1. attēls. **Pelaģiskās barības ķēdes shēma.** Bultas apzīmē ietekmes/slodzes. P – apzīmē piederību pelaģiskajai barības ķēdei

Tad sekojošos trofiskos līmeņos (konsumentos) barības resurss ir producentu akumulētā organiskā viela, kas tiek nodota pa līmeņiem uz augšu. Tiesa, katrā līmenī tikai noteikta daļa no uzņemtās organiskās vielas tiek akumulēta. Ekosistēmā (teorētiski) vidēji katrā nākošajā līmenī nonāk tikai 10% no iepriekšējā līmenī akumulētā (Lindeman's Law; trofiskā efektivitāte; Lindeman, 1942), tomēr praktiski trofiskā efektivitāte atšķiras no līmeņa uz līmeni (palielinoties augstākos līmeņos), kā arī starp ekosistēmām. Tāpat arī katru trofisko līmeni un tajā ietvertās organismu ģildes ietekmē dažādas slodzes (gan iekšējās, dabīgās, gan ārējās, cilvēku radītās slodzes), kas savukārt var rezultēties ar trofiskās efektivitātes izmaiņām.

Pētījumi par barības ķēdēm var būt pavisam vienkārši, iekļaujot tikai dominējošos organismus, vai arī sarežģītāki, ietverot arī citus, nedominējošus organismus. Barošanās attiecības barības ķēdē var tikt raksturotas kā dažādi vidējie lielumi, piemēram biomasas, dažādu elementu (oglekļa) daudzums, kas pāriet no viena līmeņa uz citu. Piramidālais princips ir novecojis, un tagad galvenie barības ķēdes pētījumi ir balstīti uz enerģijas plūsmu un tās efektivitātes aprēķiniem, un viena veida organismus vairs necenšas sagrupēt atsevišķos trofiskajos līmeņos. Piemēram, augstāka līmeņa plēsēji vienlaicīgi var uzņemt gan zemāka līmeņa augēdājus, gan plēsējus. Jaunākajos pētījumos organismi trofiskajos līmeņos tiek sagrupēti pēc to diētas. Piemēram, ja organisms par 50% barojas 2. līmenī un par 50% - 3. līmenī, tad tā trofiskais līmenis būs 2,5. Otra būtiska lieta ir, ka pastāv organismi, kas kā barības vielas var izmantot organisko vielu mikrodaļiņas (POM, detrits) vai arī izšķīdušās organiskās vielas (DOM, izšķīdušais organiskais ogleklis, DOC), un barības ķēde vairs nav tikai uz plēsēju orientētā, bet arī virziena uz detritu. Plēsēju ķēdē tiek patērēti autotrofie organismi, kuru organiskās vielas tālāk nonāk uz augēdājiem, bet detrita ķēde satur daudz vairāk līmeņu, jo tajā ir iekļautas baktērijas, kas patērē un noārda detritu. Tomēr tās nespēj izmantot saules enerģiju un barības ķēžu modeļos ir kā papildus līmenis.

1.2. PELAGISKĀ BARĪBAS TĪKLA PĒTĪJUMI

Pastāvīga uzmanība barības ķēdēm kā pētījuma objektam pievērsta kopš 20. gs. 90. gadiem un turpinās līdz šim brīdim. Līdz 2012. gadam barības ķēdes pētījumi jau ieņēma nozīmīgu vietu ekoloģijas pētniecībā, sastādot ap 5% no visiem publicētajiem ekoloģijas rakstiem (Borrett et al., 2014). Līdz ar to tika izvirzīts termins "Tīkla ekoloģija" ("Network Ecology"), kas raksturo barības ķēžu pētījumus (visbiežāk izmantojot modelēšanas metodes), un izteikti līderi kā pētījumu objekts tīkla ekoloģijas pētījumos ir ūdens ekosistēmas, ezeri, lagūnas u.c. (Borrett et al., 2014), īpaši bieži apskatot tieši pelagisko planktonisko organismu ķēdi vai tīklu.

Rīgas līča pelagiskais planktoniskais barības tīkls un tā oglekļa plūsmas sezonālās izmaiņas periodā 1994-1996. g. gan literatūrā ir aprakstīts vienreiz, pirms 20 gadiem, izmantojot LIM (*Linear inverse method*) analīzi (Donali et al., 1999). Šajā pētījumā izdalīti sekojoši barības ķēdes elementi:

P1 - piko-autotrofi;

P2 – pārējie autotrofi, ieskaitot *Mesodinium rubrum*;

N – heterotrofi nano-flagellāti;

Z – zooplanktons, neieskaitot heterotrofos nano-flagellātus;

B – baktērijas;

D – detrits, ieskaitot vīrusus;

DOC – izšķīdušais organiskais ogleklis (nedzīvās daļiņas);

POC – organiskais ogleklis dzīvajās daļiņās;

Fec – zooplanktona fekālās peletes;

GPP – kopējā primārā produkcija;

NBP – tīrā bakteriālā produkcija,

kā arī elpošanas (r) un sedimentācijas (S) rādītāji katram barības ķēdes elementam.

Pētījuma rezultāti norāda, ka visaugstākā daļiņu organiskā oglekļa (POC) vērtība bija pavasarī ($1320.8 \pm 95.29 \text{ mg C m}^{-3}$), vasarā tā bija nedaudz zemāka ($1045.73 \pm 17.74 \text{ mg C m}^{-3}$), savukārt rudenī sistēmas POC bija aptuveni uz pusi mazāks kā pavasarī ($622.28 \pm 13.76 \text{ mg C m}^{-3}$). Rīgas līcī detrīts visās sezonās uzkrāja vislielāko procentu no POC (48%, 37% un 58%, attiecīgi pavasarī, vasarā un rudenī). Savukārt atlikušā POC galvenie uzkrāšanās elementi sezonāli mainījās. Pavasarī dominēja P2, kurā asimilēti bija 42% no POC. Vasarā POC bija izdalīts pa vairākiem elementiem, tomēr vislielākais apjoms bija uzkrāts Z elementā (28%), bet P2 un B sastādīja attiecīgi 12% un 14%. Rudenī līdzīgi kā vasarā POC bija sadalīts starp Z, P2 un B elementiem, attiecīgi 15%, 11% un 14%. Galvenais C zudums visās trīs sezonās bija organismu sabiedrības elpošana (82-95%), savukārt POC sedimentācija bija niecīga. Šie rezultāti norāda uz Rīgas līča barības ķēdes spēju efektīvi noturēt un atkārtoti pārstrādāt suspendēto materiālu. Jānorāda arī, ka pavasarī un rudenī kopējais C zudums elpošanas dēļ bija lielāks nekā pievadītais C daudzums caur pirmprodukciju (GPP), norādot uz heterotrofisku sistēmu šajās sezonās.

Pavasarī C plūsma bija koncentrēta starp $P2 \rightarrow D$ un $DOC \rightarrow B$. Detrits saņēma 55% no GPP, savukārt Z+N un DOC saņēma attiecīgi 9% un 5% no GPP. Tomēr baktēriju DOC patēriņš (pieprasījums) 24 reizes pārsniedza aprēķināto DOC produkciju, kas norāda, ka pavasarī DOC ir nozīmīgs C avots. Vasarā DOC bija liela lomu gan kā C avotam (*source*), gan kā C uzkrājējam (*sink*). Vidēji 35% no GPP tika virzīti caur DOC, tai pat laikā Z+N un D saņēma attiecīgi 24% un 31% no GPP. Jānorāda, ka gan Z, gan N novadīja lielu daļu C uz DOC – gandrīz 51% no kopējās C plūsmas, ko saņēma N, nonāca DOC. Savukārt plūsmas $DOC \rightarrow B \rightarrow N$ arī bija izteiktas. Respektīvi, vasarā mikrobiālā ķēde bija nozīmīga C plūsmā, kas uz augstākiem trofiskajiem slāņiem (caur Z) novadīja 24% no saņemtā C. Rudens C plūsmas bija līdzīgas pavasara situācijai, pamatā atšķiroties ar to, ka B pieprasījums pēc DOC bija vēl lielāks, bet primārā produkcija zemāka kā pavasarī. 37% no GPP gāja caur Z elementu, no kura lielākā daļa tika patērēta elpošanā, bet 17% novirzīti uz DOC. Visspēcīgākā C plūsma rudenī bija $DOC \rightarrow B$, kas 18 reizes pārsniedza DOC produkciju no GPP, bet gandrīz viss no saņemtā C tika izelpots.

[Donali et al. \(1999\)](#) izmantotā Rīgas līča pelagiskā barības ķēde neņēma vērā mikotrofo organismu spēju mainīt barošanās stratēģiju, kā arī pieņēma, ka sistēmā nav POC un DOC papildus pieplūdes (importa). Zooplanktona elements (Z) apvienoja plašu organismu kopumu - vairākas ģildes, aptverot gan mikrozooplanktonu (ciliātus, nauplijus, virpotājus), gan mezozooplanktonu (kopepodus, kladoceras) un pieņēma, ka Z tiešā veidā nepārtiek no P1, lai gan ciliāti teorētiski to spēj ([Kuosa, 1990](#); [Kivi et al., 1996](#)). Autori arī norāda uz iespēju uzlabot barības ķēdes aprakstu, izvērsot tieši Z elementu.

Attiecīgi izmantotā LIM-MN (*minimum-norm*) procedūra apraksta visvienkāršāko no iespējamajiem iznākumiem, bet uz precizitātes un objektivitātes rēķina, jo ap 70% no tīkla indeksiem (aprakstīti [Kones et al., 2009](#); *network indices*), aprēķināti pēc [Donali et al. \(1999\)](#) Rīgas līča barības ķēdes modeļa, uzrādīja ekstrēmas vērtības pie 5% nozīmīguma līmeņa, līdz ar to zaudējot ticamību ([Kones et al., 2009](#)). LIM-MCA (*Monte Carlo approach*) ir prezentēta ([Kones et al., 2009](#)) kā reālistiskāka un objektīvāka LIM procedūra, un tā papildus plūsmas vērtībai sniedz arī plūsmas rezultāta nenoteiktības vērtību (līdzīgi kā standartnovirze). Tāpat arī LIM-MCA nevienu plūsmu nepielīdzina nullei. [Kones et al. \(2009\)](#), salīdzinot visas trīs sezonas Rīgas līcī, norāda, ka rudens un pavasara barības ķēdes modeļi ir nepilnvērtīgi. Rudens shēmā ir nelīdzsvaroti elementi, kuri saņem vairāk, nekā dod atpakaļ sistēmā vai

otrādi, kas ir tipiska īpašība nepabeigtam barības ķēdes modelim. Savukārt vasaras shēma rāda ciklisku ilgtspējību, respektīvi, noslēgtu barības ķēdi, kas nodrošina noslēgtu resursu izmantošanas ciklu. Līdz ar to var teikt, ka Rīgas līča vasaras barības ķēdes modelis (shēma) ievērojami atšķiras no rudens un pavasara, kas savukārt izrāda līdzības procesus, bet tomēr ir uzlabojami.

Estuāriji un piekrastes zonas ir dinamiskas sistēmas. Tās savieno apdzīvoto sauszemi ar atklātiem ūdeņiem, un līdz ar to ir tieši pakļautas dažādām slodzēm (vektoriem no cilvēku populācijas uz okeānu), kā piemēram dažāda veida piesārņojumam, neorganisko barības vielu palielinātam pieplūdim (eitrofikācijai), dzīvotņu destrūkcijai, kā arī biodaudzveidības izmaiņām (Halpern et al., 2008). Tomēr dinamisms, kas šajās sistēmās ir dabīgs, bieži vien rezultējas stresa apstākļos vai pastāvīgi mainīgos apstākļos, kas var atspoguļoties barības ķēdē un tās plūsmās, kā arī izmantotajos tīkla indeksos. Elliott & Quintino (2007) norādīja, ka šos abus (dabīgos un cilvēku radītos) stresa faktoros ir grūti atšķirt, analizējot radītās sekas, piemēram, barības ķēdes izmaiņas.

Donali et al. (1999) barības tīkla augstākais apskatītais posms ir zooplanktons, līdz ar to var apsvērt, vai šāda veida shēmai iespējams pievienot kādu augstāku plēsēja elementu, līdzīgi kā Horn et al. (2017) aprakstīja barības tīklu, ietverot putnus vai Harvey et al. (2003) - Baltijas jūras situāciju, ietverot zivis. Apdomājama arī references perioda definēšana, piemēram, apskatot eitrofikācijas ietekmi, kas pēc HELCOM (2009) EQR koeficienta (balstīts uz hlorofila *a* koncentrāciju) norāda, ka viszemākā tās izpausme bijusi 1994-1998. gadu periodā, un salīdzināt šo perioda vidējo ar šī brīža vai kādu citu, līdzīgi kā Tecchio et al. (2016) analizējis ostas termināļa ietekmi uz barības ķēdi Seinas estuārijā. Acīmredzami visvērtīgāk būtu apskatīt periodu, kad ir pieejami dati par pirmprodukciju Rīgas līcī. Tādējādi to būtu iespējams salīdzināt ar apskatīto Donali et al. (1999), kura pētījuma periods ietilpst periodā ar vismazākajām eitrofikācijas izpausmēm (EQR 1994-1996. g. periodā bija sasniedzis uzstādīto robežu, ko varētu definēt kā referenci; 2.13 attēls, HELCOM, 2009).

Metodiski brīvi pieejami ir divi resursi, lai veiktu tīkla analīzi barības ķēdei/tīklam:

1) R programma *LIM* pakete (Van Oevelen et al., 2010; veic inverso modelēšanu), komplektā ar paketēm *NetIndices* (Kones et al., 2009) un *enaR* (Borrett and Lau, 2014), kas izstrādātas ērtai tīkla indikatoru izmantošanai inversās metodes modeļiem. Piemērs šādai analīzei – Tecchio et al., 2016.

2) Ecopath Software (Christensen & Pauly, 1992) “mixed-model” modeļa izveidei, un “Network Analysis” rutīna, lai veiktu tīkla analīzi (vairāki tīkla indeksi pieejami). Tā iekļauta Ecopath with Ecosim software. Piemērs šādai analīzei – Niquil et al., 2014.

Papildus iespējams:

3) aprakstīt pēc iespējas reāli esošās plūsmas (sakarības starp posmiem, pārējās piemeklēt pēc teorijas vai citu autoru eksperimentālajiem darbiem), izmantojot kādu esošu modeli, piem., NPZD (Nutrient-Phytoplankton-Zooplankton-Detritus), kuru pēc tam arī validēt Rīgas līcim. Piemērs šāda veida analīzei (vairāk gan kā populācijas analīze, ne ekoloģiskā stāvokļa analīze) – Ramirez-Romero et al. 2018.

1.3. RĪGAS LĪČA PELĀGISKĀ BARĪBAS TĪKLA KOMPONENTU RAKSTUROJUMS, KONCEPTS UN IESPĒJAMĀIS ĢILŽU SADALĪJUMS

1.3.1. Primārie producenti

1.3.1.1. Bakterioplanktons

Bakterioplanktonu veido galvenokārt heterotrofi organismi, kas mazāki par 2 μm diametrā un kuri patērē izšķīdušās autohtonās organiskās (DOC) vielas, kas ir mazmolekulāras (cukuri, aminoskābes, proteīni un lipīdi - low molecular weight (LMW)) (Kirchman, 2008). Piekrastes rajonos un pārejas zonā ar saldūdeņiem ieplūst allohtonās izšķīdušās organiskās vielas (piemēram, humīnskābes - dissolved organic matter - DOM), kuras parasti izskalojas no augsnes un ir lielas, sarežģītas molekulas ar augstu molekulmasu (high molecular weight (HMW)). Tās satur oglekli un citas barības vielas, bet, tā kā tās ir sarežģītas uzbūves molekulas, tad ir grūtāk patērējamas, tādēļ tiek uzskatīts, ka autohtonās DOC mikroorganismiem tās ir zemas enerģijas avots (Figueroa, 2016). Vienīgais veids, kā fitoplanktons var izmantot DOM, ir baktērijām to sadalot līdz mazmolekulāriem organiskiem un neorganiskiem savienojumiem (Azam un Malfatti, 2007). Savukārt baktērijām galvenais oglekļa avots ir fitoplanktons, un tās tiešā mērā ir atkarīgas no tā daudzuma ūdenī (Thingstad un Lignell, 1997).

Viens no svarīgākajiem baktērijas augšanu un attīstību noteicošajiem faktoriem ir barības vielu kvalitāte un kvantitāte. Mainoties DOM kvalitātei, sāļumam un vides pH, mainās arī baktēriju sabiedrība. Eksperimentāli pierādīts, ka barības vielām bagātā vidē, ūdens temperatūrai pieaugot par dažiem grādiem (2°C), baktēriju augšanas efektivitāte palielinās (Kreitzberg u.c., 2010; Wohlers-Zöllner u.c., 2011).

Lindh un Pinhassi (2018) ir apkopojuši 48 rakstu informāciju par dabiskām bakterioplanktona populācijām un 38 par eksperimentiem ar bakterioplanktonu Baltijas jūrā. Rīgas līcī pēdējie dati par bakterioplanktonu iegūti 90. gadu beigās, nosakot kopējo biomasu un saprofitisko baktēriju daudzumu. Ja 90. gadu beigu posmu pēc iepriekš aprakstītā iespējams izmantot kā references periodu, tad nepieciešama papildus informācija par bakterioplanktona apjomu un sezonālo dinamiku Rīgas līcī.

1.3.1.2. Pikofitoplanktons

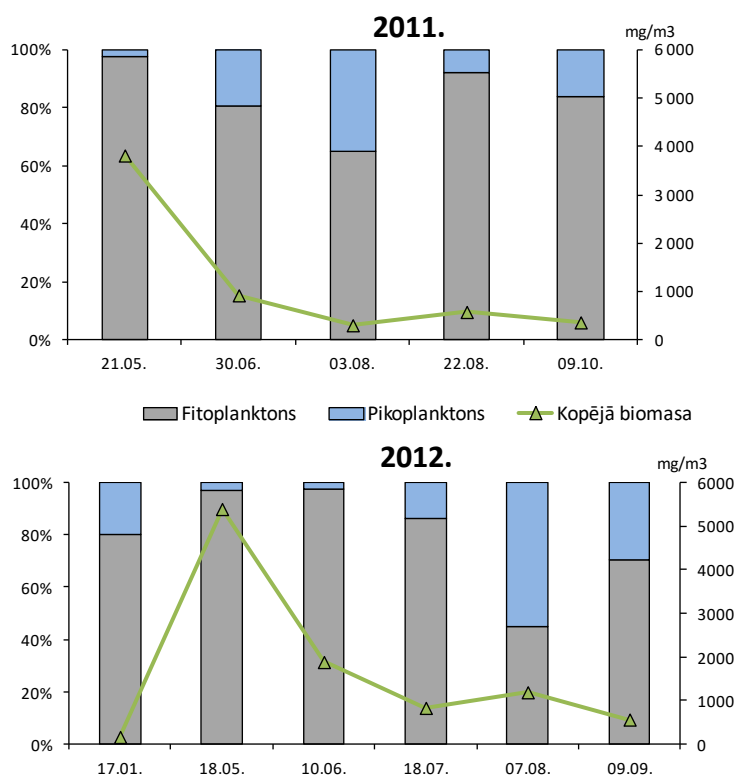
Mikroskopiski (0.2-2μm) organismi, kas sastāv galvenokārt no vienišūnas cianobaktērijām un sīku izmēru fototrofiem eikariotiem (Fenchel 1988) un ir mikrobiālās barības ķēdes galvenie primārās produkcijas ražotāji, ko patērē heterotrofie vienišūņi (vicaiņi) un neliela izmēra ciliāti (Caron u.c., 1999; Weisse, 2002).

Pētījumos Baltijas jūras ziemeļu daļā noteikts, ka pikoplanktona vidējais šūnu izmērs ir 1μm un dominējošās ir heterotrofās cianobaktērijas no ģints *Synechococcus*, kas parasti sastopamas kā atsevišķas šūnas, bet vasarā var veidot šūnu kopas (Kuosa, 1988). Arī Rīgas līcī LIMOD projekta ietvaros iegūtie rezultāti liecina, tā centrālajā daļā visvairāk ir sastopamas šīs ģints sugas. Pārējo sīko eikariotu skaits ir neliels, mazāk par 1-2% no kopējās pikoplanktona biomasas un nenozīmīgs.

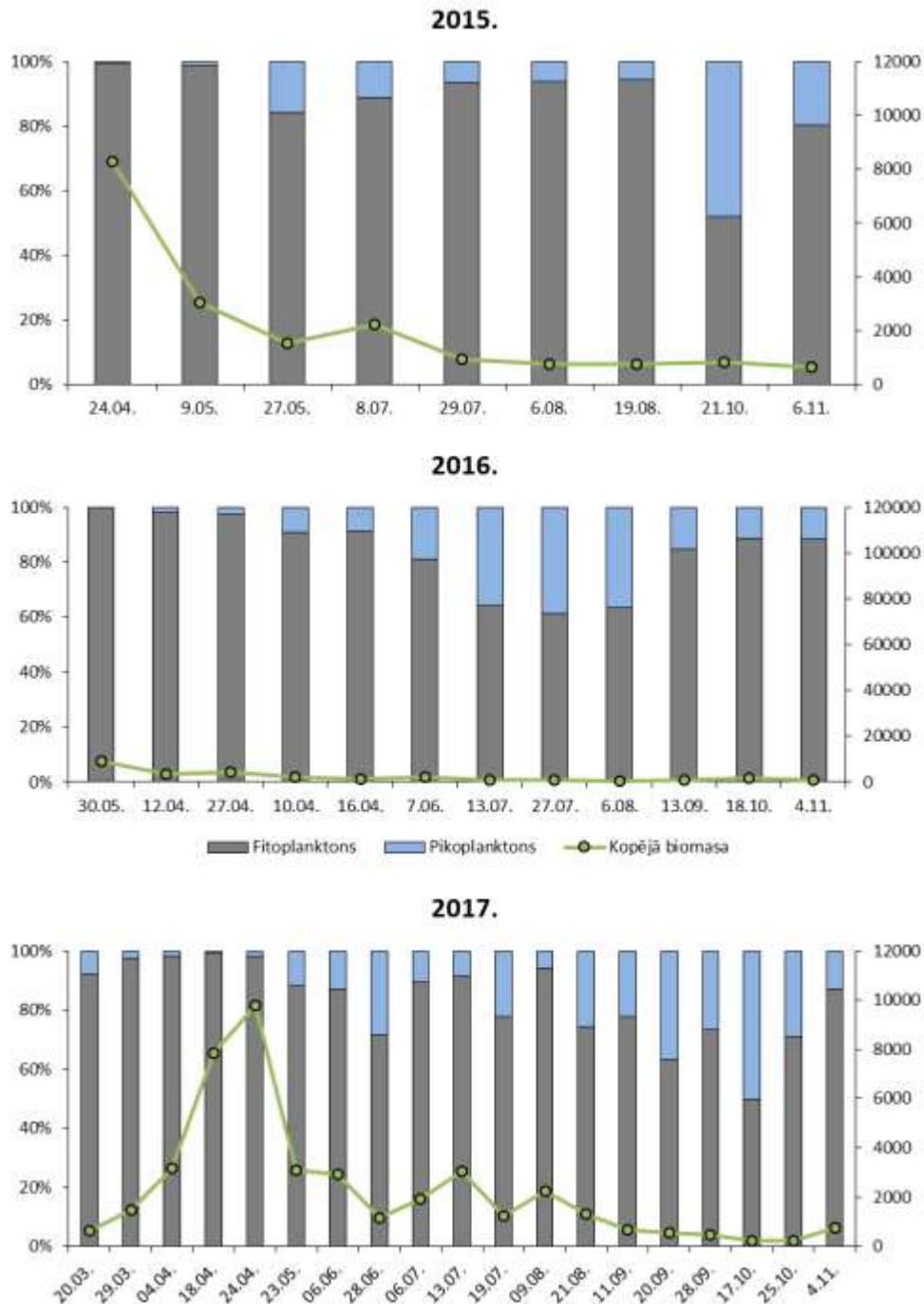
Viens no galvenajiem vides faktoriem, kas ietekmē pikocianobaktēriju attīstību, ir ūdens temperatūra, kas to augšanai ir optimālāka virs 10 °C. Svarīga arī pieejamā gaismas intensitāte, kas rudens periodā

ūdens sajaukšanās rezultātā ievērojami samazinās, tādējādi samazinot pikoplanktona attīstību. Barības vielu daudzumam ūdenī nav liela loma to attīstībā, jo, salīdzinot ar citiem fitoplanktona organismiem, savu šūnu sīko izmēru dēļ tās sekmīgāk spēj uzņemt gan neorganiskās, gan organiskās izšķīdušās vielas (Kuosa, 1991). Taču pierādīts, ka to biomasa ievērojami samazinās, ja $\text{NO}_2 + \text{NO}_3$ ir lielāka par $1 \mu\text{M}$, kas parāda, ka pikocianobaktērijas labāk attīstās pie zemām neorganiskā slāpekļa koncentrācijām ūdenī (Agawin u.c., 2000). Literatūrā gan nav pierādījumu, ka tās ar savām šūnām spētu saistīt atmosfērā esošo slāpekli (Stal u.c., 1999). *Synechococcus* spp. ir kosmopolītisks taksons, kas var attīstīties gan saldūdeņos, gan sāļos ūdeņos (Fogg, 1995).

Līdzīgi kā bakterioplanktonam, pikoplanktona nozīme mikrobiālajā barības ķēdē ir atkarīga no to biomasas apjoma un izplatības konkrētajā reģionā. Piemēram, *Synechococcus* spp. Baltijas jūras atklātajā daļā var veidot pat līdz 70 % no fitoplanktona biomasas, Botnijas līcī no 35 - 50% (Sandberg u.c., 2004, Sherr and Sherr, 2002). Rīgas līča centrālajā daļā (119.st.) 2011. un 2012. gadā vislielākā pikoplanktona biomasa noteikta augusta sākumā, veidojot attiecīgi 35 un 55% no fitoplanktona kopējās biomasas (1.2. attēls). Jāatzīst, ka pikoplanktona daudzums un izplatība Rīgas līcī ir maz pētīti, bet tā nozīme mikrobiālajā barības ķēdē var būt ievērojama, īpaši jau vasaras periodā un neorganisko barības vielu deficīta apstākļos. Maksimālais konstatētais pikoplanktona īpatsvars ir bijis 78% no kopējās fitoplanktona biomasas (2012.g.). 2015-2017.g. novērojumi 101A.st., kur ir regulāra barības vielu pieplūde, liecina, ka pikoplanktons nepārsniedza 50% no kopējās fitoplanktona biomasas (1.3. attēls).



1.2. attēls. Fitoplanktona, pikoplanktona procentuālais un kopējās biomasas sadalījums 2011. un 2012. gadā Rīgas līcī, centrālā daļa (119.st.)



1.3. attēls. Fitoplanktona, pikoplanktona procentuālais un kopējās biomasas sadalījums 2015.; 2016. un 2017. g. Rīgas līcī, pārejas ūdeņi (101A. st.)

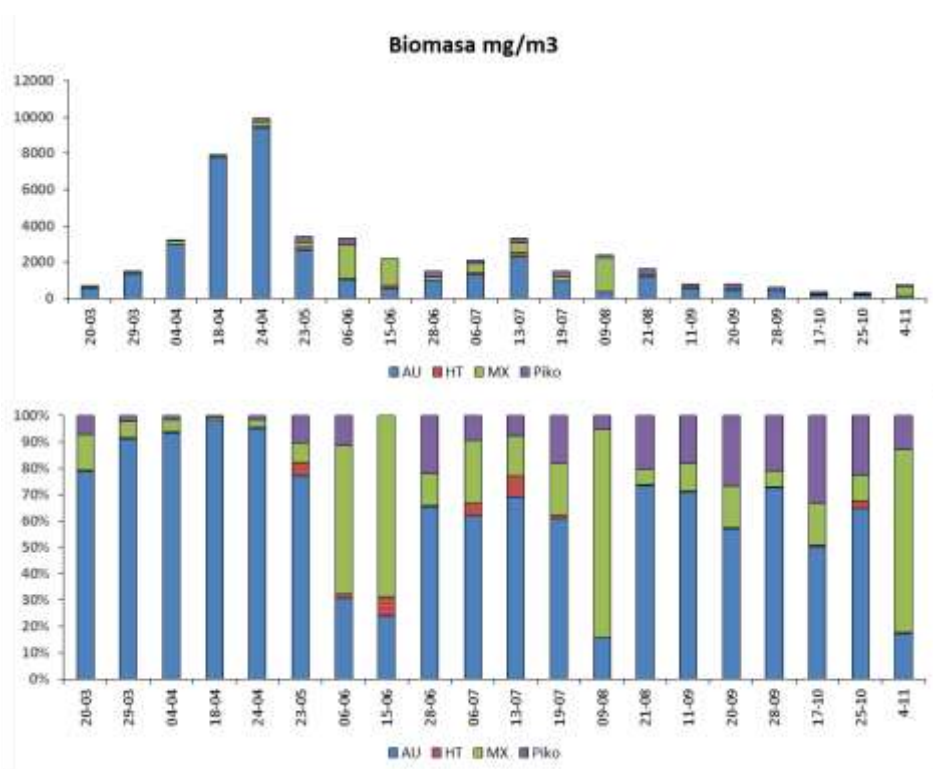
Pētījumi Baltijas jūras ziemeļu daļā liecina, ka pikocianobaktēriju galvenie patērētāji ir heterotrofie nanoflagelāti. Nanoplanktonu (2-10 μm) savukārt uzņem ciliāti (59%), ciliātus - metazooplanktons (41%) un mikroplanktonu patērē lielie dinoflagelāti (20%), kurus savukārt apēd metazooplanktons (80%; [Uitto u.c., 1997](#)), kas norāda, ka piko un nanoplanktonam ir vislielākā ietekme uz augēdāju sabiedrību.

1.3.1.3. Heterotrofie, miksotrofie vicaiņi un choanoflagelāti

Šajā grupā no Rīgas līcī zināmiem ir miksotrofie nanoflagellāti *Chrysochromulina*, *Pseudopedinella*, nelielā skaitā arī choanoflagellāti, kas galvenokārt patērē baktērijas. Mezokosma eksperimentā *Chrysochromulina* uzrādīja pozitīvu augšanu un attīstību barības vielām nabadzīgā vidē (autotrofais *Plagioselmis prolunga* samazinājās), ar barības vielām bagātā vidē bija kopā ar citiem heterotrofiem un autotrofiem organismiem (Samuellson, 2002). Miksotrofiem vicaiņiem priekšrocība ir tā, ka tie var sekmīgi attīstīties, kad ir zemas barības vielu koncentrācijas ūdenī, ierobežota gaisma un var iegūt barības vielas, patērējot baktērijas, kas ir kā papildus fosfora avots (Hajdu u.c., 1996, Dahl u.c., 2005). Līdz ar to miksotrofu skaits labi korelē ar baktēriju daudzumu ūdenī. 1.4. attēlā redzams, ka Rīgas līcī ir novērojams nozīmīgs miksotrofo organismu īpatsvars - vairāk kā 50% no kopējās biomasas.

Lielāka izmēra miksotrofie vicaiņi ir *Dinophysis*, *Heterocapsa triquetra* (Dinophyceae), *Dinobryon* (Chrysophyceae). Choanoflagelāti: *Monosiga*, *Diaphanoeca grandis*, *Callicantha natans*, *C. simplex*. Līdz šim līcī nav tikuši uzskaitīti. Identificēti tikai 2018.g., kur visos paraugos bija pa dažām šūnām.

Heterotrofie maza izmēra vicaiņi >15 μm *Katablepharis*, *Leucocrypto*, *Telonema* no INCERTA SEDIS grupas. Lielāki (mikroplanktons) galvenokārt dinoflagelāti *Amphidinium*, *Gyrodinium*, *Katodinium*, *Oblea*, *Phalochroma*, *Preperidinium*, *Protoperidinium*, kas pārsvarā sastopami vasarā.



1.4. attēls. Autotrofo, heterotrofo, miksotrofo un piko grupu sadalījums 101A.st. 2017.g.

1.3.1.4. *Fitoplanktons*

Fitoplanktona – mikroaļģu - pārējās funkcionālās grupas ir labi izpētītas un pārstāv autotrofus organismus ar dažādām barības vielu proporciju vajadzībām. Visoptimālākā – t.s. Redfilda (Redfield, 1960) - C:N:P attiecība ir **106:16:1**, un fitoplanktona sabiedrības stāvokli var novērtēt zināmā mēra pēc šīs attiecības. Fosfora deficīta gadījumā attiecība var būt C:P = 500:1. Elementu attiecības nelīdzsvarotība vienā trofiskajā līmenī var izraisīt nelīdzsvarotību vai neefektivitāti nākamajā trofiskajā līmenī. Pie augstas C:P attiecības fitoplanktons cieš no fosfora trūkuma un vāji attīstās, nenodrošinot pietiekamu barību fitoplanktona patērētājiem. Piemēram, kramaļģēm Si:N optimālā attiecība ūdenī ir 1:1 (Harris, 1986), bet, lai tās dominētu pār citām mikroaļģēm, attiecībai ir jābūt >25:1 (Sommer, 1994).

Vasarā diezgan bieži strauji savairojas eiglēnaļģes *Euttreptiella gymnastica*, literatūrā šī suga ir raksturota kā ātri augoša ar elastīgu uzvedību (spēj pārvietoties uz barības vielām bagātākiem ūdens slāņiem), pielāgotu dzīves ciklu (spēj producēt cistas), kas padara to spējīgu adaptēties turbulentos un barības vielām bagātos ūdeņos un kas padara to konkurēt spējīgāku, salīdzinot ar citām mikroaļģēm (Olli u.c., 1996).

1.3.2. *Sekundārie producenti*

1.3.2.1. *Zooplanktons*

Zooplanktons ir morfoloģiski un taksonomiski plaša organismu grupa. Baltijas jūrā to izmēri atšķiras pat pakāpju ietvaros - no dažu nanometru izmēra viciņiem līdz nepilnu metru lieliem želejveida organismiem. Tomēr Kiørboe (2011) ir novērojis, ka zooplanktona organismus globāli saista vienas un tās pašas medību metodes, kā arī jebkurš zooplanktona organisms barojas ar POC, teorētiski izslēdzot DOC kā enerģijas avotu (Kiørboe, 2008).

Zooplanktona barības objekti vidēji ietilpst attiecībā plēsēja:upura garums = 10:1 (Kiørboe, 2008). Tomēr šī attiecība krasi variē starp zooplanktona grupām, piemēram, dinoflagelātiem tā ir 1:1; citiem flagelātiem 3:1, skropstaiņiem 8:1; virpotājiem un kopepodiem 18:1, savukārt kladocerām un meroplanktonam ~50:1 (Hansen et al., 1994), savukārt kalanoīdo kopepodu nauplijiem (citētajā pētījumā *Paracartia grani*) šī attiecība ir tuva vidējam, respektīvi 11:1 (Helenius & Sainz, 2017).

Kiørboe (2011) arī norāda, ka katra organisma nepieciešamais barošanās ātrums (CR; *clearance rate*) nav atkarīgs no tā izmēra, lai gan, palielinoties organisma izmēram, teorētiski palielinās tā optimālais upura izmērs, līdz ar to enerģētiskā vērtība. Tomēr, neskatoties uz to, ka CR ir nemainīgs (lai gan ir atsevišķas taksonomiskas grupas, kur novērots, ka CR palielinās līdz ar pieaugšanu, viziteiktāk tas novērots zivju kāpuriem; Kiørboe, 2011), zooplanktona organismi izmanto dažādas barošanās metodes, lai nodrošinātu sev nepieciešamo enerģiju. Katrai metodei ir savas priekšrocības un savi trūkumi. Tāpēc, lai varētu analizēt enerģijas plūsmu barības ķēdēs, nepieciešams definēt zooplanktona barošanās stratēģiju un tās pazīmes (šis iedalījums no Kiørboe (2011) ar tur ietvertajām atsaucēm):

i) kāda **metode** tiek izmantota medībām (kopā izdalītas 4 metodes, bet var apvienot un izdalīt tikai aktīva un pasīva):

- aktīva;

a) aktīva sēdi-un-gaidi metode. Upuris tiek gaidīts, bet tā ķeršana notiek, veicot lēcieni vai citu aktīvu pārvietošanos pēc tam, kad upuris ir attālināti uztverts - parasti paļaujoties uz hidrodinamikas izmaiņām, ne ķīmiskajām, tāpēc būtu jāizsver, cik efektīvs šāds barošanās veids varētu būt dinamiskā ekosistēmā. Varētu teorētiski apvienot ar c) (*cruise feeding*) Šādi barojas daļa ciliātu (piem., *Mesodinium* spp.), daļa heterotrofo dinoflagelātu, kopepodi *Acartia* un *Centropages* (fakultatīvi).

b) aktīva filtrēšanas straumes veidošana (*feeding-current feeders*). Šeit īpaši izteikta ir pazīme, ka upuris ir konkrētā izmēra grupā, vairāk vai mazāk neatkarīgi no plēsēja izmēra (iepriekšminētā attiecība 10:1 šeit nav īsti atbilstoša, jo neskatoties uz to, ka filtrējošam vienšūnim un filtrējošam kopepodam izmēru attiecības ir vairākas pakāpes, tomēr upuru izmērs atšķiras tikai labi ja pa vienu pakāpi, maksimāli par 10 μm). Šaurais upura izmēra diapazons pakļauts hidrodinamikai un nodrošina, lai filtrēšanas plūsma spētu to izkustināt. Upuri arī ir bez izteiktām bēgšanas manevra iespējām (*escape reaction*). Lielākoties šādi tiek uzņemti maza izmēra upuri – vienšūņi, gan prokarioti, gan eikarioti, kā piemēram baktērijas un fitoplanktons (izņēmums ir medūzas, kuras ir spējīgas šādi uzņemt arī lielākus organismus, pat zivju kāpurus). Tātad ar filtrēšanas straumju palīdzību pārsvarā barojas augēdāji organismi. Tomēr negatīvais aspekts šai metodei ir tāds, ka filtrējošs organisms rada liela apmēra hidrodinamiskus signālus, padarot sevi par viegli uztveramu upuri plēsējiem.

Lielākā zooplanktona daļa barojas izmantojot filtrēšanas-straumes metodi, piemēram, liela daļa vienšūņu, meroplanktona, kopepodu, apendikulāri un medūzas. Jānorāda, ka filtrēšanas straumi var veidot, izmantojot dažādas morfoloģiskas īpatnības un tehnikas un ne visi minētie ir obligāti filtrētāji, piemēram, daļa kopepodu ir fakultatīvi filtrētāji.

c) aktīva barības meklēšana vai attālināta atrašana, kas turpinās ar aktīvu upura medīšanu (*cruise feeders*). Aktīvos medniekus rekomendē dalīt divās kategorijās:

1) tie, kuri medī par sevi mazākus upurus. Šiem ir nepieciešama spēja attālināti uztvert upuri (ķīmiski, hidrodinamiski vai vizuāli). Vizuāli uztvert upuri no zooplanktona organismiem spēj zivju kāpuri (kuri ir obligāti *cruise feeders*), pārējie paļaujas uz citiem vides uztveres kanāliem vai tos kombinē. Zivju kāpuru redzes spējas (līdz ar to medīšanas efektivitāte) ir tieši atkarīga no turbulences, gaismas intensitātes un upura izmēra, kā arī pigmentācijas. [Kiørboe \(2011\)](#) arī uzsver, ka vizuālas medīšanas priekšrocības (liels skenējamais attālums, plašs skenētā laukuma nose gums) izzūd turbulentās sistēmās, dziļumā, kā arī naktī.

2) tie, kuri medī par sevi izteikti lielākus upurus, piemēram, kāda veida agregātus – salīpušas kopas. Šādi barojas dažāda izmēra zooplanktona organismi, no flagelātiem un skropstaiņiem līdz kopepodiem. Dažas kopepodu sugas pat ir specializējušās tieši šajā metodē. Flagelāti un skropstaiņi kolonizē šos agregātveidojumus un barojas ar tur dzīvojošām baktērijām, bet parasti katrs organisms (vienšūnis un baktērija) šajā agregātveidojuma sistēmā uzturas noteiktu laiku – 1 šūnas dalīšanās ciklu (1 dienu un 3 h attiecīgi). Savukārt lielāki zooplanktona organismi (piem., kopepodi) pie šāda agregātveidojuma uzturas īsu brīdi – dažas minūtes. Kopepodi ir spējīgi

uztvert šādus liela izmēra grimstošus objektus gan pēc hidrodinamikas izmaiņām, gan pēc ķīmiskām pazīmēm(*trail*), ko tas atstāj ūdenī.

- **d) pasīva – pasīva sēdi- un gaidi metode** (*ambush; sit-and-wait*), paļaujas uz upura pārvietošanās spējām un to nomedī, kad tas jau ir pavisam tuvu. Respektīvi, šādi barojas ar kustīgiem upuriem (tātad pasīvi barojas tikai plēsīgs zooplanktons). Šādi barojas daļa helioflagelātu (piem., *Ciliophrys marina*), daļa dinoflagelātu (piem., *Noctiluca scintillans*), pteropodi (Gastropoda apakšstaksons), foraminiferas (piem., *Orbulina universa*) un ktenoforu kāpuri (piem., *Mnemiopsis leidyi*), kā arī *Oithona* sp. (obligāts *uzbrucējs no slēpņa*; Brun et al., 2017), kā arī fakultatīvi *Acartia* un *Centropages*. Obligātiem pasīvās metodes izmantotājiem ir par pakāpi zemāki metabolisma rādītāji, kā arī ievērojami zemāka mirstība.

ii) **ātrums**, kādā konkrētā suga spēj/tai nepieciešams baroties:

- **CR - clearance rate**; ūdens tilpums, ko izfiltrē, meklējot barību kādā noteiktā laika vienībā, ekosistēmās, kur barības patērēšanas laiks (*handling time*) nav limitējošs, respektīvi, kur nav daudz barības;
- vai **pārstrādes ātrums - ingestion rate**; IR; tas būtu piemērotāks rādītājs ekosistēmām ar nelimitētu barības daudzumu, jo attēlotu tieši ātrumu, kādā spēj fizioloģiski uzņemt enerģiju, pieņemot, ka ēd nepārtraukti un nozīmīgi daudz laika nepavada meklējot barību;

iii) **specializēšanās** ietekme - vai selektīvi izvēlas, vai ēd visu, kas pagadās (Kiørboe, 2011).

Īsumā jānorāda, ka izmantojot pasīvo barošanās metodi organisms pārsvarā barojas ar kustīgiem upuriem, savukārt aktīvi medījoši organismi vairāk pārtiek no nekustīgiem/mazkustīgiem organismiem, kam nav bēgšanas (*escape response*) reakcijas (Kiørboe, 2011; Prowe, 2018). To, kura no barošanās metodēm ir efektīvāka katrā konkrētajā situācijā, nosaka vide, plēsēji un barības bāze tajā. Piemēram, ja no barošanās neatkarīgā mirstība ir palielināta, tad pasīvā barošanās metode zaudē savu zemās mirstības priekšrocību, tāpat ir ar turbulenci, kas piespiedu kārtā izjauc pasīvo barošanās metodi.

1.3.2.2. Zooflagelāti

Mironova et al. (2009) uzsvēra, ka īpaša uzmanība jāvelta nano-izmēra (<20 μm) skropstaiņiem, jo tie esot visproduktīvākie (attiecībā uz sastādīto biomasu). Gast (1985) norādījis, ka no sīkajām zooplanktona frakcijām Baltijas jūras atklātajā daļā biomasā dominē 3-30 μm lieli organismi (vicaiņi un skropstaiņi).

Fitoplanktona datu bāzē tiek iekļauta un Rīgas līcī bieži sastopama ir *Ebria tripartita* (19-35 μm), vicainis ar silīcija skeletu, kas ir augēdājs un barojas gan ar kramaļģēm (*Skeletonema marioni*, *Chaetoceros* spp.), gan ar dinoflagelātiem (Hargraves, 2002).

1.3.2.3. Mikrozooplanktons

Mikrozooplanktona grupā ietilpst heterotrofi, kā arī miksotrofi organismi izmēra grupā no 20-200 μm. Tiem ir nozīmīga loma ūdens ekosistēmu barības ķēdē. Tradicionāli mikrozooplanktons tiek raksturots kā sekundārais ražotājs, jo tas pārtiek no piko- un nano- izmēra fitoplanktona, kā arī baktērijām un līdz ar to ir nozīmīgs starpnieks starp producentiem un galveno zivju barības bāzi – kopepodiem.

Respektīvi, mikrozooplanktons ir mikrobiālās ķēdes posms, kas savieno to ar klasisko barības ķēdi (Mironova et al., 2008; 2009; Telesh et al., 2008), un kā Donali et al. (1999) norādīja, ka vislielākā oglekļa pievade klasiskajai barības ķēdei no mikrobiālās ķēdes Rīgas līcī ir vasaras periodā (ap 24% no baktērijām pieejamā DOC), savukārt Loick-Wilde et al. (2019) norāda uz vispārēju mikrobiālās ķēdes nozīmību vasaras periodā (it īpaši N₂-fiksējošo cianobaktēriju dominances laikā) Baltijas jūrā.

Svarīgākie grupas pārstāvji:

- fagotrofiskie protisti (vienšūņi), piemēram, flagelāti, dinoflagelāti, skropstaini,
- daudzšūņu organismi (metazoāni), piemēram, kopepodu nauplii, virpotāji un meroplanktoniskie kāpuri (Calbet, 2008).

Mikrozooplanktons nav iekļauts HELCOM Baltijas jūras vides monitoringa rekomendācijās kā regulāri apsekojams parametrs, tāpēc tā izpēte notiek sadrumstaloti – projektu ietvaros. Baltijas jūrā dominējošā skropstainu grupa ir mīkstčaulīgās Oligotrichida (ģintis *Strombidium*, *Strobilidium*, *Lohmaniella*) un cietčaulīgās (ar loriku) Choreotrichida (Tintinnina apakšrinda) rindas taksoni. Arī Hymenostomatida rindas (galvenokārt *Cyclidium*, *Cristigera*, *Balanion*) un Litostomatea klases (ģintis *Mesodinium*, *Didinium*, *Monodinium*) ir diezgan izplatītas reģionā. Visdaudzveidīgākās skropstainu ģintis Baltijas jūrā ir *Strombidium* un *Tintinnopsis* (Mironova et al., 2008; 2009; Telesh et al., 2008).

Lielākoties mikrozooplanktona organismi pārtiek no daļiņām, kas ir 2-10 μm lielas (Mironova et al., 2009), bet spēj arī uzņemt mazāka izmēra daļiņas, piemēram, baktērijas (Kivi & Setälä, 1995). Pēc barošanās tipiem mikrozooplanktonu iedala trīs grupās (Mironova et al., 2009; Telesh et al., 2008):

- mikrofāgi – pārtiek no baktērijām un detrita (*Balanion*, *Cyclidium*)
- fitofāgi – pārtiek no piko un nano izmēra fitoplanktona organismiem (*Strombidium* un *Strobilidium*)
- plēsēji – pārtiek no citiem heterotrofiem nano- un mikro- organismiem (*Didinium*).

Tomēr jānorāda, ka lielākā daļa mikrozooplanktona ir omnivori, kas spēj baroties gan ar baktērijām, gan fitoplanktonu, gan citiem mikrozooplanktona organismiem (vai vismaz divām no minētajām grupām), tāpēc iedalīt šos organismus pēc diētas nebūtu praktiski. Mikrozooplanktona organismiem Baltijas jūrā ir tieksme selektīvi izvēlēties fitoplanktonu, bet to izvēle ir jutīga pret vidē esošo organismu daudzumu, proti, ja vidē ir lielāks daudzums bioaktīva organiskā oglekļa, kas ir auglīga vide baktērijām, tad mikrozooplanktona diēta pārsvarā sastāv no baktērijām. Tomēr šāda diētas maiņa atspoguļojas neefektīvākā augšanā un mikrozooplanktons nespēj sasniegt līdzvērtīgas biomasas, kā barojoties ar fitoplanktonu, jo daudz tiek zaudēts metabolisma procesos (Meunier et al., 2017). Šo situāciju var analizēt, izmantojot D/H indeksu (plūsma no detrita uz 1.konsumentu pret plūsmu no fitoplanktona uz 1. konsumentu), kas ļauj izvērtēt barības ķēdes enerģijas avotu. Tomēr vairāki pētījumi (Dame & Christian, 2007; Niquil et al., 2014; Ulanowicz, 1992), kas šo indeksu testējuši kā ekosistēmas funkcionalitātes indeksu, nonākuši pie atšķirīgiem secinājumiem, kas vēl nav ļāvis pilnīgi attīstīt šī indeksa operatīvo iespēju vides stāvokļa novērtēšanai.

Mikrozooplanktonu var iedalīt arī pēc barošanās stratēģijas (Kivi & Setälä, 1995):

- speciālisti – šaurs barības izmēra diapazons (*Tintinnopsis lobiancoi*, *Strombidium conicum*)

- ģenerālisti – plašs barības izmēra diapazons (*Lohmaniella oviformis*, *Strobilidium spiralis*, *Tintinnidium fluviatile*, *Tintinnopsis beroidea*),

bet, kā redzams, šāds iedalījums ir sugas-specifisks, un bez eksperimentāliem pētījumiem vai izsmeļošas informācijas literatūrā nav praktiski pielietojams Rīgas līča analizē, jo iztrūkst informācijas par skropstaiņu dinamiku sugas līmenī, kā arī sastopamo sugu uzvedības īpatnībām. Atsaucoties uz iepriekš aprakstīto barošanās metodikas klasifikāciju (pēc [Kjørboe, 2011](#)), varētu pieņemt, ka flagelāti un skropstaiņi barojas aktīvi, ar spēju mainīt barošanās metodi atkarībā no situācijas.

Mikrozooplanktona organismiem ir efektīvi un augsti augšanas un vairošanās rādītāji, kas nodrošina tiem strauju savairošanās iespēju labvēlīgos apstākļos. [Arndt \(1991\)](#) norādīja, ka Baltijas jūrā mikrozooplanktona biomasa bieži vien pārsniedz mezozooplanktona biomasu. Savukārt Gdanskas līcī tieši skropstaiņi sastāda 10-13% no gada zooplanktona produkcijas ([Witek, 1998](#)), bet Ņevas estuārijā planktoniskie ciliāti vidēji katru dienu produktīvajā periodā iesaista 16% no DOC klasiskajā barības ķēdē, kas pārsniedz virpotāju un vēžveidīgo trofisko efektivitāti (ap 10%; [Khlebovich, 1987](#) cit. [Mironova, 2009](#)).

No daudzšūnu organismiem virpotāji sastāda vislielāko daļu mikrozooplanktona grupā, tomēr dažas sugas var sasniegt arī mezozooplanktona izmērus, (piemēram, >500 μm *Asplanchna priodonta*). Lielākā daļa virpotāju ir saldūdens sugas, bet dažas ģintis un sugas specializējušās dzīvei iesāļos un jūras biotopos. Zemais sājuma līmenis Baltijas jūrā, jo īpaši Baltijas jūras austrumu daļā, tai skaitā Rīgas līcī, nodrošina labvēlīgus apstākļus virpotāju attīstībai. Lai gan virpotāji, pretēji citiem mikrozooplanktona taksoniem, ir iekļauti HELCOM monitoringa parametros ([HELCOM, 2017](#)), paraugošanas metode (ar 100 μm tīklu) nenodrošina reprezentatīvu grupas analīzi. Līdz ar to var uzsvērt, ka mikrozooplanktona grupas skaita dinamikas novērtēšana Baltijas jūras reģionā ir iztrūkstoša. Otra daudzšūņu grupa, kas teorētiski ietilpst mikrozooplanktona izmēru grupā, ir kopepodu naupliji. To izmērs Rīgas līcī svārstās no 90 līdz >200 μm, tāpēc arī tikai daļēji uzskatāms par mikrozooplanktonu.

Nesens pētījums ([Bils et al., 2017](#)) norāda arī uz tiešu sakarību starp mikrozooplanktonu (dinoflagelātu un skropstaiņu) un Clupeidae dzimtas zivju mazuļu (<8 mm) barošanās apstākļiem, jo nārstošanas vietas šīm zivīm (piem., reņģei) ir piekrastē, siltos ūdeņos, kas ir tipiskas mikrozooplanktona dominances dzīvotnes. Tiesa, šāda sakarība nav apskatīta Baltijas jūrā.

Mesodinium rubrum ir viens no visizplatītākajiem skropstaiņiem jūras ekosistēmā, kas planktona cenozē sastopams visu gadu. Fizioloģiski galvenokārt tas ir fototrofisks organisms, kas barojas ar kriptofītalģēm, tādā veidā uzkrājot šo aļģu organellas ([Hansen & Fenchel, 2006](#)). Viena no būtiskākajām īpašībām ir tā kustīgums, kas sekmīgi ļauj pārvietoties uz ūdens slāņiem ar pieejamām barības vielām. Par kāda biogēna limitāciju nav informācijas, ja ir pieejamas neorganiskās vielas, tad tās tiek ātri uzņemtas, ja nē, tad barojas ar aļģēm. Sekmīgi var augt arī gaismas limitācijas apstākļos. *M. rubrum* ir izteikti augsts fotosintēzes ātrums, kas var būt augstāks kā citām fitoplanktona sugām. Savukārt elpošanas ātrums ir zemāks nekā citām skropstaiņu sugām. *M. rubrum* raksturīga tā saucamā iegūtā fototrofija, kas veidojas endosimbiozes procesā, kad nelielas eikariotiskas šūnas ar plastidām, mitohondrijiem un kodolu tiek iekļautas citas eikariotiskas šūnas sastāvā. Izveidojas kustīga, autotrofa šūna ar kodolu, mitohondrijiem, endoplazmatisko tīklu, kas ietver endosimbiontu. Endosimbiontam ir plazmatiskā membrāna, citoplazma, ribosomas, vairāki hloroplasti un nukleomorfs – endosimbionta šūnas kodola rudiments. Nukleomorfu iekļauj kodola membrānas, un tas satur nelielu, bet funkcionējošu genomu saimnieka organismā ([Stoecker et al., 2009](#)). *M. rubrum* ir raksturīga ne tikai

īslaicīgā fototrofija, bet arī spēja izolēt un saglabāt šūnas kodolu no kriptofītaļģēm, barojoties ar tām (Hansen & Fenchel, 2006; Johnson et al., 2007). Praktiski ir grūti noteikt, kurā brīdī šūnai raksturīga īslaicīga iegūta fototrofija vai arī organellas ir iegūtas/uzkrātas barošanās procesā. Iegūtā fototrofija palīdz šūnai ātrāk augt. Skropstainā šūnas satur vairākus brūngani sarkanus kriptofītaļģu hloroplastus, kas nosaka to sarkanīgo nokrāsu. *M. rubrum* var izdzīvot ilgāku laiku bez barošanās (1 – 2 nedēļas), bet periodiski ir nepieciešams uzņemt kriptofītaļģu šūnas, lai nodrošinātu augstāku fotosintēzes un augšanas ātrumu (Johnson & Stoecker, 2005). *M. rubrum* ir jāuzņem viena kriptofītaļģu šūna dienā, lai nodrošinātu maksimālo augšanas ātrumu - aptuveni 1 - 2 % no nepieciešamā oglekļa daudzuma dienā (Smith and Hansen, 2007). Ģenētiskie pētījumi parāda, ka skropstainis Baltijas jūras cenozē vienmēr kopā ir sastopams ar kriptofītaļģēm no ģints *Teleaulax*; *Plagioselmis* un *Hemiselmis* (Johnson et al., 2016). Veicot eksperimentus par tā barošanos ar *Teleaulax* sp., secināts, ka barošanās intensitāte strauji samazinās, ja vides pH pārsniedz 8,8 (Smith and Hansen, 2007).

1.3.2.4. Mezooplanktons

Mezooplanktons tiek regulāri apsekots Baltijas jūrā, tai skaitā Rīgas līcī, jo ir iekļauts HELCOM monitoringa rekomendācijās. Līdz ar to par šīs grupas dinamiku gan sezonāli, gan ilgtermiņā pieejama informācija. 1.1. tabulā uzskaitīti visi taksoni, kas novēroti Latvijas teritoriālajos ūdeņos.

Vispārīgi mezooplanktonu (200-2000 μm) sastāda četras taksonomiski atšķirīgas grupas:

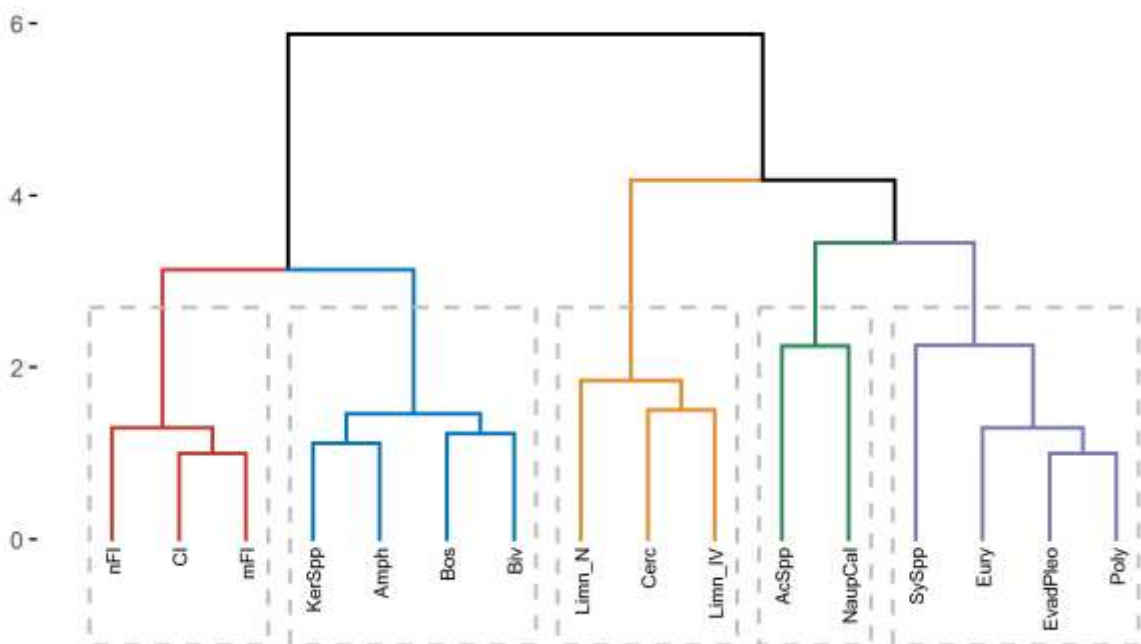
- Airkājvēži jeb kopepodi
- Ūdens blusas jeb kladoceras
- Virpotāji (>100μm)
- Varia (citi) – pārsvarā planktoniskas kāpuru stadijas bentiskajiem un nektona organismiem.

1.1. tabula. *Mezozooplanktona sastopamo sugu saraksts Latvijas ūdeņos (GoR – Rīgas līcis; BP- Baltijas jūra). LHEI dati 1993-2017*

Grupa	Taxa1	Taxa2	GoR	BP
Crustacea	<i>Bosmina</i>	<i>coregoni</i>	X	X
Cladocera	<i>Bosmina</i>	<i>longirostris</i>	X	X
	<i>Bosmina</i>	<i>longispina</i>	X	
	<i>Cercopagis</i>	<i>Pengo</i>	X	X
	<i>Chydoridae</i>		X	
	<i>Daphniidae</i>		X	
	<i>Evadne</i>	<i>Anonyx</i>	X	X
	<i>Evadne</i>	<i>nordmanni</i>	X	X
	<i>Pleopis</i>	<i>polyphemoides</i>	X	X
	<i>Podon</i>	<i>intermedius</i>	X	
	<i>Podon/Pleopis</i>	Sp	X	X
	<i>Sididae</i>		X	
	Crustacea	<i>Acartia</i>	<i>bifilosa</i>	X
Copepoda	<i>Acartia</i>	<i>longiremis</i>	X	X
	<i>Acartia</i>	<i>tonsa</i>	X	X
	<i>Centropages</i>	sp	X	X
	<i>Centropages</i>	<i>hamatus</i>		X
	Cyclopoida		X	
	Diaptomidae		X	
	<i>Eurytemora</i>	<i>affinis</i>	X	X
	<i>Limnocalanus</i>	<i>macrurus</i>	X	X
	<i>Pseudocalanus</i>	sp	X	X
	<i>Pseudocalanus</i>	<i>elongatus</i>		X
	<i>Temora</i>	<i>longicornis</i>	X	X
	Nauplii		X	X

Rotifera	<i>Asplancha</i>	<i>priodonta</i>	X	
	<i>Brachionus</i>	<i>angularis</i>	X	
	<i>Brachionus</i>	<i>calyciflorus</i>	X	
	<i>Brachionus</i>	<i>diversicornis</i>	X	
	<i>Brachionus</i>	<i>quadridentatus</i>	X	
	<i>Brachionus</i>	sp	X	
	<i>Keratella</i>	<i>cochlearis</i>	X	X
	<i>Keratella</i>	<i>cruciformis</i>	X	X
	<i>Keratella</i>	<i>quadrata</i>	X	X
	<i>Keratella</i>	<i>testudo</i>	X	
	<i>Notholca</i>	<i>acuminata</i>	X	X
	<i>Synchaeta</i>	<i>baltica</i>	X	X
	<i>Synchaeta</i>	<i>fennica</i>	X	X
	<i>Synchaeta</i>	<i>monopus</i>	X	X
	<i>Synchaeta</i>	<i>triophthalma</i>		X
	<i>Synchaeta</i>	sp	X	
Varia - citi	Amphibalanus		X	X
	Bivalvia		X	X
	<i>Fritillaria</i>	<i>borealis</i>		X
	<i>Oikopleura</i>	<i>dioica</i>		X
	Gastropoda		X	X
	Harpacticoida		X	X
	Mysidae		X	
	Polychaeta		X	X

Savukārt ekoloģiskā loma un dalījums potenciālajās ģildēs (1.5. attēls) izvērtēts, balstoties uz to barošanās pazīmēm un pielāgojumiem, izmantojot klāsteru veidošanas metodi (Euklīda (kvadrātu) attālums; R funkcija *hclust(method="ward.D2")*). Grupēšanā ņemts vērā organisma izmērs, barošanās metodes un optimālais barības izmērs, kā arī, vai planktonēdāzīvis (šajā gadījumā reņģes) konkrēto organismu aktīvi izvēlās. Šo sadalījumu varētu vēl uzlabot/precizēt sīkāk izvērtējot detrita lomu katra taksona diētā, kā arī apskatot selektivitāti starp zooplanktona organismiem, ne tikai zivju kāpuriem.

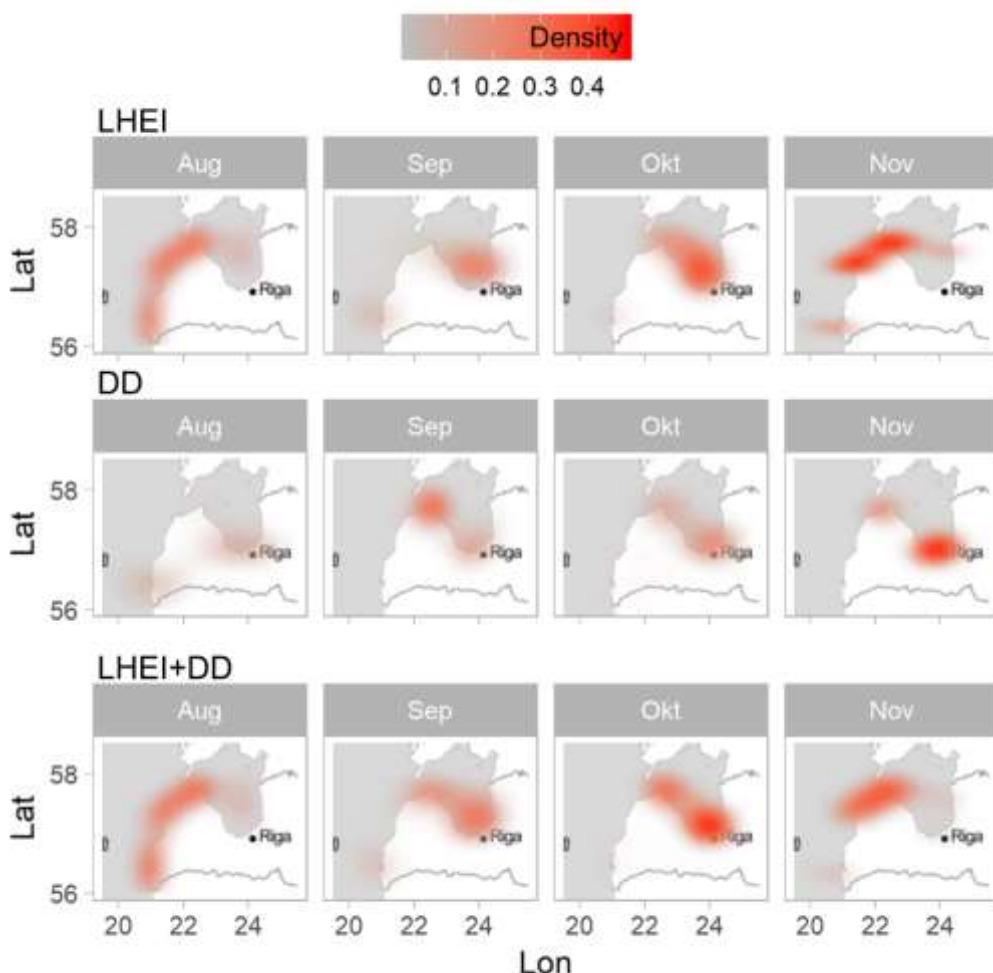


1.5. attēls. Aglomeratīvā hierarhiskā klāstera dendrogramma. Dominējošo mezozooplanktona taksonu (un mikro-, nano- komponentes) veidotie klāsteri, balstoties uz to barošanās metodi, izmantoto resursu, kā arī uz iespēju novirzīt enerģiju tālāk (zivju selektivitāte). Saīsinājumi: nFl – nano-flagelāti; Cl – ciliāti (skropstaini); mFl – mikro-flagelāti; KerSpp – Keratella spp.; Amph – Amphibalanus kāpuri; Bos – Bosmina spp.; Biv – Bivalvia kāpuri; Limn_N – Limnocalanus macrurus N-cop III; Pseu – Pseudocalanus sp.; Cerc – Cercopagis pengoi; Limn_IV – Limnocalanus macrurus IV-VI; AcSpp – Acartia spp.; NaupCal – Calanoida naupliji; SySpp – Synchaeta spp.; Eury – Eurytemora affinis; Evad/Pleo – Evadne+Pleopis/Podona sugas; Poly – Polychaeta kāpuri

Klāstera analīze mezozooplanktona organismus iedalījusi loģiski izprotamās grupās. Pirmkārt, redzams, ka taksoni izdalīti divās lielākās grupās, kas izteikti atdala 1. konsumentus (pa kreisi) no augstāka trofiskā līmeņa (starplīmeņa) konsumentiem (pa labi). Tomēr šo lielo grupu ietvaros izdalītas mazākas grupas, kuras potenciāli varētu definēt kā Rīgas līča zooplanktona ģildes un izvērtēt katras grupas ekoloģisko lomu atsevišķi. No šiem rezultātiem redzams, ka pirmajā ģildē (no kreisās) apvienoti visi nano- un mikro- planktonorganismi (mikrobiālās ķēdes konsumenti). Otrā ģildē apvienoti galvenie fitoplanktona GPP pārstrādātāji, kuri barojas filtrējot. Trešajā grupā atrodami liela izmēra, izteikti plēsīgi (bet tomēr omnivori) organismi, kas bieži ir selektīvi izvēlēti zivju barībā. Šie organismi barojas apzinātās medībās (“cruising”). Jānorāda, ka kopepoda *Limnocalanus macrurus* naupliji un I-III kopepodītu stadijas barojas galvenokārt ar liela izmēra fitoplanktonu, bet, sākot ar IV kopepodītu stadiju, kļūst izteikti plēsīgi (Warren, 1985). Ceturtā grupa apvieno *Acartia* ģints kopepodus un kalanoīdos nauplijus, kuri barojas, izmantojot dažādas metodes (gan filtrēšanas straumi, gan aktīvus medījumu lēcienus, kā arī pasīvu gaidīšanu). Piektā grupa sastāv no aktīvi medījošiem (“cruising”) taksoniem, kas ir mazāki izmēros nekā 3. grupa.

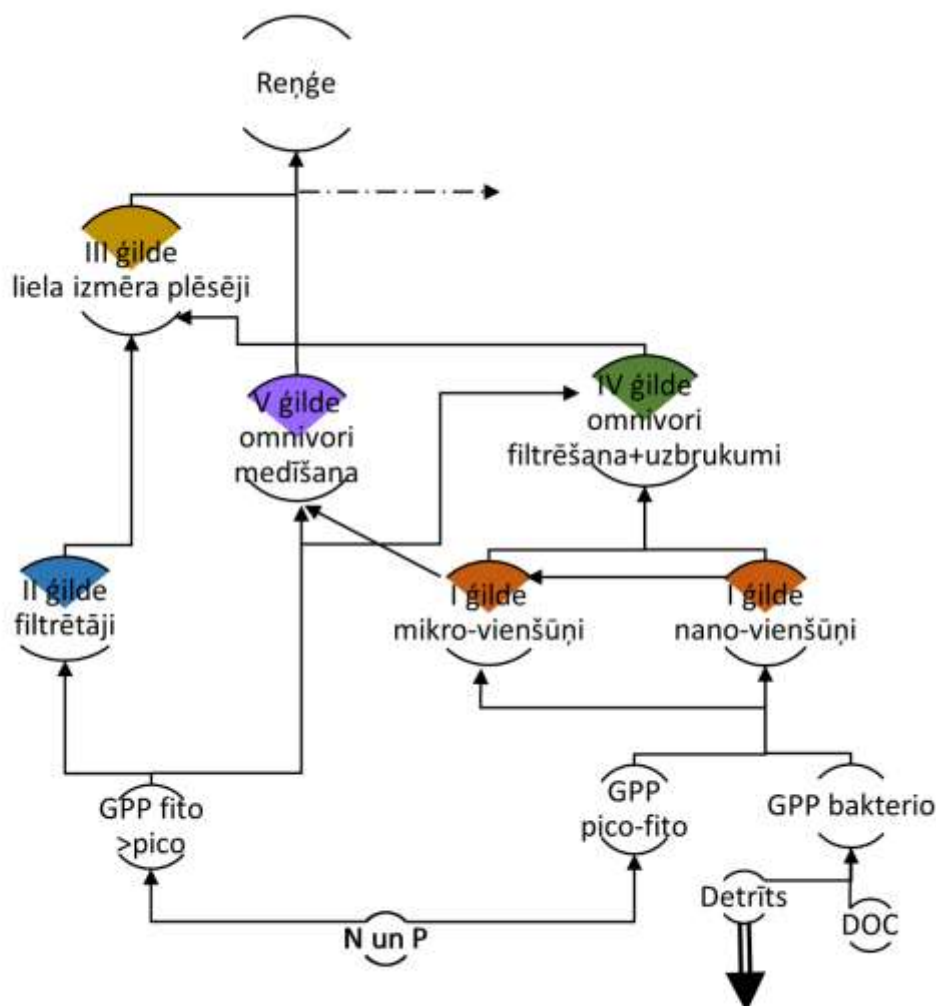
1.3.2.5. Medūzas

Analizējot LHEI pieejamos medūzu novērojumu datus (1.6. attēls, 1998-2017), kā arī ņemot vērā faktu, ka Rīgas līča mezozooplanktona paraugos nekad nav konstatēti medūzu kāpuri (1.1. tabula), jāpieņem, ka Rīgas līcī medūzas nonāk tikai ar vēja palīdzību. Respektīvi, tās vairojas un uzaug Baltijas jūras citos reģionos, visticamāk dienvidu daļā, kur sāļums atbilstošs polipu attīstībai un pumpurošanās procesam (Sokołowski et al., 2016), kā arī pieejamas piemērotas dzīvotnes (Bergström et al., 2014; Janßen et al., 2013). Līdz ar to var apgalvot, ka Rīgas līča pavasara un vasaras barības ķēdē medūzas nepiedalās (1.7. attēls). Savukārt tās būtu vērā ņemamas mezozooplanktona patērētājas (planktonēdājzivju konkurentes) vasaras otrā pusē un rudenī Kurzemes piekrastē, kā arī, iespējams, Irbes šaurumā. Ir aprēķināts, ka Ķīles līcī (Baltijas jūra) medūzai *Aurelia aurita* minimāli dienā jāuzņem 40-50 mg C ind⁻¹ d⁻¹ (kas atbilst aptuveni 10 000 kopepodiem ind⁻¹ d⁻¹). Sullivan et al. (1994) novēroja, ka medūzas veiksmīgāk medī organismus bez vai ar ne pārāk izteiktu bēgšanas reakciju, piemēram, Bivalvia kāpurus, savukārt Behrends & Schneider (1995) aprakstīja pretēju sakarību, jo novēroja, ka *Acartia* spp., *Centropages hamatus* un Bivalvia kāpuri bija vismazāk jutīgi pret medūzu masveida savairošanos.



1.6. attēls. **Medūzu novērojumu biežums.** Krāsas intensitāte reprezentē reģionus, kur attiecīgā mēnesī novērojumu skaits vislielākais (skala ir daļa no visiem novērojumiem, respektīvi pareizinot ar 100 iegūst procentus). DD – dati no dabasdati.lv. Sīkāks apraksts <https://bit.ly/2C0rG0t>

Novērota izteikti negatīva augstas temperatūras (>27°C) ietekme uz medūzas *Aurelia aurita* polīpiem (Chi et al., 2019), kuriem palielinās mirstība, it īpaši, ja nav kvalitatīvas barības. Respektīvi, nākamajā gadā, kas seko netipiski siltai vasarai, medūzu populācijai vajadzētu būt samazinātai.



1.7. attēls. Rīgas līča potenciālais zooplanktona ģilžu sadalījums barības tīklā

1.3.2.6. Pelaģiskās planktonēdājas zivis (reņģe)

Planktonēdājas zivis (reņģe, brētliņa, salaka, trīs-adatu stagers) Rīgas līcī ir galvenās zooplanktona patērētājas. Pēc biomasas Rīgas līcī dominē reņģe, kas arī ir komerciāli svarīgs resurss, līdz ar to labi monitorēts. Rīgas līča reņģes *Clupea harengus membras* populācija ir noslēgta, nemigrējoša Baltijas reņģes populācija (viena no deviņām, Ojaveer, 2017). Tā ir lēni augoša, ar vienu no vismazākajām garuma un WAA (svars-attiecīgā-vecumā) vērtībām, tāpēc tā ievērojami atšķiras no blakus esošo reģionu reņģu populācijām (ICES, 2018). Rīgas līča reņģes lielos apmēros nemigrē uz Baltijas jūras atklāto daļu (ICES, 2018), tāpēc var pieņemt, ka Rīgas līča reņģu populācija ir tiešā veidā atkarīga no apstākļiem Rīgas līcī. Izņēmums ir gadi, kad pietrūkst barības vai tās kvalitāte ir nepietiekama, tad daļa

pieaugušo reņģu dodas uz Baltijas jūras atklāto daļu, bet liela daļa uz ziemošanu atgriežas atpakaļ Rīgas līcī (Ojaveer, 2017). Savukārt Baltijas jūras reņģei Rīgas līcis ir viena no vairošanās teritorijām. Otolītu vizuālā analīze ir galvenā metode, kā atšķirt Baltijas jūras reņģi no Rīgas līča reņģes (Ojaveer, 2017).

Uzskata, ka Rīgas līcī ir sastopamas divas atšķirīgas uzvedības populācijas, kas ir reproduktīvi izolētas: rudenī nārstojošās un pavasarī nārstojošās reņģes. Viena no galvenajām atšķirībām starp šīm abām populācijām ir embrionālās attīstības optimālā temperatūra. Pavasarī nārstojošajai reņģei tā ir ap 7°C, savukārt rudenī nārstojošajai reņģei tā ir augstāka (Ojaveer, 2017). Arī vairāki morfoloģiski (otolīti, muguras skriemeļu skaits, acu diametrs, galvas augstums, brieduma izmērs) un ekoloģiski (populāciju dinamika) parametri ir krasi atšķirīgi (Ojaveer, 2017). Tomēr šobrīd Rīgas līcī izteikti dominē pavasarī nārstojošā reņģe, jo lēsts, ka rudenī nārstojošā reņģe 20. gs. laikā (ap 1900.g. tieši šī esot bijusi dominējošā reģionā) ir izzvejota, lielākoties tāpēc, ka tā briedumu sasniedz vēlāk, līdz ar to nārstojošā īpatņa izmērs ir lielāks (MacKenzie, Ojaveer, 2018).

Pavasarī nārstojošajai Rīgas līča reņģei optimāli sāļuma apstākļi ir 7-2 PSU. Reņģu mazuļiem ir pozitīva reakcija uz gaismu, dienas gaišajā laikā tie uzturas ūdens virsējos slāņos. Reņģēm, paliekot vecākām, vertikālās migrācijas diapazons palielinās. Vecākās reņģes barošanās un ziemošanas periodos virsējos slāņos uzpeld tikai nakts laikā. Rīgas līcī reņģe pārziemo ap 20 m dziļumā 0-3°C, labos skābekļa apstākļos. Pavasarī līdz ar ūdens temperatūras palielināšanos ziemojošie bari sāk izkļīst. Jaunās reņģes uzpeld termoklīna veidošanās dziļumā, savukārt vecākās reņģes dodas uz nārstošanas vietām piekrastē, kur uzsāk nārstu jau pie temperatūras 2-3°C. Savukārt brīdī, kad temperatūra sasniedz 18-20°C, reņģes pārvietojas uz dziļākiem slāņiem, kur temperatūra optimālāka (embrionālai attīstībai optimāli ap 7°C). Maza daļa no Rīgas līča pavasarī nārstojošo reņģu populācijas seksuāli nobriedušas ir jau viena gada vecumā, tomēr lielākoties reproduktīvais vecums Baltijas jūras reņģei tiek sasniegts 2-3 gadu vecumā. Pēc nārstošanas tās atgriežas dziļajos slāņos un uzsāk barošanos. Vasarā reņģes ir ļoti kustīgas. Parasti tās ir izvietojušās trīs slāņos, atbilstoši vecumam. Rudenī pēc ūdens sajaukšanās tās pulcējas atklātajos rajonos, siltajos ūdeņos uz ziemošanu (Ojaveer, 2017).

Pavasarī nārstojošo reņģu nārsts sakrīt ar periodu, kad novērojama fitoplanktona ziedēšana, ar mērķi nodrošināt iespējami lielāku pieejamību mazuļu galvenajai barībai - kopepodu nauplijiem, brīdī, kad tie sāk baroties. Rīgas līcī reņģu nārsts noris maijā-jūnijā, 4-15 m dziļumā (6-16°C). Nārsta vietas parasti ir atvērta tipa litorāles ar akmeņainu grunti, uz kuras aug veģetācija. Reņģe izvairās nārstot uz mīkstām gruntīm. Reņģu ikru mirstību nārstošanas teritorijās ietekmē vides apstākļi. Zuši, sīgas un citas plēsīgas zivis ēd reņģu ikrus, kā arī tie var iet bojā, ja ir nepietiekama skābekļa koncentrācija vai nepiemēroti temperatūras apstākļi. Arī sēnīšu un cianobaktēriju ietekme ir negatīva. Pēc šķilšanās reņģu kāpuri nemedī, tie pārtiek no iekšējām rezervēm, un kad sasniedz 8-12 mm garumu, tie pāriet uz aktīvu barošanos, kas arī ir viskritiskākais posms reņģu dzīvē (Ojaveer, 2017). Šeit atkal jāpiemin novērotā saistība starp mikrozooplanktonu un reņģu kāpuriem, it īpaši <8mm izmēru klasē (Bils et al., 2017). Arī Pērnavas līcī ir apskatīts *Eurytemora* naupliju skaits kā viens no reņģu kāpuru ietekmējošajiem faktoriem pirmajos mēnešos pēc izšķilšanās (Arula et al., 2014). Galvenā barības bāze šajā periodā ir kopepodu naupliji un planktona organismu olas (mikrozooplanktons netiek pieminēts!). Liela izmēra kāpuri medī arī kopepodītus. Metamorfoze no planktoniska kāpura uz zivi reņģēm noris, kad tā sasniegusi pilnus 3 cm garumā (2-2.5 mēneši pēc šķilšanās). Galvenie reņģu kāpuru sāncenši par barību ir grunduļu kāpuri.

Kopumā galvenā reņģu barības bāze ir kopepodi *Pseudocalanus minutus elongatus*, *Limnocalanus macrurus*, *Eurytemora* spp., *Temora* spp., *Centropages hamatus*, *Acartia* spp. Kladoceras *Evadne* un

Podon spēle lielu lomu arī vasaras periodā, savukārt *Bosmina* sp. rudenī. Rudenī nozīmīgs barības avots ir mizīdas un sānpeldes. Līčos bentiskās ķēdes ietekme ir izteiktāka kā atklātajā Baltijas jūrā. [Livdāne et al. \(2016\)](#) analizēja pieaugušo reņģu diētu, un secināja, ka reņģes >8cm selektīvi izvēlas *Eurytemora* pieaugošos indivīdus, *Limnocalanus macrurus* kopepodītus, kā arī lielā izmēra kladoцерu *Cercopagis pengoi*, bet īpaši izvairījās (vai vienkārši nesekmējās) no *Acartia* sp. kopepodītu un *Cyclopoida* pieaugušo indivīdu patērēšanas.

Vēl jāpiemin, ka pirmā gada reņģei (0+) nozīmīgi ir ziemas laika apstākļi, tāpēc secīgā pavasara (maija) ūdens temperatūra (0-20 m slānī) un kopepoda *Eurytemora affinis* biomasa tiek izmantoti kā regresori šīs vecuma grupas prognozēšanai ([ICES 1995/J:10](#)). Tomēr šāds algoritms vāji izskaidro vecuma klašu nobarotību (*rich year classes*). [Putnis et al. \(2011\)](#) norādīja, ka vecuma klases stiprums (*year-class strength*) atkarīgs no barošanās apstākļiem pieaugušu reņģu (1+) vecuma klasē. Pieaugušai reņģei par barību jācīnās ar brētliņu, salaku, mencas jaunuļiem un pleksti. Tomēr reņģe ir visnozīmīgākais pelāgiskās barības ķēdes patērētājs Baltijas jūrā. Aptuveni 50% no reņģu populācijas uzņemtās enerģijas, uzņem pirmā un otrā gada zivis. Dzīves laikā reņģe var mainīt trofiskos līmeņus pat par trīs pakāpēm ([Ojaveer, 2017](#)).

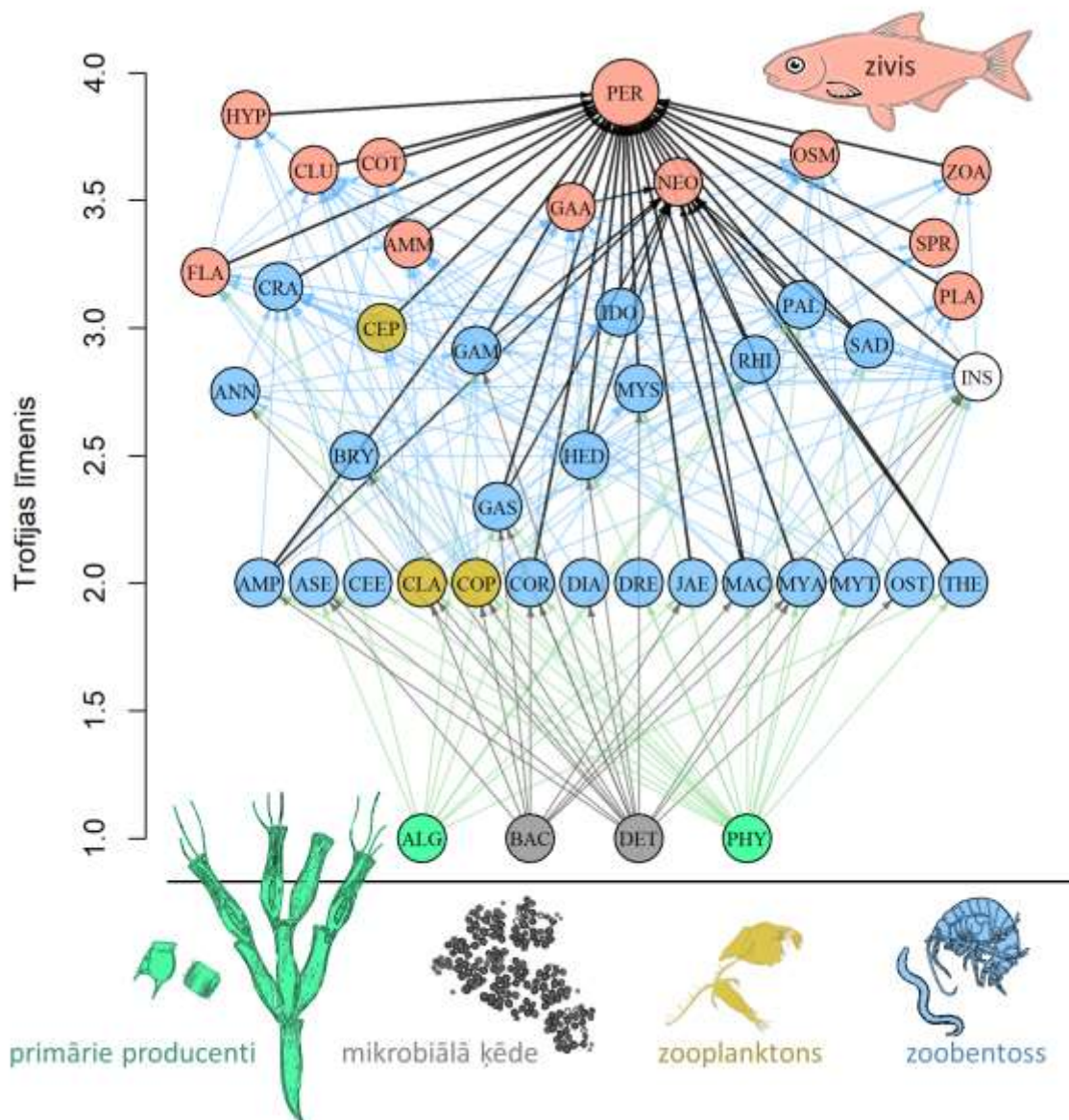
Respektīvi, detalizētai barības ķēdei jāizvērtē nepieciešamība izdalīt divas ekoloģiski atšķirīgas reņģu populācijas sastāvdaļas - kāpuri (atražošanās) un pieaugušo reņģu populācija (nārstot spējīgā), jo, kā redzams, to diētas ir atšķirīgas. Attiecīgi atšķirīga ir arī ekoloģiskā loma un ietekme.

Nobeigumā, 1980. gadu zivsaimniecības nodrošināšanai (nozvejai uz to brīdi) bija nepieciešami 10% no pirmprodukcijas (savukārt roņu populācijai nepieciešami 0.1%), bet salīdzinājumam uz 1900. gadu zivsaimniecībai - 1%, bet roņiem – 5% ([Elmgren, 1989](#)).

2. PIEKRASTES BARĪBAS TĪKLS

2.1. VISPĀRĒJS APRAKSTS

Upuru-plēsēju attiecības ir galvenais enerģijas pārnešanas process, kas ir pamatā jebkuram trofiskajam barības tīklam, tāpēc to izziņāšana ir nepieciešama, lai izprastu ekosistēmu un tās funkcionēšanu. Baltijas jūras piekrastes ekosistēmā asaris *Perca fluviatilis* ir viens no galvenajiem plēsējiem (2.1. attēls). Plēsīgās zivis ietekmē kopējo ekosistēmas funkcionēšanu un barības tīkla struktūru caur trofiskajām kaskādēm (Pauly et al., 1998; Lotze et al., 2006), kas nodrošina savstarpēju līdzsvaru starp barības tīkla līmeņiem, tādejādi plēsīgo zivju sastopamība atspoguļo piekrastes vides stāvokli (HELCOM, 2018).

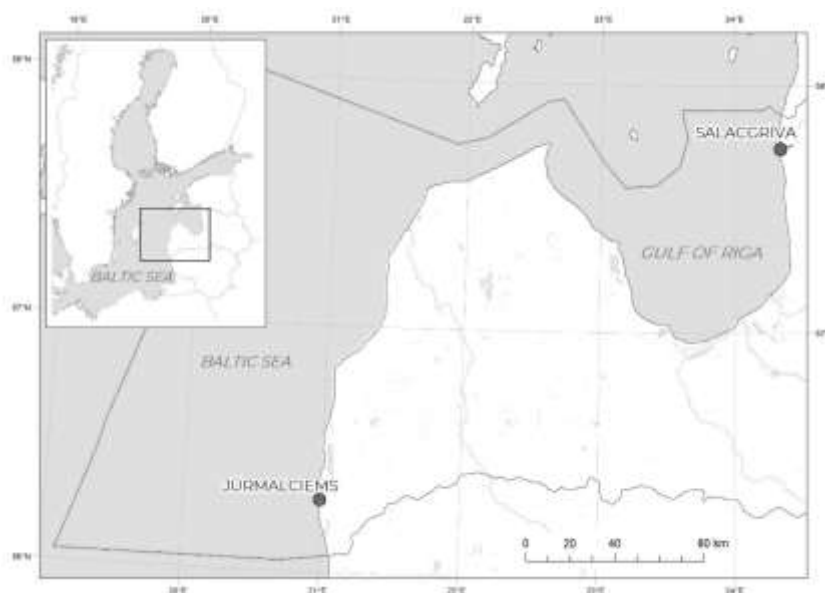


2.1. attēls. **Shematisks Latvijas piekrastes barības tīkls.** Barības tīkla elementi atbilstoši trofiskās ģildes piederībai, iekrāsoti attiecīgā krāsā. Saīsinājumu atšifrējumus skatīt 2.1. tabulā. Barības trakta

analīžu rezultāti (konstatētie barības objekti asariem PER un apaļajiem jūrasgrunduļiem NEO) attēloti ar melnām bultām.

Asaris ir Eirāzijā plaši izplatīta zivs (Plikšs, Aleksejevs, 1998), kas sastopama Baltijas jūrā un ar to saistītajās saldūdens tilpēs. Pieaugušie īpatņi ir toleranti pret ūdens sāļuma svārstībām līdz pat 7-10 PSU. Asaru ikri un kāpuri ir mazāk izturīgi pret ūdens sāļuma palielināšanos, tādēļ asariem raksturīgas migrācijas no iesāļajiem ūdeņiem uz saldūdeņiem, kur tie pavasarī nārsto ar veģetāciju bagātās piekrastes zonās periodā, kad ūdens temperatūra sasniedz 6-10 °C.

Latvijas piekrastē novērots asaru skaita pieaugums pēdējos gados gan Vidzemes (Salacgrīva), gan Kurzemes jūras piekrastē (Jūrmalne) (Olsson, 2019). Jānorāda gan, ka asaru populācijas apjoma dinamikā novērojams gan telpiskais, gan periodiskais mainīgums. Piemēram, periodā no 1998. līdz 2009. gadam asaru populācijas apjomi Rīgas līča ziemeļu daļā samazinājās būtiski, kamēr Rīgas līcī pie Daugavas grīvas palika nemainīgi (Bergström et al., 2016). Svarīgi ir izprast, kas ir galvenie barības objekti plēsējiem, lai novērtētu un izprastu izmaiņas ekosistēmā atkarībā no plēsēju skaita palielināšanās vai samazināšanās. Asari ir galvenie bentisko un nektobentosa organismu patērētāji, ja bentisko organismu blīvums ir augsts (Thiel, 1996), kā tas ir, piemēram, Rīgas līcī. Tomēr konkrēti gan par Rīgas līča, gan Baltijas jūras piekrastes asaru barošanu un tādēļ arī tā funkcionālo lomu barības tīklā zināms ļoti maz. Šis pētījums sniedz jaunas zināšanas piekrastes dzīvotņu funkcionēšanas skaidrošanā un izpratnē gan lokālā, gan reģionālā aspektā. Pētījumā ir izvērtēta asaru barošanās ekoloģija Salacgrīvas un Jūrmalciema piekrastēs (2.2. attēls) ar mērķi apzināt asaru ietekmi uz zemākiem trofiskajiem līmeņiem, tādējādi identificējot nozīmīgākās trofiskās saiknes, kas varētu sniegt informāciju par piekrastes barības tīkla procesiem.



2.2. attēls. Pētījuma vietas: Salacgrīva un Jūrmalciems

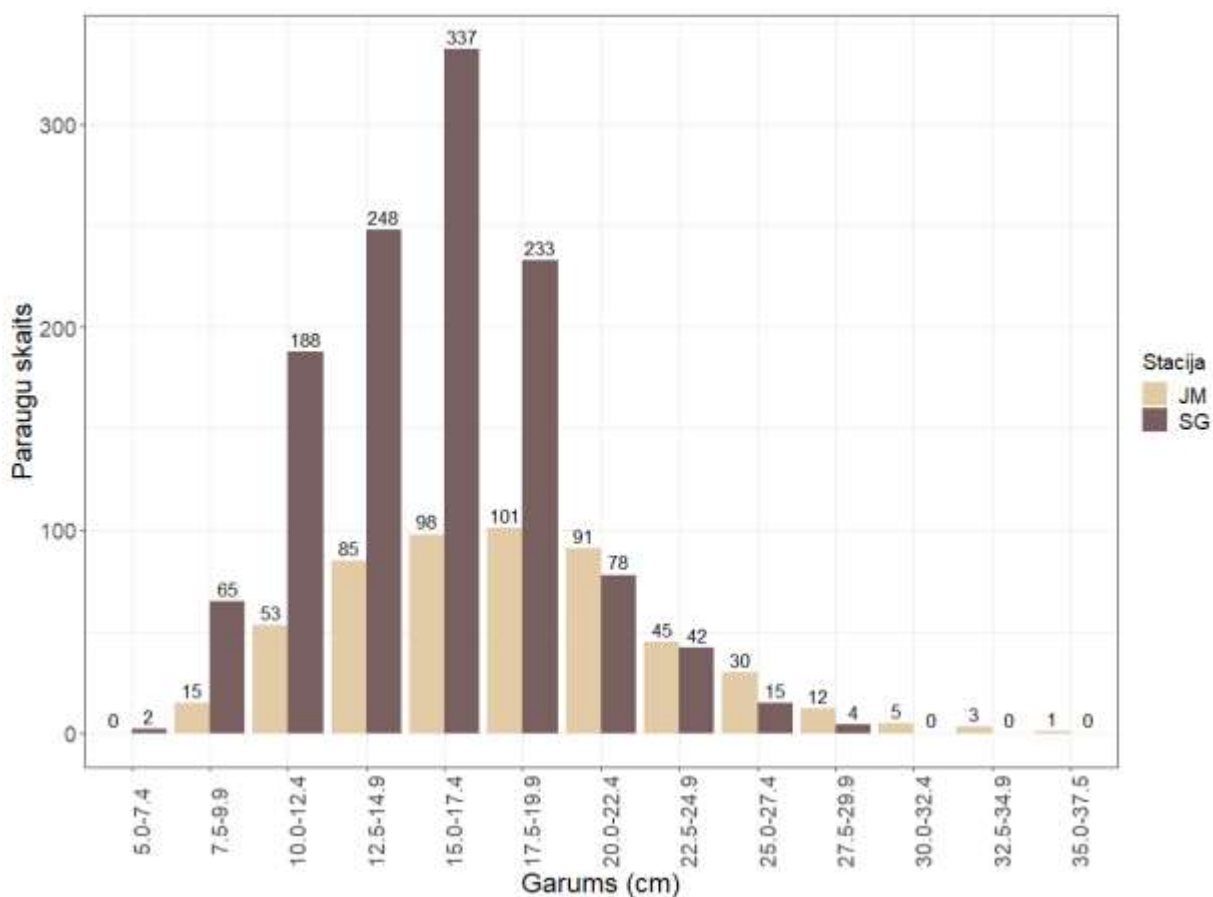
2.1. tabula. Barības tīkla vizualizācijas shēmā (sk. 2.1. attēlu) izmantoto saīsinājumu paskaidrojumi un katra barības tīkla elementa iedalījums trofiskajās ģildēs

Barības tīkla elements	Saīsinājums	Trofiskā ģilde
<i>Ammodytes tobianus</i>	AMM	zivis
<i>Clupea harengus</i>	CLU	zivis
<i>Cottus gobio</i>	COT	zivis
zivju kāpuri/mazuļi	FLA	zivis
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	GAA	zivis
<i>Hyperoplus lanceolatus</i>	HYP	zivis
<i>Neogobius melanostomus</i>	NEO	zivis
<i>Osmerus eperlanus</i>	OSM	zivis
<i>Perca fluviatilis</i>	PER	zivis
<i>Platichthys flesus</i>	PLA	zivis
<i>Sprattus sprattus</i>	SPR	zivis
<i>Zoarces viviparus</i>	ZOA	zivis
Insecta	INS	kukaiņi
<i>Amphibalanus improvisus</i>	AMP	zoobentoss
Annelida	ANN	zoobentoss
<i>Asellus aquaticus</i>	ASE	zoobentoss
Bryozoa	BRY	zoobentoss
<i>Cerastoderma edule</i>	CEE	zoobentoss
<i>Corophium</i>	COR	zoobentoss
<i>Crangon crangon</i>	CRA	zoobentoss
<i>Diastylis rathkei</i>	DIA	zoobentoss
<i>Dreissena polymorpha</i>	DRE	zoobentoss
Gammaroidea	GAM	zoobentoss
Gastropoda	GAS	zoobentoss
<i>Hediste diversicolor</i>	HED	zoobentoss
Idotea	IDO	zoobentoss
Jaera	JAE	zoobentoss
<i>Macoma balthica</i>	MAC	zoobentoss

<i>Mya arenaria</i>	MYA	zoobentoss
<i>Mysis</i>	MYS	zoobentoss
<i>Mytilus trossulus</i>	MYT	zoobentoss
Ostracoda	OST	zoobentoss
<i>Rhithropanopeus harrisi</i>	RHI	zoobentoss
<i>Saduria entomon</i>	SAD	zoobentoss
<i>Theodoxus fluviatilis</i>	THE	zoobentoss
Palaemon	PAL	zoobentoss
<i>Cercopagis pengoi</i>	CEP	zooplanktons
Cladocera	CLA	zooplanktons
Copepoda	COP	zooplanktons
makrofitaļģes	ALG	primārie producenti
fitoplanktons	PHY	primārie producenti
baktērijas	BAC	mikrobiālā ķēde
detrīts	DET	mikrobiālā ķēde

2.2. PĒTĪJUMA REZULTĀTI

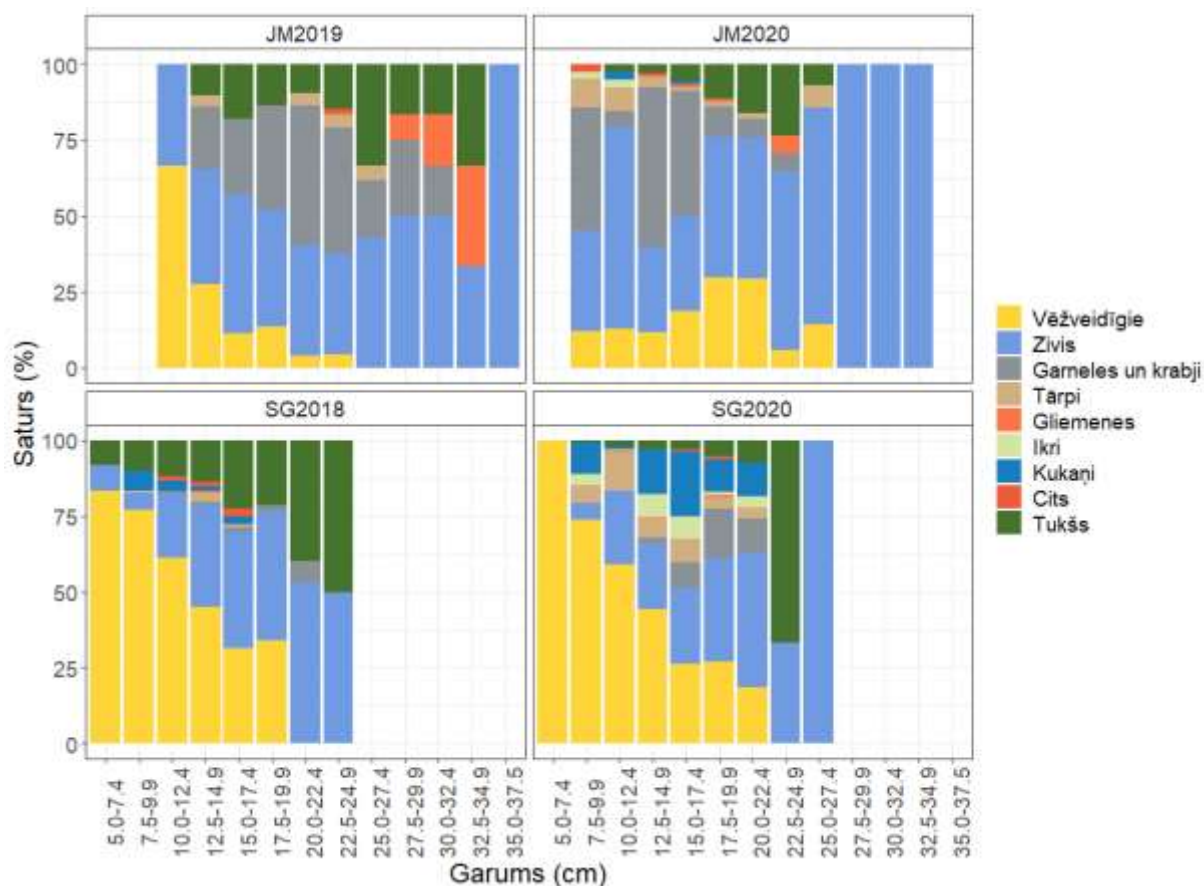
Kopā pētījumā analizēts 1751 asara barības trakta sastāvs: 1212 no tiem ievākti Salacgrīvā un 539 ievākti Jūrmalciemā (2.3. attēls). Asaru barības trakta satura analīzes uzrāda, ka tie Salacgrīvā un Jūrmalciemā barojas ar līdzīgiem organismiem (2.4. attēls), tomēr atšķirības novērojamas upuru apjomos. Garneles, krabji un gliemenes ievērojami lielākā skaitā konstatētas Jūrmalciemā ievāktā asaru barības traktā, kā arī to barībā Jūrmalciemā zivis sāk dominēt ievērojami agrāk nekā Salacgrīvā (jau asariem sasniedzot 10 cm garumu). Savukārt Salacgrīvas reģionā asari lielā mērā pārtiek no vēžveidīgajiem (maza izmēra, piemēram, *Mysis*) un tikai sasniedzot 15-20 cm garumu izteikti pārslēdzas uz zivju medišanu.



2.3. attēls. Analizēto asaru kuņģu skaits katrā no apsekotajām vietām: JM - Jūralciems, SG - Salacgrīva

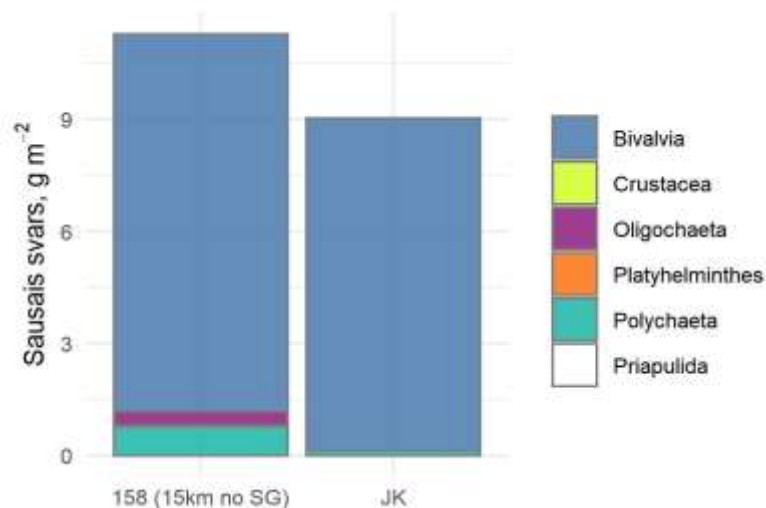
Baltijas jūras ziemeļu piekrastēs asaris kā pirmo barības avotu patērē zooplanktonu un uz makro-bezmugurkaulniekiem (zoobentosu) pārslēdzas, kad sasniedz 4-7 cm garumu (Hansson, 1985, Sandström & Karås, 2002), līdzīgi kā tas novērots Salacgrīvas piekrastē (2.4. attēls). Svarīgākie zoobentosa organismi asaru barībā ir mizīdas *Neomysis integer* (vēžveidīgais), kukaiņu, piemēram, trīsuļodu (Chironomidae) kāpuri, un daudzšartārpi (Polychaeta). Savukārt no zoobentosa uz zivīm asaris tipiski pārslēdzas, kad tā ķermeņa garums ir robežās no 5-25 cm (Hansson 1985, Hansson 1987, Lappalainen et al. 2001, Mustamäki et al. 2014). Asari mēdz baroties ar citām zivīm jau 0+ vecumā, sasniedzot vidēji 3 cm garumu, un to augšanas ātrums ievērojami pieaug līdz ar zivju iekļaušanu barības sastāvā (Borcherding 2006). Barības trakta analīzes un stabilo izotopu analīzes ir uzrādījušas, ka asaru mazuļi var būt arī kanibāli, tādējādi kļūstot par plēsējiem (Urbatzka et al. 2008).

Asarim zoobentosa medīšana vidēji ir enerģētiski izdevīgāka nekā zivju medīšana līdz konkrēta ķermeņa izmēra sasniegšanai (Graeb et al. 2006). Tāpēc novērotās atšķirības starp Jūralciemu un Salacgrīvu, kad tiek nomainīta bentosa medīšana uz zivju patērēšanu, salīdzinot vienāda izmēra asarus, varētu liecināt par būtiskām atšķirībām vidē, kura tiek apskatīta. Kā viens no iespējamajiem skaidrojumiem ir, ka zoobentosa taksonomiskais sastāvs un/vai biomasas apjoms Jūralciemā nespēj nodrošināt asaru enerģētisko nepieciešamību, tādēļ tas agrāk pārslēdzas uz zivju medīšanu.



2.4. attēls. Asaru barības trakta saturs iedalījums grupās. JM – Jūrmalciems; SG – Salacgrīva. Attēloti divi pētījuma gadi katrā no pētījuma vietām – atšifrēti apakšgrafika nosaukumā

Novērotās atšķirības izvēlētajā zoobentosa barībā ir grūti izskaidrojamas ar zoobentosa organismu monitoringa datiem, kas atspoguļo to biomasu gruntī (2.5. attēls). Zoobentosa monitoringa metodika neatļauj novērtēt aktīvos bentosa organismus, tādus kā mizīdas *Neomysis integer* un citus vēžveidīgos, kas, kā redzams 2.4. attēlā, sastāda ievērojamu daļu asaru barības bāzes mazajās izmēru grupās un it īpaši Salacgrīvā, jo pārsvarā monitoringa dati atspoguļo sesīlos gruntī dzīvojošos organismus. Līdz ar to nākas secināt, ka esošā makrozoobentosa metodika ir nepilnīga piekrastes barības tīkla analīzei un novērtēšanai. Un kā Kiljunen et al. (2020), analizējot stabilo izotopu datus, secināja, Baltijas jūras ziemeļu daļā (tai skaitā Somu līcī) tieši mizīdas un sānplēdes nodrošina 35-65% enerģijas pārneši no bentiskās zonas uz pelagisko. Tādējādi iezīmējot nepieciešamību rast tehnisku risinājumu piekrastes ekosistēmu aktīvo bentisko organismu uzskaitēi.

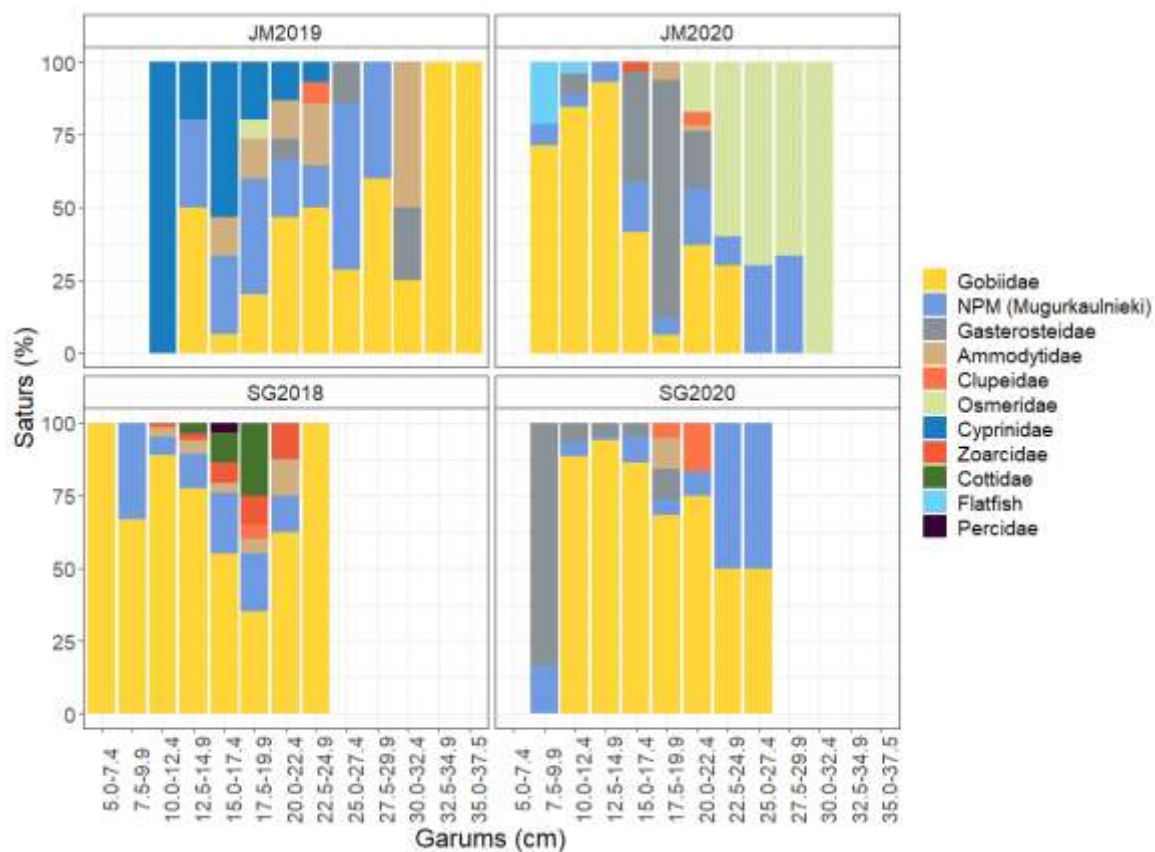


2.5. attēls. Zoobentosa taksonomiskais sastāvs abās apsektotajās teritorijās 2020.gadā. Bivalvia - gliemenes; Crustacea - vēžveidīgie (iekļaujot garneles un krabjus); Oligochaeta - mazzartārpi; Platyhelminthes - planaktārpi; Polychaeta - daudzartārmi; Priapulida - priāpuli (tārpi)

No zivīm asaru barībā dominē jūrasgrunduļi (Gobiidae), kas konstatēti lielā skaitā visās garuma grupās (2.6. attēls); īpaši nozīmīgi tie ir asariem Salacgrīvā. Jūrmalciemā mazāka izmēra asari barojas ar karpveidīgajām zivīm (Cyprinidae), kā arī tūbītes (Ammodytidae) un stagari (Gasterosteidae) sastāda nozīmīgāku barības daļu salīdzinājumā ar Salacgrīvas reģionu, kurā, savukārt, asaru kuņģos konstatētas siļķu dzimtas zivis (Clupeidae) un platgalves (Cottiidae).

Piekrastes pelaģiskais barības tīkls ir cieši saistīts ar bentiskajiem procesiem, un daudzas piekrastes zivis, tai skaitā arī asaris, barojas ar zoobentosa un nektobentosa organismiem (2.1. attēls). Tomēr šo saikni var nozīmīgi ietekmēt gan eitrofikācijas pastiprināšanās (Cloern, 2001; Harley et al., 2006), gan klimata izmaiņas (Fields et al., 1993; Snickars et al., 2015), kā arī to kombinācija, kas izpaužas kā t.s. režīma maiņas.

Baltijas jūras režīma maiņas tiek saistītas tieši ar barības tīkla izmaiņām, nomainoties galvenajiem plēsējiem 20.gs. beigās (Österblom et al., 2007), kopā ar variācijām abiotiskajos (sāļums, barības vielu koncentrācijas) un biotiskajos rādītājos (zooplanktona sugu sastāvs) (Dippner et al., 2012). Baltijas jūras ziemeļrietumu daļā (Zviedrijas piekraste) konstatēts, ka tieši jūras režīma izmaiņas atklātajā daļā, mainoties zooplanktona sugu sastāvam un palielinoties brētliņu daudzumam, ir negatīvi ietekmējušas piekrastes plēsīgo zivju (asaru) populācijas atražošanu (Ljunggren et al., 2010). Savukārt Latvijas ūdeņos gan Rīgas līča, gan Baltijas jūras piekrastēs šādas izmaiņas nav novērotas (Briekmane et al., 2015), ņemot vērā krastu atklāto ekspozīciju un daudz dinamiskākos okeanogrāfiskos apstākļus.



2.6. attēls. *Asaru barības trakta konstatēto zivju taksonomiskā piederība. JM – Jūrmalciems; SG – Salacgrīva. Attēloti divi pētījuma gadi katrā no pētījuma vietām – atšifrēti apakšgrafika nosaukumā*

Eitrofikācijas ietekmes uz ūdens ekosistēmu ir plašas. Barības vielu pieaugums veicina pelaģiāles pirmprodukcijas palielināšanos, kas savukārt samazina fotisko ūdens zonu (Sekki dziļums) un palielina skābekļa trūkuma risku piegrunts slāņos, kā arī pasliktina vizuālo plēsēju, tai skaitā, asaru medību iespējas. Eitrofikācijas rezultātā palielinātais suspendētās vielas daudzums ūdenī nosaka paaugstinātu duļķainību, samazina ūdens caurredzamību un ierobežo plēsēju iespējas izmantot redzi barības iegūšanā, kā arī samazina reakcijas distanci līdz barības objekta pamanīšanai, kas varētu kalpot kā iemesls lielāku organismu - t.i., pārejai no bentosa bezmugurkaulniekiem uz zivīm - izvēlei barībā (Lehtiniemi et al. 2005). Eitrofikācijas ietekmes palielināšanās piekrastē, izraisot pastiprinātu mikroaļģu savairošanos (“ziedēšanu”) arī tiek saistīta ar sugu izmaiņām trofijas līmeņos, piem., Zviedrijas piekrastē, samazinoties asaru un palielinoties stagaru skaitam (Byström et al., 2015). Tomēr gan Latvijas, gan citu Baltijas jūras valstu piekrastē novērota asaru skaita palielināšanās un karpveidīgo zivju, kuras tiek uzskatītas par eitrofikācijas pieauguma indikatoriem, samazināšanās (Briekmane et al., 2015, Bergström et al. 2016), tādējādi pašreizējā desmitgadē var uzskatīt, ka piekrastes eitrofikācija nav noteicošā barības tīkla regulācijā.

Savukārt klimata ietekmes visuzskatāmāk izpaužas kā temperatūras, sāļuma un straumju parametru izmaiņas, kas vistiešāk var ietekmēt tieši asaru ataudzi. Asaru izdzīvošana pirmajās attīstības stadijās ir ļoti atkarīga no silta ūdens pieejamības un veģetācijas klātbūtnes vidē (Bry, 1996). Kā arī novērots, ka asaru ataudzi limitē stagari, kas barojas ar asaru kāpuriem (Donadi et al. 2020).

3. BARĪBAS TĪKLU INDIKATORI

3.1. ZOOPLANKTONA INDIKATORS "KOPĒJĀ ZOOPLANKTONA KRĀJUMA VIDĒJAIS IZMĒRS – MSTS"

3.1.1. MSTS indikatora attīstības vēsture Latvijā

Zooplanktona indikators „Kopējā zooplanktona krājuma vidējais izmērs” (turpmāk: MSTS) veidots pamatojoties uz Jūras stratēģijas pamatdirektīvas (2008/56/EK) uzstādījumu novērtēt vides stāvokli pēc kvalitatīviem raksturlielumiem (2008/56/EK 1. pielikums), kā arī tas ir iekļauts HELCOM pamatindikatoru kategorijā (HELCOM, 2018). Zooplanktona MSTS indikators izvērtē zooplanktona kopienas struktūru, atspoguļojot barības ķēdes līdzsvaru (2008/56/EK 1.pielikums/4.Raksturlielums) (3.1. tabula) ar mērķi noteikt, vai tā atrodas labā vides stāvoklī (GES – Good Environmental Status). MSTS indikators ir izstrādāts Baltijas jūras novērtēšanai un analizē zooplanktona kopējo krājumu (TS, mg m⁻³) un zooplanktona vidējo izmēru (MS, µg ind⁻¹) (3.1. attēls). MSTS metodiskā pieeja ir testēta arī OSPAR reģionā, kur tā uzrādījusi labi interpretējamus un pārvaldībā izmantojamus rezultātus (Pitois et al., 2021).

3.1. tabula. Vides politikas aktualitāte

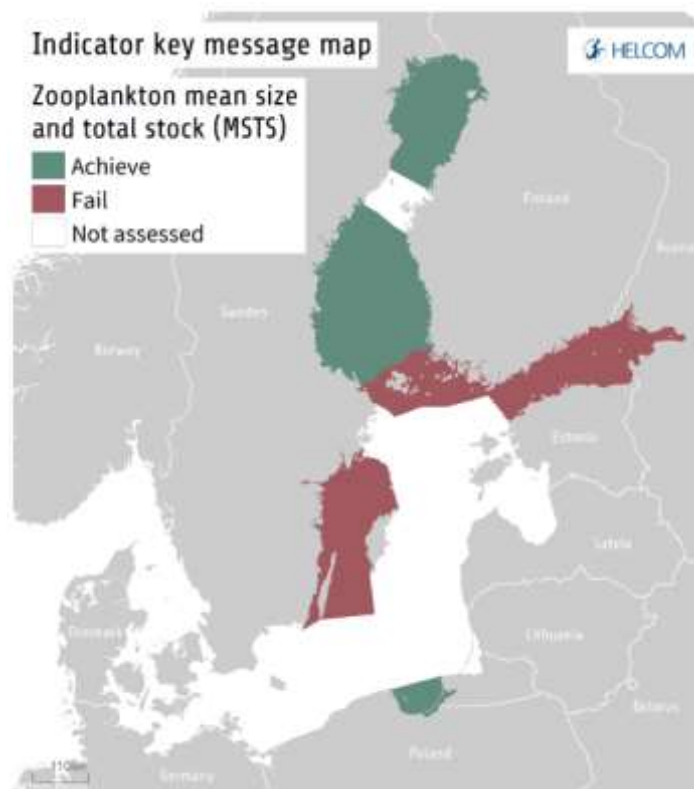
	Primāra nozīme	Sekundāra nozīme
JSD (2017/848/ES)	D4C3: Dzīvotņu tipa stāvoklis (pelaģiskā dzīvotne) – t.sk. tā biotisko un abiotisko struktūru un funkcijas nav skārusi nelabvēlīga ietekme antropogēno slodžu dēļ.	D1C6: Izšķīdušā skābekļa koncentrācija dēļ bagātināšanās ar barības vielām nav samazinājusies līdz līmenim, kas liecina par nelabvēlīgu ietekmi uz bentiskajām dzīvotnēm (t. sk. saistīto biotu un mobilajām sugām) vai citām eitrofikācijas sekām.
BJRP	Biodaudzveidības un dabas saglabāšanas segments: <ul style="list-style-type: none">• Ūdens kvalitāte nodrošina ekosistēmas integritāti, struktūru un funkcionēšanu• Plaukstošas un līdzsvarotas augu un dzīvnieku sabiedrības	Eitrofikācijas segments: <ul style="list-style-type: none">• Alģu masveida savairošanās dabīga līmeņa robežās

MSTS indikators ir piemērojams visai Baltijas jūrai, tai skaitā Rīgas līča un Austrumu Gotlandes apakšbaseiniem, kuros daļa no teritorijas ir Latvijas ūdeņi. MSTS izmantojams tikai atklāto ūdeņu pelaģisko dzīvotņu novērtēšanai, neiekļaujot piekrastes zonas. Iepriekšējā Baltijas jūras 6-gadu perioda novērtējumā (HELCOM, 2018) MSTS indikators tika pielietots sešiem Baltijas jūras apakšbaseiniem un tas neietvēra ne Rīgas līci, ne Austrumu Gotlandes baseinu (3.2. attēls).



3.1. attēls. *Shematisks MSTs indikatora attēlojums. Zaļais lauks atbilst GES stāvoklim, dzeltenie lauki – sub-GES stāvoklim, kur tikai viens no parametriem ir izpildīts, un sarkanais lauks norāda uz apstākļiem, kuros abi parametri nesasniedz robežvērtības*

MSTs indikatora aprobācija Latvijas teritoriālajiem ūdeņiem tika uzsākta LVAF finansētā projekta Nr. 1-08/145/2017 laikā (2016-2017; LHEI, 2017), kas rezultējās izejas datu apkopošanā un metodikas iepazīšanā, nodrošinot iespēju indikatora attīstīšanai un robežvērtību izstrādes turpināšanai, tai skaitā šī projekta ietvaros.



3.2. attēls. Baltijas jūras vides novērtējums periodam 2011-2016, pamatojoties uz MSTS indikatora metodiku. Attēls no HELCOM (2018)

3.1.2. MSTS indikatora statuss Latvijā

MSTS indikatora robežvērtību izstrāde un esošo datu testēšana turpinājās, tai skaitā īstenojot sadarbību ar citu valstu ekspertiem HELCOM BLUES projekta (<https://blues.helcom.fi/>) ietvaros, aptverot arī Igauniju pārvaldībā esošās teritorijas (sadarbībā ar Tartu Universitātes Zinātņu un Tehnoloģiju fakultātes EMI institūtu) un piesaistot indikatora izstrādes atbildīgo personu (Stokholmas Universitāte). Testēšanas procesā izvērtētas Latvijas un Igaunijas jūras nacionālā monitoringa datu rindas, apzinātas to atšķirības, kas atzītas par nebūtiskām, pieļaujot datu kopu apvienošanu un nodrošinot Rīgas līča integrēto vides stāvokļa novērtējumu.

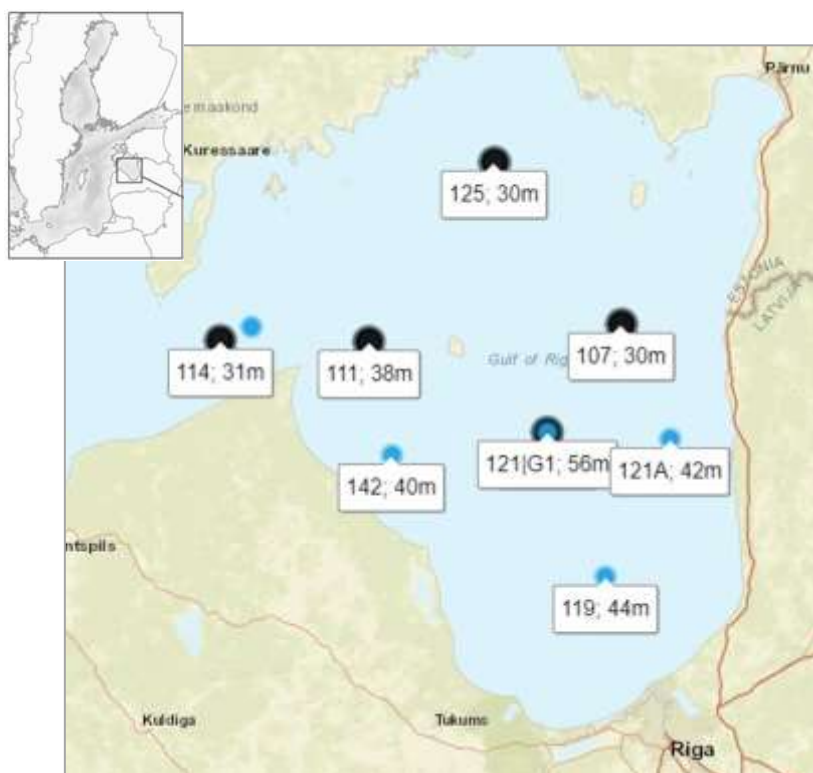
Rīgas līča MSTS robežvērtības izstrādātas, pamatojoties uz mezozooplanktona datiem piecās Igaunijas un piecās Latvijas stacijās (3.3. attēls; 3.2. tabula). Divas no šīm stacijām ir tuvu esošas gan Latvijas, gan Igaunijas jūras monitoringa staciju tīklā Irbes šaurumā (114 un 114A) un Rīgas līča centrā (G1 un 121). To staciju datu rindas izmantotas datu saderības izvērtējumā.

3.2. tabula. MSTS GES noteiktās, HELCOM apstiprinātās robežvērtības Rīgas līcim

TS, mg m ⁻³	MS, µg ind ⁻¹
253.4	4.66

MSTS indikatora GES robežvērtības izstrādātas, pamatojoties uz pieejamo datu kopu (periods 1993-2020). Par references periodu “labiem eitrofikācijas apstākļiem” noteikts periods 1993-1999, kad konstatētas viszemākās hlorofila-a koncentrācijas (atspoguļojot mezozooplaktona efektīvo spēju kontrolēt pirmproducentus), savukārt visā pieejamajā periodā netika novērotas izmaiņas Rīgas līča reņģu *Clupea harengus* populācijas nobaroības kritēriju vērtībās (piemēram, WAA; ICES, 2020), tāpēc par “labvēlīgu reņģu barības kvalitātes” periodu noteikts periods 1993-2015 (visa datu kopa, neiekļaujot nākamo HELCOM novērtēšanas periodu, t.i., 2016-2021). MSTS GES robežvērtības Rīgas līcim ir apstiprinātas HELCOM, un Rīgas līcis turamākajos MSTS novērtējumos tiks iekļauts.

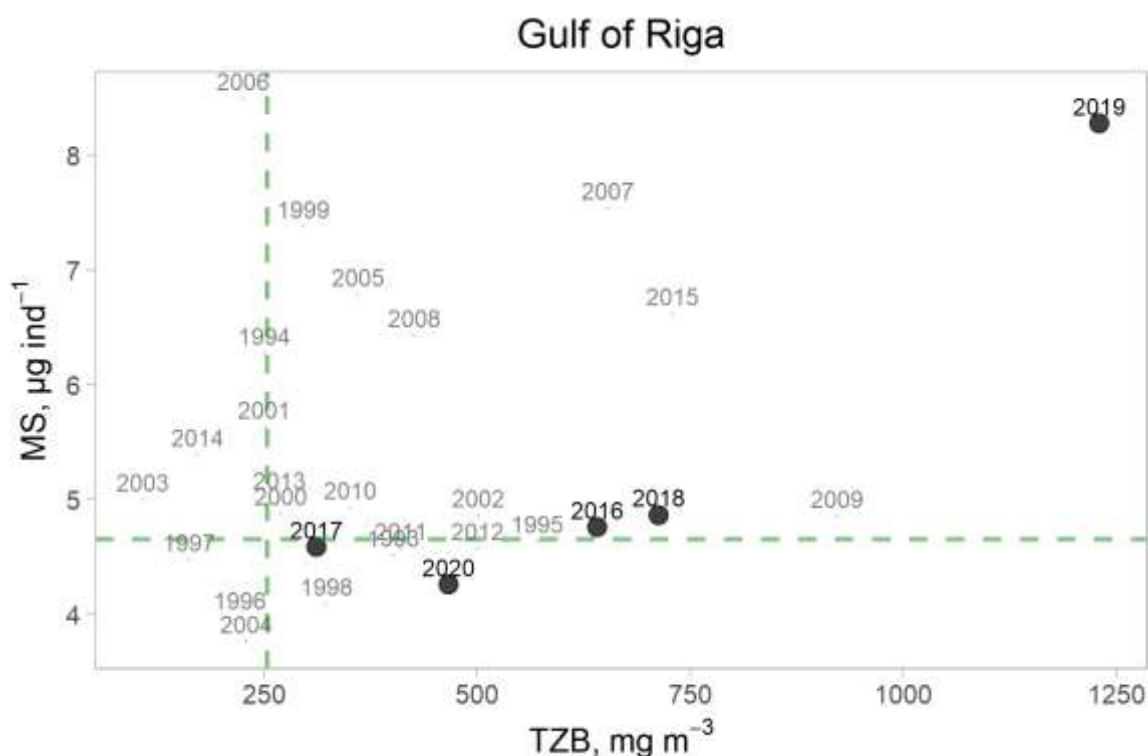
Savukārt Austrumu Gotlandes baseina novērtēšanai uz šo brīdi nav apzināta pietiekoša garuma datu rinda. Latvijas jūras monitoringa ietvaros pārsvarā tiek paraugota piekraste, bet MSTS metodika pieļauj izmantot datus no atklātiem ūdeņiem. Līdz ar to darbs pie šī apakšbaseina MSTS testēšanas turpinās Stokholmas Universitātes vadībā (apzinot HELCOM COMBINE metodikā iegūtos datus, kas pieejami Zviedrijai, Igaunijai, Lietuvai un citām HELCOM dalībvalstīm).



3.3. attēls. Monitoringa stacijas, kuru dati izmantoti MSTS indikatora testēšanā un robežvērtību izstrādē. Zilie punkti – Latvijas jūras monitoringa stacijas; melnie punkti – Igaunijas jūras monitoringa stacijas. Staciju uzrakstā norādīts stacijas nacionālā monitoringa numurs un aptuvenais dziļums. Sakrītošo staciju (114 un 114A – Irbes šaurumā; 121 un G1 – Rīgas līča centrā) datu rindas izmantotas Latvijas un Igaunijas datu salīdzināšanai. Visas stacijas izmantotas GES robežvērtību izstrādei.

3.1.3. Vides stāvokļa novērtējums izmantojot MSTS indikatoru

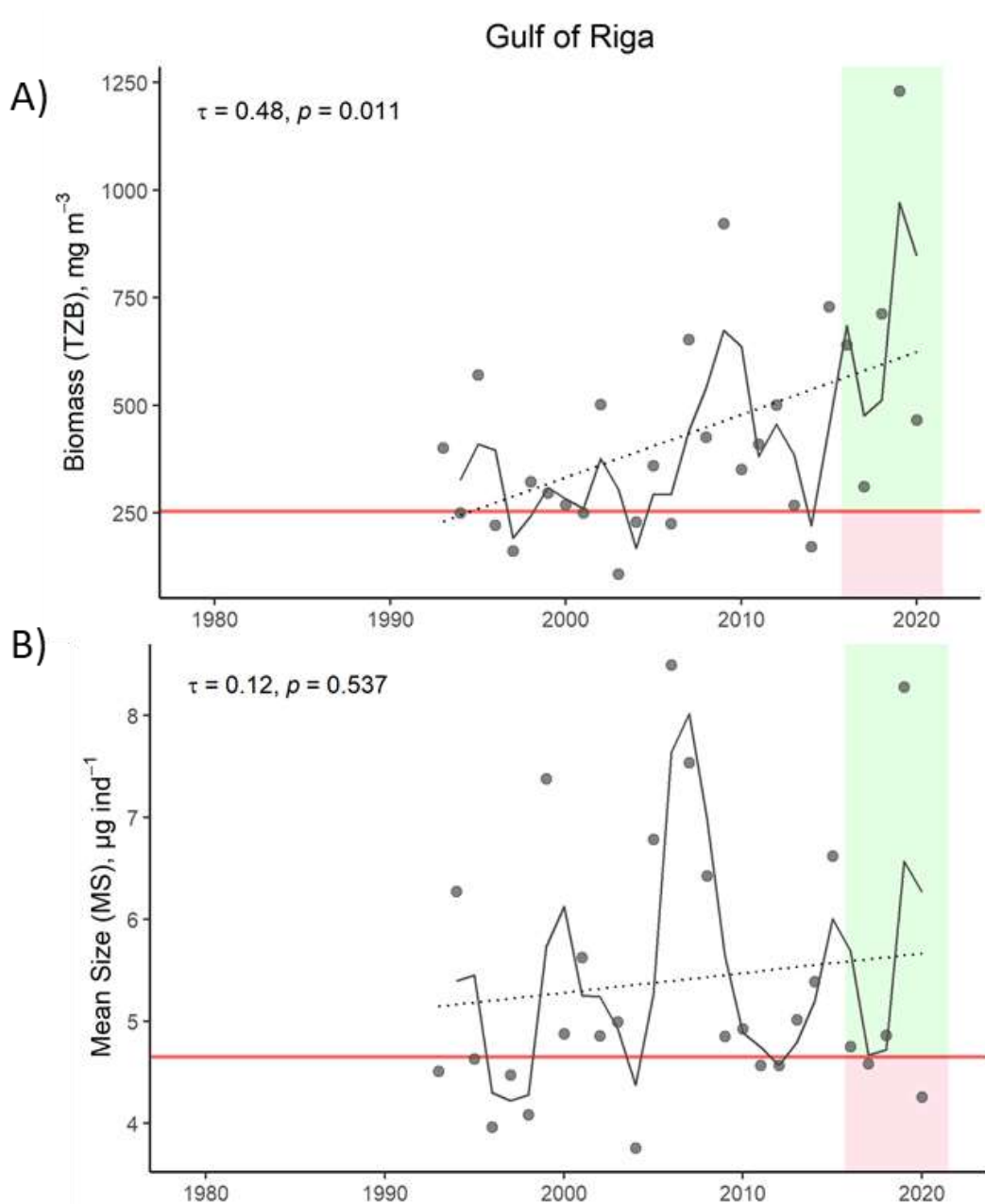
HELCOM veic stāvokļa novērtējumu balstoties uz dalībvalstu ziņotajiem datiem (dati pieejami ICES DOME portālā; <https://dome.ices.dk/>). Latvijas jūras monitoringa datus ICES DOME datu bāzei ziņo Latvijas Hidroekoloģijas institūts (LHEI); uz šo brīdi ir noziņoti mezozooplanktona dati līdz 2019. gadam. Tā kā Rīgas līča novērtējums tiek veikts integrēti izmantojot gan LV, gan EE ziņotos datus, tad novērtējumam izmanto vidējo vērtību, kas reprezentē visu ziņoto staciju, kuru dziļums nav seklāks par 30 m, kopumu.



3.4. attēls. **MSTS indikatora rezultāti Rīgas līcim, izmantojot ICES DOME ziņotos zooplanktona datus** (dati lejuplādēti; 2021-10-05). TZB – kopējā zooplanktona biomasa; MS – vidējais zooplanktona izmērs. Zaļās raustītās līnijas – GES robežvērtības; lieli melni punkti – novērtējuma periods. Attēls iegūts izmantojot [GitHub](https://github.com/helcomsecretariat/MSTS) [MSTS](https://github.com/helcomsecretariat/MSTS) [aprēķinu](https://github.com/helcomsecretariat/MSTS) [rīku](https://github.com/helcomsecretariat/MSTS) (<https://github.com/helcomsecretariat/ZooplanktonMeanSizeTotalStock>).

LHEI kā partneris Baltic Data Flows projektā (<https://balticdataflows.helcom.fi/>) izstrādājis automātisko MSTs indikatora aprēķina rīku (R programmēšanas valodā aprakstīts darbību kopums; <https://github.com/helcomsecretariat/ZooplanktonMeanSizeTotalStock>), kas tiks izmantots turpmākajos HELCOM Baltijas jūras novērtējumos visiem apakšbaseiniem, nodrošinot caurspīdību un izsekojamību katram novērtējumam. Šobrīd, veicot MSTs novērtējumu, izmantojot aprēķinu rīku un par ievades datiem liekot šī brīža ICES DOME ziņotos datus, redzams, ka MSTs indikators Rīga līcim kopumā uzrāda labu vides stāvokli ar noslieci uz samazinājumu vidējā izmēra vērtībās (3.4. attēls). Tomēr, apskatot rezultātus katram parametram atsevišķi (3.5. attēls), redzams, ka kopējais krājums (biomasa) uzrāda statistiski būtisku ($p < 0.05$) pieaugošu trendu ilgtermiņā (3.5. attēls). Savukārt

zooplanktona vidējā izmēra vērtības mainās īstermiņā, bet ilgtermiņā statistiski būtiskas izmaiņas periodā 1993-2020 neuzrāda (3.5. attēls).

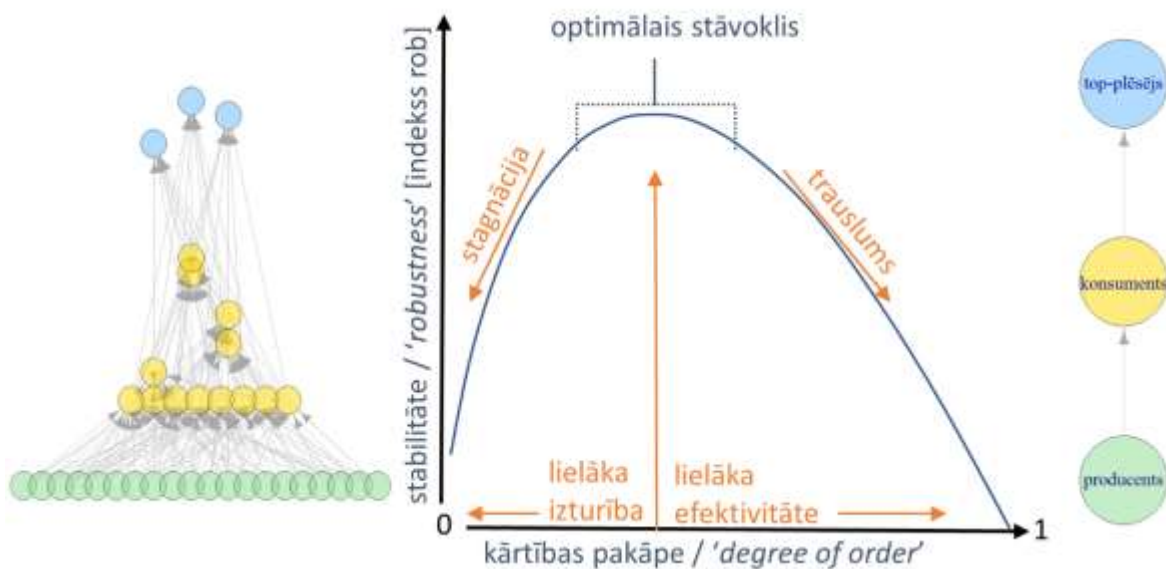


3.5. attēls. *MSTS indikatora parametru rezultāti Rīgas līcim, izmantojot ICES DOME ziņotos zooplanktona datus (dati lejuplādēti; 2021-10-05). Katra parametra attēls iegūts izmantojot GitHub MSTS automātisko rīku (<https://github.com/helcomsecretariat/ZooplanktonMeanSizeTotalStock>). A) kopējā zooplanktona krājuma (TS) ilgtermiņa dinamika; B) MS parametra ilgtermiņa dinamika. Nepārtrauktā līnija – mainīgais vidējais (2 gadu periods); punktotā līnija – lineārais trends (statistisko nozīmi apraksta Kendala τ koeficients un p -vērtība); sarkanā līnija – GES robežvērtība.*

3.2. PELĀGISKĀ BARĪBAS TĪKLA (PBT) STABILITĀTES INDIKATORS

3.2.1. PBT indikatora vispārējs apraksts

Pelaģiskais barības tīkls (pBT) sastāv no vairākiem trofiskajiem līmeņiem (3.6. attēls), kas sevī var ietvert vienu vai vairākas ģildes, kā, piemēram, producentu līmenī apvienoti gan autotrofi producenti (fitoplanktons), gan heterotrofi producenti/reducenti (baktērijas). Literatūrā uz 1. trofisko līmeni mēdz atsaukties kā uz pamatlīmeni ('basal'), ietverot arī detrītu un izšķīdušo organisko vielu (piemēram, Pecuchet 2020), kas kalpo kā pamatenerģijas avots bakteriālās ķēdes produkcijai. Uz pamatlīmeņa produkcijas bāzes tiek balstīti visi sekojošie trofiski līmeņi. Tad sekojošos trofiskos līmeņos (konsumentos) barības resurss ir producentu akumulētā organiskā viela, kas tiek nodota pa līmeņiem uz augšu. Tiesa, katrā līmenī tikai noteikta daļa no uzņemtās organiskās vielas tiek akumulēta. Kā jau minēts iepriekš, teorētiskā ekoloģija norāda, ka vidēji katrā līmenī nonāk tikai 10% no iepriekšējā līmenī pieejamās enerģijas (Lindeman's Law; trofiskā efektivitāte; Lindeman 1942), tomēr praktiski trofiskā efektivitāte atšķiras no līmeņa uz līmeni, kā arī starp ekosistēmām. Tāpat arī katru trofisko līmeni un tajā ietvertās organismu ģildes ietekmē dažādas slodzes (gan iekšējās – dabīgās, gan ārējās – cilvēku radītās slodzes), kas savukārt var rezultēties ar trofiskās efektivitātes izmaiņām.



3.6. attēls. **Stabilitātes raksturlieluma ekoloģiskais skaidrojums.** Attēls adaptēts no Fath 2014. Barības ķēdes shēmas abās grafika pusēs attiecīgi reprezentē sarežģītu/mazāk efektīvu/stabilu (kreisajā malā) un vienkāršu/efektīvu/apdraudētu (labajā malā) barības tīklu

EK 2017/848/ES nosaka, ka barības tīkla atspoguļojumā, kas tiek izmantots kā indikators, jābūt ietvertām vismaz trīs ģildēm, no kurām divas ir trofiskās ģildes, pie kurām nepieder zivis, kā arī vismaz viena ir primārā ražojošā trofiskā ģilde. Kā arī vēlams ir barības tīklu atspoguļot, reprezentējot tā augšējo, vidējo un apakšējo posmu. Pastāvīga uzmanība barības tīklam kā pētījuma objektam pievērsta kopš 20. gs. 90. gadiem. Līdz 2012. gadam barības tīkla pētījumi jau ieņēma nozīmīgu vietu ekoloģijas pētniecībā, sastādot ap 5% no visiem publicētajiem ekoloģijas rakstiem (Borrett et al. 2014). Līdz ar to tika izvirzīts termins "tīkla ekoloģija" ('Network Ecology'), kas raksturo barības tīkla pētījumus, visbiežāk izmantojot modelēšanas vai plūsmu budžeta metodes.

Barības ķēdes stabilitātes indekss ir veidots pamatojoties uz [Fath \(2014\)](#) izstrādāto ekonomiskās un ekoloģiskās stabilitātes novērtēšanas metodiku. Stabilitātes raksturlielums 'robustness' (turpmāk *rob*) aprēķināts, izmantojot R programmas *enaR* pakas *enaAscendency()* funkciju. *rob* ņem vērā sistēmas sakārtotības pakāpi (x-ass [3.6. attēls](#)) un tās ietekmes uz sistēmas stabilitāti. Sakārtotības pakāpe svārstās no 0-1, un tā raksturo sistēmas pilnīgumu. Respektīvi, ja tā ir 1, tad starp barības tīkla katra trofijas līmeņa elementiem ir tikai viens iespējams ceļš enerģijas pārnesei (sistēma ir vienkārša; [3.6. attēls](#) labās malas shēma). Savukārt, jo tā tuvāka 0, jo sistēma ir sarežģītāka, ar vairākiem alternatīviem enerģijas pārnesei ceļiem ([3.6. attēls](#) kreisās malas shēma). Ļoti vienkārša sistēma ir visefektīvākā, jo zudumi enerģijas pārnēsē ir minimāli. Ar katru papildus elementu un enerģijas pārnesei sasaisti tiek zaudēta ~90% enerģija ([Lindeman's Law; Lindeman 1942](#)). Savukārt sistēma, kas maksimāli daudz aizpilda vides telpu un sasniedz maksimālo teorētiski atbalstāmo elementu skaitu, ir izturīga pret dažāda veida izmaiņām, jo ietver vairākas alternatīvas enerģijas pārnesei iespējas. Tomēr šāds tīkls zaudē daudz enerģijas uz visām plūsmām kopumā, rezultējoties samazinātā efektivitātē. [Fath \(2014\)](#) uzsver, ka barības ķēdes ilgtermiņā ir noturīgas, ja atrodas līdzsvarā starp vienkāršumu un efektivitāti. Barības tīkls ir efektīvāks, ja tas sastāv no pēc iespējas mazāk elementiem, bet sarežģītības mazināšanās (elementu, līdz ar to savienojumu samazināšanās) rezultējas vājā noturībā pret dažāda veida ietekmēm, jo nav alternatīvo ceļu enerģijas pārnesei. Abos gadījumos, gan, ja samazinās efektivitāte, gan, ja samazinās sarežģītība, stabilitātes indekss samazinās jeb tiecas uz nulli ([3.6. attēls](#)). Ekoloģisko barības tīklu sakārtotība pārsvarā variē no 0.3 līdz 0.5 ([Fath 2014](#)), kas ietilpst līknes optimālajā zonā. Maksimālā iespējamā *rob* teorētiskā vērtība ir 3.68 jeb $1/e$, attiecīgi, lai iegūtu indeksu, kas variē robežās no 0 līdz 1, tā vērtības jānormalizē, dalot ar maksimālo vērtību.

3.2.2. Vides politikas aktualitāte

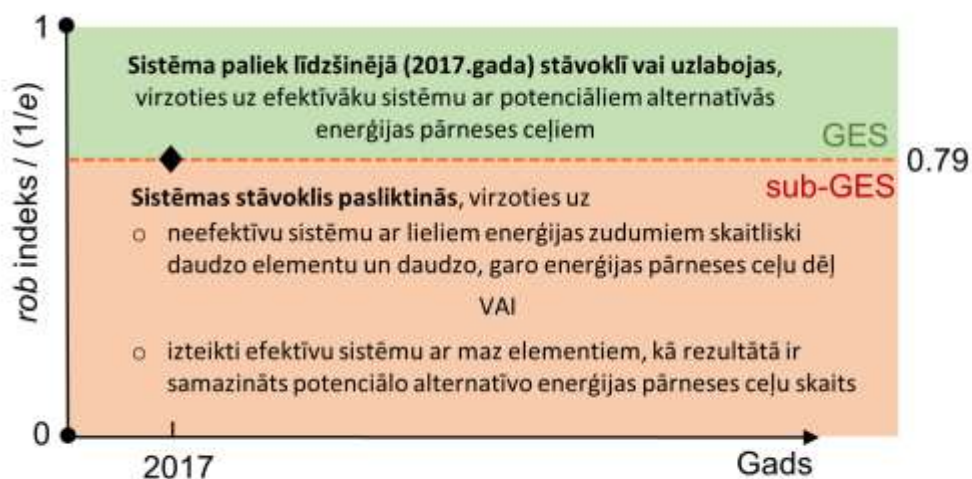
Barības tīkla aktualitāte un pielietojamība vides politikā atbilst JSD un HELCOM BJRP izvirzītajiem mērķiem un uzdevumiem (sīkāk [3.3. tabulā](#)).

3.3. tabula. Vides politikas aktualitāte

	Primāra nozīme	Sekundāra nozīme
JSD (2017/848/ES)	D4C1: Trofiskās ģildes daudzveidību nelabvēlīgi neietekmē antropogēnās slodzes. D4C2: Kopējā skaitliskuma līdzsvaru starp trofiskajām ģildēm nelabvēlīgi neietekmē antropogēnās slodzes.	D4C4: Trofiskās ģildes produktivitāti nelabvēlīgi neietekmē antropogēnās slodzes.
BJRP	Biodaudzveidības un dabas saglabāšanas segments: <ul style="list-style-type: none"> • Ūdens kvalitāte nodrošina ekosistēmas integritāti, struktūru un funkcionēšanu • Plaukstošas un līdzsvarotas augu un dzīvnieku sabiedrības 	Biodaudzveidības un dabas saglabāšanas segments: <ul style="list-style-type: none"> • Dzīvotņu, un ar tām saistīto sugu, izplatība, sastopamība un kvalitāte ir saskaņā ar dominējošajiem fiziogrāfiskajiem, ģeogrāfiskajiem un klimata apstākļiem

3.2.3. PBT stabilitātes indikatora koncepts un robežvērtība

Barības tīkla stabilitātes raksturlielums ("robustness" aprēķināts pēc Fath (2014); turpmāk 'rob') neuzrāda izteiktu sezonālu mainību, kas liecina par tā universālu pielietojumu – neatkarīgi no datu iegūšanas sezonas. Tomēr jāņem vērā, ka barības ķēdes izmaiņas var tikt ierosinātas kādā konkrētā sezonā un veicināt kaskādes efektu turpmākos periodos. Tāpēc barības tīkla novērtēšana jāveic, balstoties uz vismaz 3 sezonu datiem ik gadu, tādējādi atspoguļojot trīs ekoloģiski un funkcionāli atšķirīgus periodus - fitoplanktona pavasara masveida savairošanos (9.-20. gada nedēļa), vasaras sākumu, kad vēl aktīvi nebarojas planktonēdāju zivju kāpuri (21.-26. gada nedēļa) un vasaras beigas/rudens sākumu, kad ir pastiprināta planktonēdāju zivju plēsonība (27.-37. gada nedēļa). Kā pamatvērtība barības ķēdes stabilitātes novērtēšanā ir svērtais vidējais (atkarībā no nedēļu skaita katrā konkrētajā periodā) un par robežvērtību starp GES un sub-GES tiek izvirzīta šī brīža (2017. gada) vērtība (3.7. attēls).



3.7. attēls. Barības ķēdes stabilitātes indikatora koncepts un robežvērtība

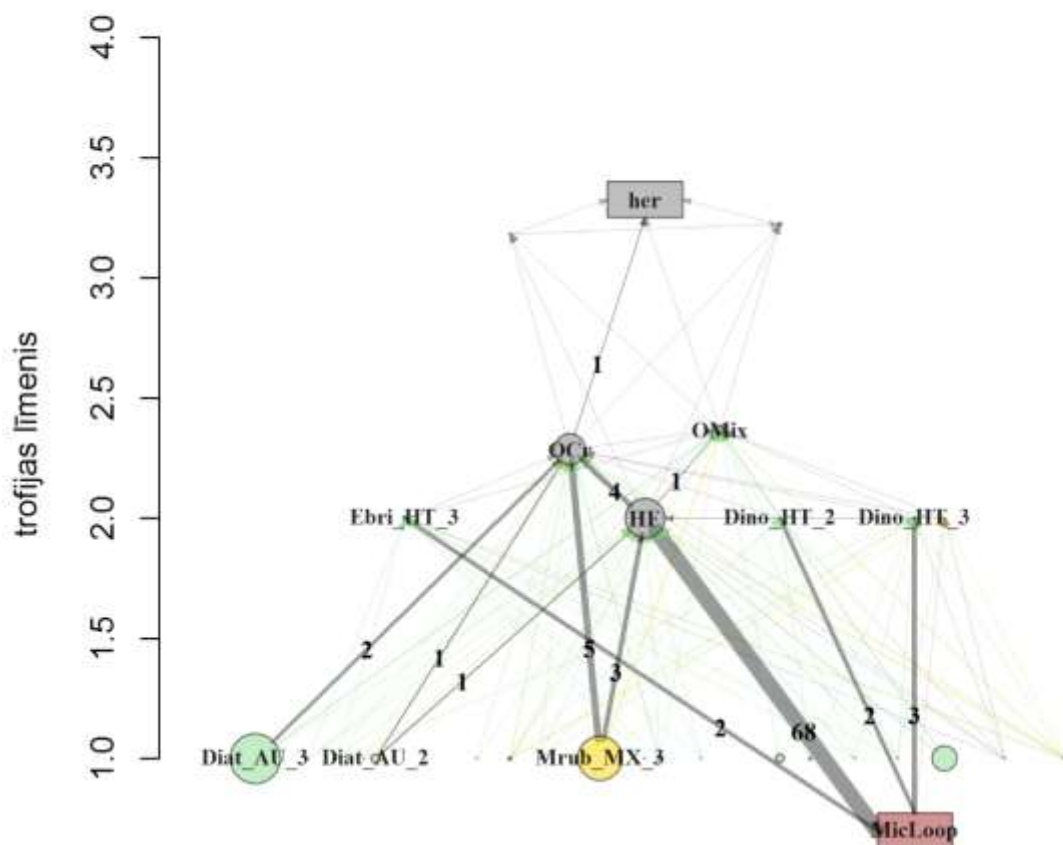
3.2.4. Rīgas līča pBT struktūra

Rīgas līča pBT novērtēšanas koncepta izstrādē iekļautas 32 trofiskās ģildes (3.8. attēls), kuras atspoguļo trīs trofijas līmeņus, ietverot gan pirmproducentus (fitoplanktons, mikrobiālā ķēde), gan divus līmeņus konsumentu (zooplanktons) un gala patērētāju – reņģi. Fitoplanktona un zooplanktona taksoni sagrupēti funkcionālajās ģildēs. Attiecīgais Rīgas līča pBT raksturojums atbilst EK 2017/848/ES nosacījumiem.

Pelaģiskā barības tīkla indikatora koncepta izstrādē tika detalizēti analizēti barības tīkla dati no 2017. gada. Kā pamatanalīzes metode tika pielietota oglekļa plūsmas budžeta veidošana, izmantojot R programmas vidē pieejamos algoritmus un vizualizācijas iespējas. Rezultātā ir izveidots shematisks pBT atspoguļojums, definējot galvenos elementus un plūsmas. Respektīvi, apvienojot visus 3 periodus un aprēķinot svērto vidējo (pret periodu ilgumu) gan plūsmām, gan biomasām, iegūta Rīgas līča gada vidējā pBT, kas attēlo galvenās enerģijas plūsmas un dominējošās ģildes, neņemot vērā sezonu (3.8. attēls). Tā rāda, ka alternatīvas iespējas enerģijas plūsmai ir virzībā no 1. uz 2. trofijas līmeni.

Organismi, kas atrodas 2. trofijas līmenī, kalpo kā barības objekts omnivoriem zooplanktona organismiem, kuri savukārt ir upuri gan plēsīgam zooplanktonam, gan planktonēdājām zivīm (galvenokārt reņģe). CA ģilde un reņģu 0+ kāpuri novērtēti gandrīz līdzvērtīgi trofijas līmeņa izteiksmē, attiecīgi 3.18 un 3.21.

Rīgas līča pBT - vidēji gadā



3.8. attēls. **Rīgas līča barības ķēdes plūsmas 2017. gadā 101A stacijā.** Plūsmas aprēķinātas izmantojot 'fluxweb' paku R-programmas vidē. MicLoop – mikrobiālā ķēde; fitoplanktona grupu nosaukumu sastāda taksona (klases, izņemot Chlorophyta, kas ir apkopoti nodalījuma līmenī) pirmie četri burti, trofija (AU- autotrofs, MX - miksotrofs, HT - heterotrofs), izmēru klase (1,2,3); zooplanktona ģilžu nosaukumi atšifrēti Apraksta 3.attēlā un skaidrojošā tekstā. Zaļš – autotrofs organisms; dzeltens – miksotrofs; pelēks – heterotrofs. Ar apli atzīmēti mainīgie, kas noteikti pētījumā – planktonisko taksonu ģildes; ar četrstūri aprēķinātie/netieši mērītie parametri. Y-ass norāda katras ģildes trofiskā līmeņa vērtību aprēķinātu pēc plūsmas matricas, izmantojot 'NetIndices' pakas TrophInd() funkciju. Miksotrofiem organismiem piedēvēta 1. trofijas pakāpe, bet attēloti nedaudz augstāk. Plūsmas ir attēlotas proporcionāli tās lieluma. Skaitļi atspoguļo procentus no kopējās pBT plūsmas. Turpmākie norādījumi attiecas uz tieši analizētajiem mainīgajiem – planktonisko taksonu ģildēm: apļa izmērs atspoguļo procentuālo sadalījumu starp planktoniskajām ģildēm (neņemot vērā MicLoop, reņģu un reņģu kāpuru sastādīto oglekļa masu); tīklā ar melnas krāsas nosaukumu attēlotas ģildes, kuru biomasa sastāda vairāk par 2.5% kopējās planktonisko ģilžu oglekļa masas.

Visspēcīgākā plūsma, kas arī tika novērota kā prevalējoša visos trīs periodos, ir plūsma no mikrobiālās (MicLoop) ķēdes caur herbivoriem filtrētājiem (HF) uz omnivoriem (OCr, OMix). Šī plūsma no MicLoop uz pBT ir izteikti spēcīga vasaras periodā, kad, ņemot vērā aprēķinu metodi, visticamāk klasiskā barības ķēde (fitoplanktons-zooplanktons) nespēj nodrošināt heterotrofu kopējo enerģijas pieprasījumu un iztrūkstošo daļu līdzsvaru ar allohtoniem resursiem (šajā gadījumā no MicLoop), jo savstarpējo attiecību matricā MicLoop tika norādīts kā ievērojami zemākas preferences enerģijas avots. Liela izmēra mikсотrofais ciliāts *Mesodinium rubrum* (Mrub_MX_3) ir otrais no pamat-elementu grupas (1.trofijas līmenis) pēc plūsmas virzības lieluma, nodrošinot aptuveni 10% enerģijas plūsmas no kopējās pBT plūsmas. Mrub_MX_3 galvenokārt kalpo kā enerģijas avots herbivoriem un omnivoriem zooplanktona taksoniem. Savukārt diatomas, kas tradicionāli tiek uzskatītas kā viens no pamat-enerģijas avotiem mesozooplanktonam (kladoceras, kopepodi), kopā pa abām izmēru grupām (Diat_AU_3, Diat_AU_2) nodrošina ap 4% no kopējās pBT plūsmas (3.8. attēls). Alternatīva klasiskajai fitoplanktons-zooplanktons sasaistei Rīgas līcī ir MicLoop enerģijas virzība caur heterotrofajiem dinoflagelātiem (Dino_HT_2, Dino_HT_3) un tad uz mesozooplanktonu. Kā arī par nozīmīgu Rīgas līča pBT elementu ir atzīstams vicainis *Ebria tripartita* (Ebr_HT_3), kas ir augēdājs un barojas gan ar diatomām, gan ar dinoflagelātiem (Hargraves 2002), kalpojot kā alternatīvs enerģijas pārnese ceļš (3.8. attēls). Pārējās plūsmas no pamatlīmeņa enerģijas pārnese ziņā ir mazsvarīgas, bet tomēr nozīmīgas, jo uzlabo pBT sasaisti un līdz ar to stabilitāti, nodrošinot alternatīvus pārnese ceļus gadījumiem, ja dominējošie ceļi tiek traucēti (Fath 2014).

Starp 2. trofijas līmeni un augstākām trofijas līmeņa ģīdēm nav tik liela sasaiste kā starp 1. un 2. līmeni. Galvenie 2. trofijas līmeņa enerģijas asimilētāji ir omnivorie zooplanktona organismi, tomēr OCr izteikti dominē biomasā, un līdz ar to enerģijas plūsmas pārnese uz galveno Rīgas līča pBT plēsēju – reņģi (3.8. attēls).

3.2.5. PBT aprēķināšanas detalizēts apraksts

3.2.5.1. Izmantoto datu un metodes apraksts

Rīgas līča pelagiskā barības tīkla (pBT) raksturošanai un tā stāvokļa novērtēšanas koncepta izstrādei izvēlēti 2017. gada dati (VPP EVIDEnT projekta ietvaros veiktais pētījums; 101A stacija; 3.9. attēls), jo tie ietver biežāku paraugšanu un vairāk parametrus (fitoplanktons, zooplanktons, TOC) nekā tradicionālais monitorings. Reņģu biomasu iegūta no ICES WGBFAS atskaites (ICES 2018). Putni un roņi, kā arī antropogēnā ietekme analizē nav iekļauta. Gada sezonālā dinamika katram ietvertajam parametram un izdalīti sezonāli atšķirīgie periodi atspoguļota 3.10. attēlā.

Analīzes mērķis bija izvērtēt sezonālās atšķirības starpsugu mijiedarbībā, izmantojot “tīkla ekoloģijas” metodiku. Analīze veikta R-programmas vidē (R Core Team 2018), izmantojot barības ķēžu plūsmu integrēto aprēķinu paku ‘fluxweb’ (Gauzens 2018) un tīkla plūsmas vizualizācijas pakas ‘igraph’ (Csardi & Nepusz 2006) iespējas. Barības tīkla raksturlielumi aprēķināti izmantojot tīkla analīzes paku ‘enaR’ (Lau et al. 2020).

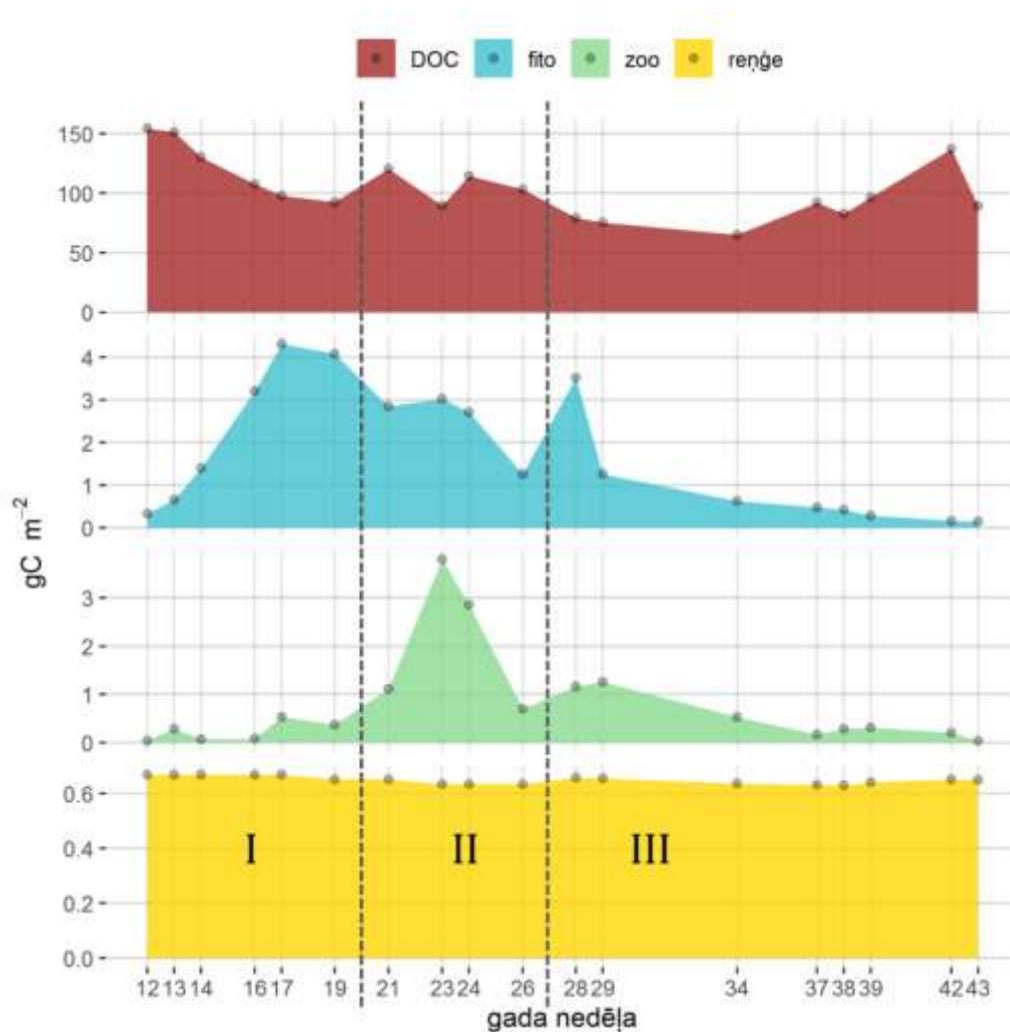


3.9. attēls. Rīgas līča pelaģiskā barības tīkla aprakstošo datu ievākšanas vieta - 101A stacija (57.1N 23.0E). Dziļums ap 22 m, visi parametri paraugoti 0-10m (eifotiskajā) slānī

Pirms tīkla analīzes veikšanas fitoplanktona un zooplanktona taksoni tika sagrupēti funkcionāli līdzīgās ģildēs. Fitoplanktona grupēšana veikta pamatojoties uz eksperta viedokli, par pamatkritērijiem izvirzot izmēru (1.izmēru klase: $<5\mu\text{m}$; 2.izmēru klase: $5\text{-}20\mu\text{m}$; 3.izmēru klase: $>20\mu\text{m}$), trofijas veidu (autotrofs, miksotrofs, heterotrofs) un taksnomisko piederību (klases līmenī, izņemot Chlorophyta, kas apkopota Nodalījuma līmenī).

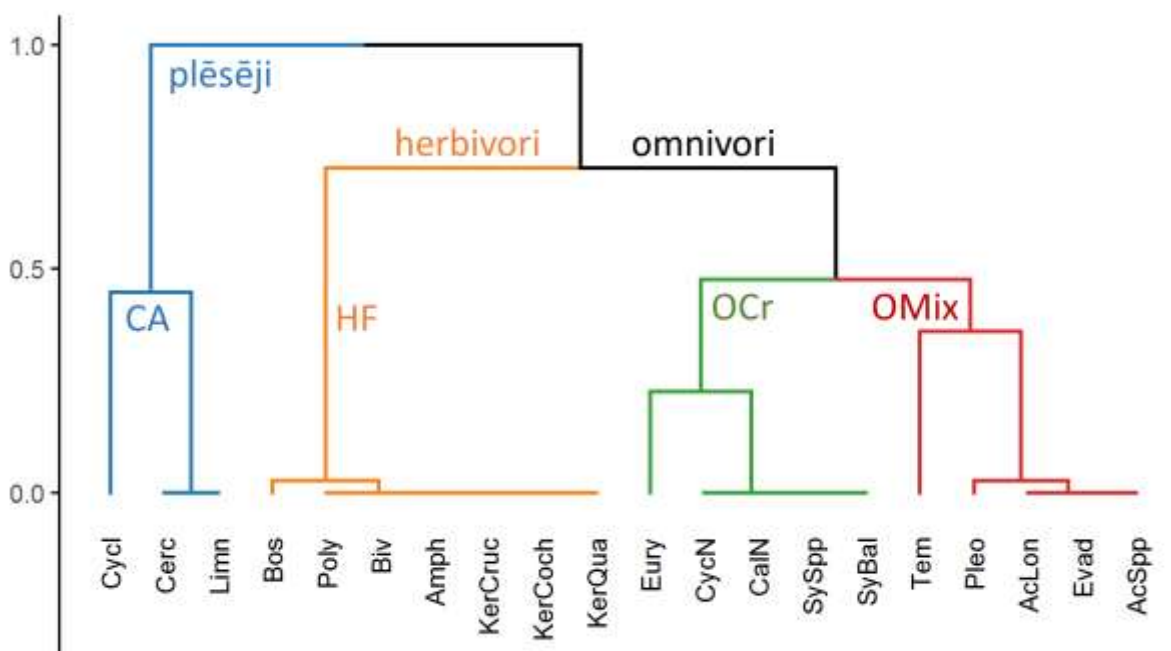
Zooplanktona taksoni sadalīti ģildēs, izmantojot klāstera metodi, grupējot pēc barošanās (filtrētāji *filter-feeders*, jauktā tipa barošanās – var mainīt barošanās veidu, aktīvie peldētāji *cruise-feeders*, uzbrucēji *ambush-feeders*), izmēra (5 izmēru klases), trofiskās lomas (herbivori, omnivori, plēsēji) un barības objektu optimālā izmēra (3 izmēru klases). Rezultātā iegūtas 4 ģildes (3.11. attēls).

Primāri zooplanktons izdalīts pēc to barošanās tipa, izceļot plēsējus, herbivorus jeb augēdājus un omnivorus jeb visēdājus. Rīgas līcī sastopamie herbivori ir maza izmēra ($<500\mu\text{m}$) filtrētāji un apvieno gan holoplanktoniskus, gan meroplanktoniskus (bentisko organismu kāpuru stadijas) organismus. Savukārt omnivorie organismi izdalīti divās grupās (OCr un OMix), pamatojoties uz to barošanās stratēģiju. OCr ģilde apvieno obligātos aktīvos meklētājus (*cruisers*), bet OMix ģilde ietver organismus, kuri spēj pielāgot barošanās stratēģiju no filtrēšanas straumes veidošanas uz aktīvo meklēšanu.



3.10. attēls. *Barības ķēdes izveides testēšanā izmantotā datu bāze. Dati ievākti 101A stacijā 2017. gadā. DOC – detrits+DOC (DOC = TOC – planktona biomasa gC m⁻²; TOC noteikts Evident projekta ietvaros LU); fito – fitoplanktona biomasa (LHEI dati); zoo – zooplanktona biomasa (>100 μm; LHEI dati); reņģes biomasa – nārstojošo reņģu biomasa 2017. gada pavasarī un 0+ reņģu skaits (ICES WGBFAS atskaite 2018), kas pārēķināti uz gC m⁻² pēc Arrhenius&Hansson (1996), ņemot vērā norādīto reņģu kāpura sezonālās īpatnības svarā (jan-jūl: svars 0g; jūl-aug vidus: 0.57 g ind⁻¹; aug vidus – sep: 1.4 g ind⁻¹; okt: 2.4 g ind (pieņemot, ka C pieaugušai reņģei 0.1, reņģu kāpuram 0.05 no svara g; Arhenius&Hansson 1996) un sezonālos mirstības koeficientus, kā arī Rīgas līča laukumu (16330 km²; Kotta et al. 2008). Uz X-ass attēlota katra paraugošanas reize. Vertikālās raustītās līnijas atdala sezonāli atšķirīgos periodus: I – fitoplanktona masveida savairošanās pavasarī; II – secīgā zooplanktona savairošanās vasaras sākumā, kad nav izteiktas reņģu plēsonības; III – vasaras otrā puse un rudens sākums, periods ar izteiktu reņģu plēsonību.*

Barības tīkla plūsmas aprēķinātas izmantojot 'fluxweb' paku, kurā integrētais princips aprakstīts Gauzens et al. (2018). Īsumā, katram taksonam definēta sastādītā biomasa (gC m⁻²), organisma izmērs (gC ind⁻¹), organisma efektivitāte (definēta pēc Gauzens et al. (2018): detritam = 0.158; autotrofiem organismiem = 0.545; heterotrofiem = 0.906; mikotrofiem = (0.906+0.545)/2) un organisma metabolisma zudumi (zudumi = 0.71(org. izmērs [gC ind⁻¹])²). Aprēķins veikts izmantojot datus sugu/ģints/cita pēc iespējas zemākā taksonomiskajā līmenī. Analīzes procesā taksoni tika sagrupēti attiecīgās ģildēs un aprēķināta vidējā vērtība katrai grupai. Tālākā analīze veikta, izmantojot ģilžu aprēķinātās vidējās vērtības.



3.11. attēls. Zooplanktona taksoni sadalīti ģildēs pēc klāstera metodes (Govera distance), grupējot pēc barošanā tipa un veida, organisma izmēra, barības objektu vidējā lieluma. Cycl – cuklopoīdie kopepodīti; Cerc – *Cercopagis pengoi*; Limn – *Limnocalanus macrurus*; Bos – *Bosmina sp.*; Poly – *Polychaeta* kāpuri; Biv – *Bivalvia* kāpuri; Amph – *Amphibalanus* kāpuri; KerCruc – *Keratella cruciformis*; KerCoch – *Keratella cochlearis*; KerQua – *Keratella quadrata*; Eury – *Eurytemora sp.*; CycN – ciklopoīdo kopepodu naupliji; CalN – kalanoīdo kopepodu naupliji; SySpp – *Synchaeta spp.*; SyBal – *Synchaeta baltica*; Tem – *Temora longicornis*; Pleo – *Pleopis polyphemoides*; AcLon – *Acartia longiremis*; Evad – *Evadne sp.*; AcSpp – *Acartia sp.*

Analizētajā 2017. gadā Rīgas līcī bija novērojama tipiska pelagiskās sabiedrības dinamika (3.10. attēls). Pavasarī novērojams fitoplanktona maksimums, kam seko strauja zooplanktona savairošanās. Vasarā fitoplanktona un zooplanktona biomasa salīdzinoši zemāka nekā pavasarī, izņemot jūliju, kad novērojams atkārtots fitoplanktona biomasa pieaugums. Reņģu kāpuri barošanos ar zooplanktonu uzsāk vasaras vidū, kad strauji sāk palielināt savu individuālo masu.

3.2.5.2. Barības tīklu raksturojošie lielumi

Literatūras izpētes rezultātā apkopoti barības tīklu raksturojošie lielumi (3.4. tabula). Pēc būtības barības tīkls tiek sadalīts divos pamatelementos – mezglos ('nodes'), kas atspoguļo biomasu konkrētā ģildē un savienojumos ('edges'; 'links'), kas norāda plūsmas starp mezgliem. Mezglu (n) un savienojumu (L) kopējais skaits ir pamata raksturlielumi, lai novērtētu barības ķēdes sarežģītību un dimensijas (Landi et al. 2018 un tur minētās atsaucēs).

3.4. tabula. Barības tīklu raksturojošie lielumi, to apraksts un aprēķinam imantotā R funkcija

saīsinājums	nosaukums	apraksts	R funkcija
n	mezglu (<i>nodes</i>) skaits	barības tīkla elementu skaits	enaR::enaStructure
L	savienojumu (<i>edges</i>) skaits	savienojumu kopskaits starp visiem barības tīkla elementiem	enaR::enaStructure
C	tīkla sasaiste (<i>connectance, connectivity, connectedness</i>)	proporcija no visiem iespējamajiem savienojumiem, kas ir savienoti. $C = L/n^2$	enaR::enaStructure
LD	savienojumu blīvums (<i>link density</i>)	vidējais savienojumu skaits uz vienu elementu. $LD = L/n$	enaR::enaStructure
rob	stabilitāte (<i>robustness</i>)	aprēķināta pēc Fath (2014)	enaR::enaAscendency
maxTL	maksimālais barības tīkla trofijas līmenis	top-plēsēja trofijas līmenis	max(NetIndices::TrophInd)

3.2.5.3. Tīkla sasaiste

Tīkla sasaiste (C) ir bieži lietots barības ķēdi raksturojošs indekss (Landi et al. 2018 un tur minētās atsauces). Tas liecina par to, cik cieši visi mezglu elementi ir savstarpēji vienoti, norādot proporciju starp reālajiem savienojumiem un visiem iespējamajiem savienojumiem. Vidēji empīriskie dati rāda, ka ekoloģiskie barības tīkli kopumā uzrāda zemu sasaisti starp elementiem (~0.11 jeb 11%; Landi et al. 2018 un tur minētās atsauces). Pēc plaši zināmās MacArthur (1955) 'complexity-stability' teorijas, kā arī citām publikācijām (Elton 1958; Odum 1953), parametru *n*, *L* un *C* pieaugums ir tieši saistīts ar barības tīkla stabilitātes pieaugumu. Tiesa, šī sakarība tika apšaubīta, izmantojot matemātiskos modeļus meta-ekosistēmām (May 1972, 1973; Goodman 1975). Gravel ar kolēģiem (Gravel et al. 2016) apvienoja abas pret-teorijas un pierādīja, ka barības ķēdes stabilitāte nepieaug lineāri ar *n*, *L* un *C* indeksiem, bet veido parabolisku saistību, norādot, ka gan zema, gan augsta barības ķēdes sarežģītība (attieciņi maz un daudz elementu vai vāji un pilnīgi saistītas sistēmas) liecina par tās nestabilitāti.

3.2.5.4. Savienojumu blīvums

Savienojumu blīvums (LD) raksturo vidējo savienojumu skaitu uz vienu mezglu, kas atļauj novērtēt, vai barības ķēdē dominē taksoni-speciālisti (maz savienojumu uz vienu mezglu) vai taksoni-ģenerālisti (daudz savienojumu uz vienu mezglu) (Montoya et al. 2006). Barības ķēdes, kurās dominē ģenerālisti, ir stabilākas, jo pamatelementi spēj adaptēties izmaiņām, tā kā tie nav cieši piesaistīti konkrētam barības objektam, tomēr speciālisti ir efektīvāki enerģijas pārnēsē un rada mazākus zudumus, līdz ar to veidojot vienkāršākas (īsākas) un efektīvākas barības ķēdes (Montoya et al. 2006).

3.2.5.5. *Stabilitāte*

Stabilitātes indekss (*rob*; rēķināts pēc [Fath \(2014\)](#)) ņem vērā sistēmas sakārtotības pakāpi un tās ietekmes uz sistēmas stabilitāti. Sakārtotības pakāpe svārstās no 0-1, un tā raksturo sistēmas pilnīgumu. Respektīvi, ja tā ir 1, tad starp barības tīkla katra trofijas līmeņa elementiem ir tikai viens iespējams ceļš enerģijas pārnesei (sistēma ir vienkārša). Savukārt, jo tā tuvāka 0, jo sistēma ir sarežģītāka, ar vairākiem alternatīviem enerģijas pārnesei ceļiem. Ļoti vienkārša sistēma ir visefektīvākā, jo zudumi enerģijas pārnesei ir minimāli. Ar katru papildus elementu un enerģijas pārnesei tiek zaudēta ~90% enerģija ([Lindeman's Law](#); [Lindeman 1942](#)). Savukārt sistēma, kas maksimāli daudz aizpilda vides telpu un sasniedz maksimālo teorētiski atbalstāmo elementu skaitu, ir izturīga pret dažāda veida izmaiņām, jo ietver vairākas alternatīvas enerģijas pārnesei iespējas. Tomēr šāds tīkls zaudē daudz enerģijas uz visām plūsmām kopumā, rezultējoties samazinātā efektivitātē. [Fath \(2014\)](#) uzsver, ka barības ķēdes ilgtermiņā ir noturīgas, ja atrodas līdzsvarā starp vienkāršumu un efektivitāti. Barības tīkls ir efektīvāks, ja tas sastāv no pēc iespējas mazāk elementiem, bet sarežģītības mazināšanās (elementu, līdz ar to savienojumu samazināšanās) rezultējas vājā noturībā pret dažāda veida ietekmēm, jo nav alternatīvo ceļu enerģijas pārnesei. Abos gadījumos, gan, ja samazinās efektivitāte, gan, ja samazinās sarežģītība, stabilitātes indekss samazinās jeb tiecas uz nulli.

3.2.5.6. *Barības tīkla garums*

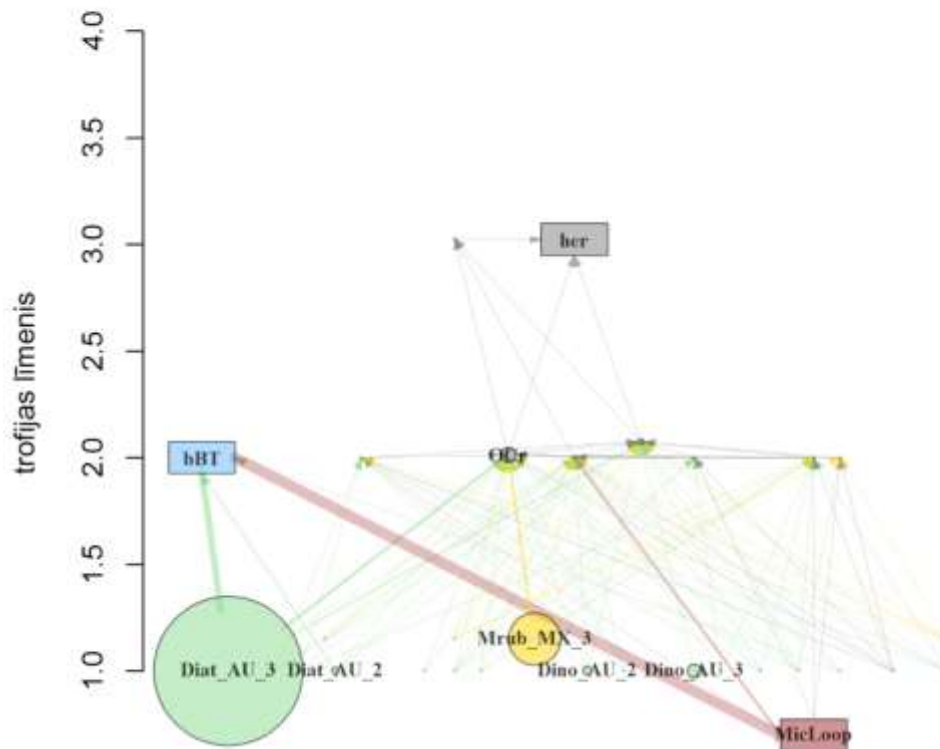
Barības tīkla garums jeb maksimālais trofiskais līmenis (*maxTL*) atspoguļo, starp cik trofijas līmeņiem ir jāpārnes enerģija, lai pirmprodukcija sasniegtu gala patērētāju. *maxTL* ir uzskatīts par fundamentālu ekosistēmas pazīmi ([Zander & Fetzer 2007](#) un tur minētās atsauces), kas apraksta barības ķēdes dinamiku, liecina par bioķīmisko vielu pārnesei un ekosistēmas stāvokli, kā arī tā funkciju kvalitāti kopumā. Jūras un okeānu ekosistēmās *maxTL* ir ap 3.9 un tas neizrāda mainību starp reģioniem ar atšķirīgiem platuma grādiem. Ezeru ekosistēmu *maxTL* variē no 3.5 līdz 4.5 atkarībā no platuma grādiem (palielinoties virzienā uz poliem). Šīs vērtības attiecas uz pelagisko barības ķēdi ūdeņos, neietverot zīdītājus (tai skaitā cilvēku) un putnus.

3.2.6. *Rīgas līča pelagiskais barības tīkls*

3.2.6.1. *Sezonālā dinamika un nozīmīgākie elementi*

Rīgas līča pelagiskais barības tīkls (pBT) ir sezonāli mainīgs ([3.12-3.14. attēls](#)), tāpēc pētījuma periods tika sadalīts trīs funkcionāli atšķirīgos posmos: I) pavasara fitoplanktona savairošanās (9.-20. gada nedēļa), II) pavasara beigās/vasaras pirmā puse, kad vēl nav novērojama izteikta reņģu un reņģu mazuļu barošana (21.-26. gada nedēļā) un III) vasaras otrā puse/rudens sākums, kad novērojama izteikta reņģes plēsonība (27.-37. gada nedēļa).

I: pavasara fitoplanktona savairošanās

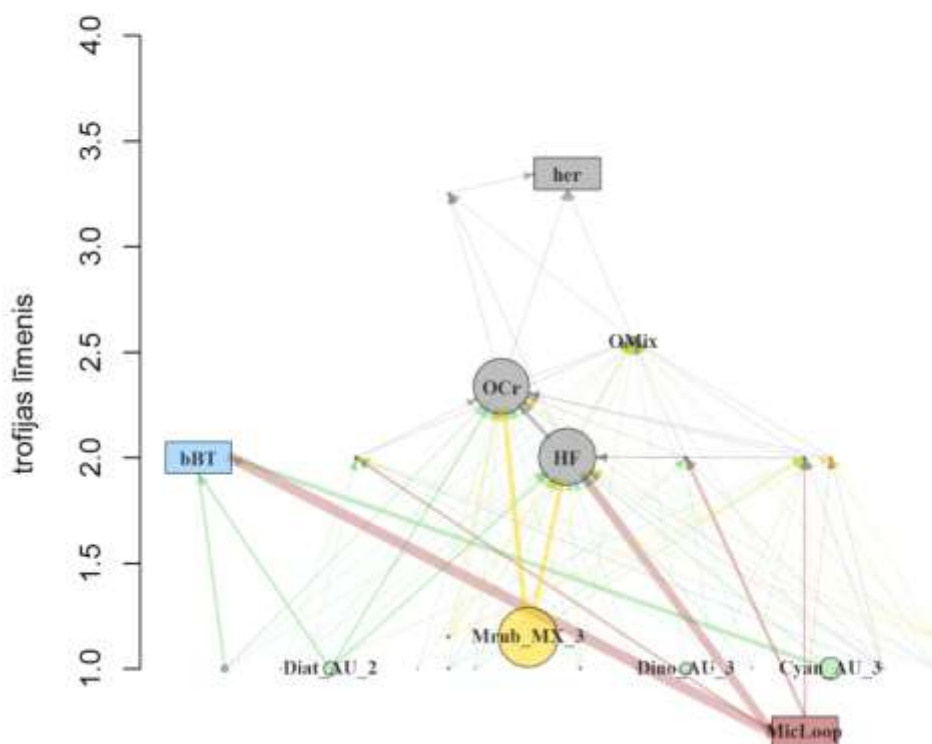


3.12. attēls. Rīgas līča barības ķēdes plūsmas 2017. gadā 101A stacijā, fitoplanktona pavasara savairošanās laikā. Plūsmas aprēķinātas izmantojot 'fluxweb' paku R-programmas vidē. DOC = detrīts + DOC; bBT – bentiskais barības tīkls; fitoplanktona grupu nosaukumu sastāda taksona (klases, izņemot Chlorophyta, kas ir apkopoti nodalījuma līmenī) pirmie četri burti, trofija (autotrofs, miksotrofs, heterotrofs), izmēru klase (1,2,3). Zaļš – autotrofs organisms; dzeltens – miksotrofs; pelēks – heterotrofs. Ar apli atzīmēti mainīgie, kas noteikti pētījumā – planktonisko taksonu ģildes; ar četrstūri aprēķinātie/netieši mērītie parametri. Y-ass norāda katras ģildes trofiskā līmeņa vērtību aprēķinātu pēc plūsmas matricas, izmantojot 'NetIndices' pakas TrophInd() funkciju. Miksotrofiem organismiem piedēvēta 1. trofijas pakāpe, bet attēloti nedaudz augstāk. Plūsmas ir attēlotas proporcionāli tās lielumam. Turpmākie norādījumi attiecas uz tieši analizētajiem mainīgajiem – planktonisko taksonu ģildēm: apļa izmērs atspoguļo procentuālo sadalījumu starp planktoniskajām ģildēm (neņemot vērā DOC, bBT, reņģu un reņģu kāpuru sastādīto oglekļa masu); tīklā ar melnas krāsas nosaukumu attēlotas ģildes, kuru biomasa sastāda vairāk par 2.5% kopējās planktonisko ģilžu oglekļa masas.

Galvenie oglekļa asimilētāji pavasarī Rīgas līcī 101A stacijā ir liela izmēra diatomas (Diat_AU_3) un miksotrofais ciliāts *Mesodinium rubrum* (Mrub_MX_3). MicLoop, kas lielā mērā ietver allohtono izšķīdušos organiskos oglekļa savienojumus un detrīta masu, raksturojams kā viens no galvenajiem oglekļa masas avotiem (3.12. attēls), bet tikai maza daļa no tās tiek asimilēta pelagiskajā barības tīklā, lielākoties caur mikrobiālo (MicLoop) barības ķēdi. Arī liela izmēra diatomas pamatā nav viegls barības avots pelagiskajiem konsumentiem izmēra dēļ, kā arī daļa to sugu satur ķīmiskus inhibitorus, kas kavē zooplanktona vairošanos un attīstību (Nejstgaard et al. 2001). Aplēses liecina, ka mezozooplanktons tiešā veidā asimilē 7-10% no pavasara fitoplanktona masveida savairošanās laikā radītās enerģijas, aptuveni tikpat tiek asimilēts vēl caur mikrobiālo ķēdi (Rolff & Elmgren 2000). Tā rezultātā, Diat_AU_3 masveidā grimst, līdzko biogēnu koncentrācija samazinās un ūdens kolona stabilizējas, nodrošinot oglekļa plūsmu bentiskajiem organismiem (Smetacek 1985). Rezultējoši ne MicLoop, ne Diat_AU_3

pavasārī nav cieši saistīti ar pBT enerģijas plūsmām. Līdz ar to, secināms, ka pārējās fitoplanktona grupas (dinoflagelāti un ciliāts *M. rubrum*) nodrošina pamatenerģiju pBT. Īpaši jāizceļ *M. rubrum* (Mrub_MX_3) nozīme, jo tas kā kustīgs mikсотроfs organisms spēj izvēlēties vislabvēlīgākos augšanas apstākļus, kā rezultātā ir otra oglekļa masu bagātākā fitoplanktona grupa pavasara periodā (3.12. attēls).

II: vasara, bez izteiktas reņģu plēsonības

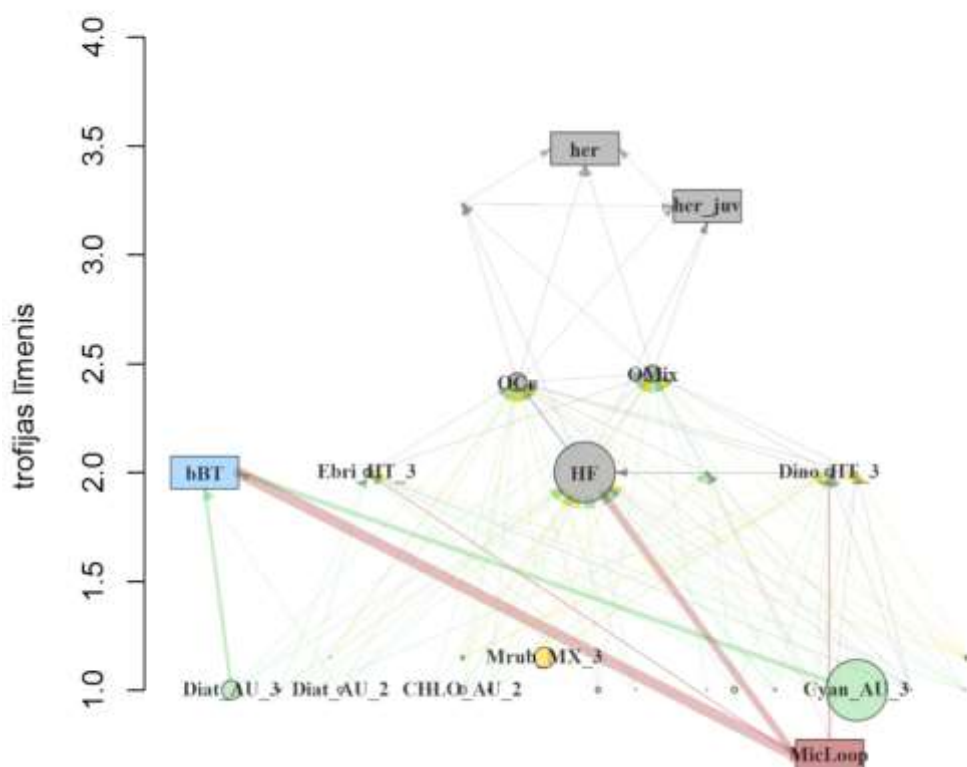


3.13. attēls. Rīgas līča barības ķēdes plūsmas 2017. gadā 101A stacijā, vasaras sākums/vidus, kad nav izteiktas reņģu plēsonības. Plūsmas aprēķinātas izmantojot 'fluxweb' paku R-programmas vidē. DOC = detrīts + DOC; bBT – bentiskais barības tīkls; fitoplanktona grupu nosaukumu sastāda taksona (klases, izņemot Chlorophyta, kas ir apkopoti nodalījuma līmenī) pirmie četri burti, trofija (autotrofs, mikсотроfs, heterotrofs), izmēru klase (1,2,3). Zaļš – autotrofs organisms; dzeltens – mikсотроfs; pelēks – heterotrofs. Ar apli atzīmēti mainīgie, kas noteikti pētījumā – planktonisko taksonu ģildes; ar četrstūri aprēķinātie/netieši mērītie parametri. Y-ass norāda katras ģildes trofiskā līmeņa vērtību aprēķinātu pēc plūsmas matricas, izmantojot 'NetIndices' pakas TrophInd() funkciju. Mikсотроfiem organismiem piedēvēta 1. trofijas pakāpe, bet attēloti nedaudz augstāk. Plūsmas ir attēlotas proporcionāli tās lielumam. Turpmākie norādījumi attiecas uz tieši analizētajiem mainīgajiem – planktonisko taksonu ģildēm: apļa izmērs atspoguļo procentuālo sadalījumu starp planktoniskajām ģildēm (neņemot vērā DOC, bBT, reņģu un reņģu kāpuru sastādīto oglekļa masu); tīklā ar melnas krāsas nosaukumu attēlotas ģildes, kuru biomasa sastāda vairāk par 2.5% kopējās planktonisko ģilžu oglekļa masas.

Vasaras pirmajā pusē palielinās MicLoop kā oglekļa avota nozīme (3.13. attēls), norādot uz pastiprinātu mikrobiālās ķēdes ietekmi. Klasiskajā barības ķēdē kā pamatelements joprojām dominē *M. rubrum* (Mrub_MX_3), bet novērojams arī cianobaktēriju masas pieaugums (3.13. attēls). Lielākoties Rīgas līcī vasaras periodā dominē pavedienvēida cianobaktērijas *Aphanizomenon flosaquae* un *Dolichospermum* ģints sugas. To pavedieni var pārsniegt pat 100 μm izmērus, kas nodrošina

aizsardzību pret zooplanktonu un rezultējas masveida grimšanā, virzot oglekļa masu uz bentāli (Zilius et al. 2016). Arī pBT konsumentī (zooplanktona ģildes OCr un HF) ir uzkrājuši oglekļa masu un izveidojuši nozīmīgu oglekļa avotu augstākiem barības ķēdes posmiem.

III: vasaras beigas/rudens, ar izteiktu reņģu plēsonību



3.14. attēls. Rīgas līča barības ķēdes plūsmas 2017. gadā 101A stacijā, vasaras beigās/rudens, kad novērojama izteikta reņģu plēsonība. Plūsmas aprēķinātas izmantojot 'fluxweb' paku R-programmas vidē. DOC = detrīts + DOC; bBT – bentiskais barības tīkls; fitoplanktona grupu nosaukumu sastāda taksona (klases, izņemot Chlorophyta, kas ir apkopoti nodalījuma līmenī) pirmie četri burti, trofija (autotrofs, miksotrofs, heterotrofs), izmēru klase (1,2,3). Zaļš – autotrofs organisms; dzeltens – miksotrofs; pelēks – heterotrofs. Ar apli atzīmēti mainīgie, kas noteikti pētījumā – planktonisko taksonu ģildes; ar četrstūri aprēķinātie/netieši mērītie parametri. Y-ass norāda katras ģildes trofiskā līmeņa vērtību aprēķinātu pēc plūsmas matricas, izmantojot 'NetIndices' pakas TrophInd() funkciju. Miksotrofiem organismiem piedēvēta 1. trofijas pakāpe, bet attēloti nedaudz augstāk. Plūsmas ir attēlotas proporcionāli tās lielumam. Turpmākie norādījumi attiecas uz tieši analizētajiem mainīgajiem – planktonisko taksonu ģildēm: apla izmērs atspoguļo procentuālo sadalījumu starp planktoniskajām ģildēm (neņemot vērā DOC, bBT, reņģu un reņģu kāpuru sastādīto oglekļa masu); tīklā ar melnas krāsas nosaukumu attēlotas ģildes, kuru biomasa sastāda vairāk par 2.5% kopējās planktonisko ģilžu oglekļa masas.

Reņģu kāpuri aktīvi sāk baroties jūlijā, nodrošinot lejupejošo kontroli uz zooplanktona ģildēm, kas atspoguļojas straujā to biomasas sarukumā III periodā. Savukārt herbivorie filtrētāji spēj uzturēt masu līdzvērtīgu kā II periodā (3.14. attēls), kas iespējams ir viens no iemesliem zemajām fitoplanktona biomasām; arī miksotrofais *M. rubrum* (Mrub_MX_3), kuram ir priekšrocības periodos ar zemām biogēnu vērtībām, nav spējis saglabāt biomasu iepriekšējos apmēros. Vienīgi pavedienveida cianobaktērijas, kas tām labvēlīgos apstākļos (saulainā, mierīgā laikā un pie zemām N:P attiecībām

ūdenī) veido pavedienu sakopojumus (kūlīšus) un, kam nav tieša plēsēja, spēj palielināt masu šajā periodā (Niemi, 1979).

Kopumā III perioda pBT struktūra norāda uz kaskādes efektu Rīgas līča ekosistēmā – palielinoties reņģu plēsonībai un aktivitātei, samazinās liela izmēra zooplanktona organismu spiediens uz mazāka izmēra heterotrofajiem organismiem, kuri savukārt saglabā augstu lejupejošo kontroli uz fitoplanktona kopējo masu. Novērotais ir atbilstošs ekoloģijas teorijai – augstas plēsēja kontroles ietekmē (piem., Vandermeer, 2006; Wangersky, 1978) palielinās iekšsugas (šajā gadījumā iekšgildes) konkurence un mazinās starpsugu (šajā gadījumā starpgilžu) konkurence (Gavina et al., 2018). Šāda kopienas struktūra ir gan bioloģiski, gan funkcionāli daudzveidīgāka, jo vidē ir vairāk līdzvērtīgu elementu (ģilžu), tikai to indivīdi ir mazākā skaitā. Pretēji, zemas plēsēju aktivitātes ietekmē (kā redzams 3.12. un 3.13. attēlā) veidojas atsevišķu oportunistiskāku ģilžu dominance katrā trofiskajā līmenī, nomācot pārējās, tādējādi samazinot kopējo daudzveidību, kā arī potenciāli alternatīvos enerģijas pārnese ceļus un līdz ar to sistēmas stabilitāti.

3.2.6.2. Galvenās enerģijas plūsmas

Kopumā, apskatot Rīgas līča 101A stacijas pBT enerģijas plūsmu rādījumus (3.5. tabula), redzams, ka MicLoop dominē kā enerģijas avots vasaras periodā, savukārt fitoplanktons – pavasarī. Ar katru barības ķēdes elementu virzītā enerģija uz nākamo elementu samazinās aptuveni par 10% (Lindeman's Law; trofiskā efektivitāte; Lindeman 1942).

3.5. tabula. *Pelaģiskā barības tīkla (pBT) enerģijas plūsmas Rīgas līča 101A stacijā 2017. gadā, neietverot plūsmas uz bBT. Visi lielumi norādīti g C m⁻². * - aprēķināts ņemot vērā katra perioda ilgumu. PER. – periods; I – 9.-20. gada nedēļa; II – 21.-26. gada nedēļa; III – 27.-37. gada nedēļa*

PER.	MicLoop →	AU →	MX →	1 → 2TrL	→OCr	→OMix	→CA	→her
I	5.14	7.42	3.23	5.38	8.55	2.16	0.01	0.75
II	179.57	14.62	34.67	200.98	39.98	3.71	0.02	0.73
III	65.47	4.59	2.37	68.03	4.93	2.87	0.10	0.90
gadā*	73.46	7.58	9.68	79.50	13.61	2.86	0.06	0.82

Teorētiski par pamat-enerģijas apmēru pieņemot 3.5. tabulā norādīto (noDOC+noAU+noMX), kas ir 90.72 g C m⁻², tad caur diviem konsumentu posmiem līdz gala konsumentam (reņģe) jānonāk 0.91 g C m⁻², kas ir tuvu aprēķinātajam Rīgas līcī (vidēji 0.82 g C m⁻²; 3.5. tabula). Tomēr, tā kā aprēķinātais lielums ir zemāks par teorētisko, jāsecina, ka kopējā barības ķēdes efektivitāte ir nedaudz samazināta par optimāli iespējamo.

3.2.6.3. Raksturlielumi

Aprēķinātie raksturlielumi uzrāda minimālu sezonālu mainību (3.6. tabula), līdz ar to varētu pieņemt, ka nav būtiski, kurā periodā šie parametri tiek noteikti, pie nosacījuma, ka tiek iekļauti visi tie paši elementi. Kopumā Rīgas līča 101A stacijas dati norāda uz tipisku jūras vides barības ķēdi ar tīkla sasaisti 10-11% (C; 3.6. tabula), kas ir aptuveni globāli vidējais rādītājs (11%; Landi et al. 2018 un tur minētās

atsauces). Tāpat arī apskatītajā pBT dominē sugas ģenerālisti, ko parāda LD koeficients, kas ir lielāks par 3, respektīvi, vidēji katram konsumentam ir vairāk par 3 alternatīviem barības avotiem. Savukārt, Rīgas līča pBT stabilitāte (rob; *3.6. tabula*) atbilst zemākajai robežai, kas empīriski novērota ekoloģiskajos barības tīklos (parasti rob svārstās no 0.3-0.5; [Fath et al. 2014](#)), liecinot par samazinātu efektivitāti, jo tīkla sarežģītība ir augsta (n = 31 un L = 107), kas izslēdz sarežģītības samazināšanās ietekmi uz tīkla stabilitāti.

*3.6. tabula. Rīgas līča 101A pelaģiskā barības tīkla (pBT) raksturojošie lielumi 2017.gadā, neietverot bBT. * - aprēķināts ņemot vērā katra perioda ilgumu*

<i>PERIODS</i>	<i>n</i>	<i>L</i>	<i>C</i>	<i>LD</i>	<i>rob</i>	<i>maxTL</i>
<i>I</i>	31	106	0.10	3.31	0.29	3.03
<i>II</i>	28	96	0.11	3.31	0.29	3.35
<i>III</i>	31	110	0.11	3.44	0.30	3.49
<i>gadā*</i>	31	107	0.10	3.34	0.29	3.33

Samazināta efektivitāte Rīgas līcī var būt kā rezultāts mainīgajiem vides apstākļiem, kas veicina nepieciešamību pielāgoties, līdz ar to patērēt vairāk enerģijas metabolisma līdzsvarošanā. Kā vienu no nozīmīgākajiem vides faktoriem var minēt pastāvīgi zemu sāļumu, kas liek organismiem veltīt vairāk enerģijas osmotiskā līdzsvara noturēšanai ([Snoeijs-Leijonmalm, 2017](#)).

LITERATŪRAS SARAKSTS

- Agawin N.S.R., Duarte C.M., Agusi S., 2000. Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production. *Limnology and Oceanography* 45(3): 591-600
- Arndt H. (1991) On the Importance of Planktonic Protozoans in the Eutrophication Process of the Baltic Sea. *Int. Rev. Hydrobiol.* 76:387-396. DOI: 10.1002/iroh.19910760311
- Arrhenius F. & Hansson S. (1996) Growth and seasonal changes in energy content of young Baltic Sea herring (*Clupea harengus* L.). *ICES Journal of Marine Science*, <https://doi.org/10.1006/jmsc.1996.0100>
- Arula T., Gröger J., Ojaveer H., Simm M. (2014) Shifts in the Spring Herring (*Clupea harengus* membras) Larvae and Related Environment in the Eastern Baltic Sea over the Past 50 Years. *PLoS ONE* 9(3): e91304. DOI:10.1371/journal.pone.0091304
- Azam F., Malfatti F. 2007 Microbial structuring of marine ecosystems. *Nat. Rev. Microbiol* 5: 782-791
- Behrends G., Schneider G. (1995) Impact of *Aurelia aurita* medusae (Cnidaria, Scyphozoa) on the standing stock and community composition of mesozooplankton in the Kiel Bight (western Baltic Sea). *Mar Ecol Prog Ser* 127: 39-45. DOI: 10.3354/meps127039
- Bergström L., Kautsky L., Malm T., Rosenberg R., Wahlberg M., Capetillo N.Å., Wilhelmsson D (2014) Effects of offshore wind farms on marine wildlife – a generalized impact assessment. *Environmental Research Letters* 9:034012. DOI: 10.1088/1748-9326/9/3/034012
- Bergström L., Heikinheimo O., Svirgsden R., Kruze E., Ložys L., Lappalainen A., Saks L., Minde A., Dainys J., Jakubavičiūtė E., Ådjers K., Olsson J. (2016). Long term changes in the status of coastal fish in the Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, Vol. 169, 74-84, ISSN 0272-7714, <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.12.013>
- Bils F., Moyano M., Aberle N., Hufnagel M., Varez-Fernandez S., Peck M.A. (2017) Exploring the microzooplankton-ichthyoplankton link: a combined field and modeling study of Atlantic herring (*Clupea harengus*) in the Irish Sea. *Journal of Plankton Research* 39:147-163. DOI: 10.1093/plankt/fbw074
- Blackburn N., Hagström Å., Wikner J. et al. 1998 Rapid determination of bacterial abundance, biovolume, morphology and growth by network-based image analysis. *Appl. Environ. Microbiol.* 64: 3246–3255
- Borcherding J. (2006). Prey or predator: 0+ perch (*Perca fluviatilis*) in the trade-off between food and shelter. *Environmental Biology of Fishes*, Vol. 77, 87-96, DOI: 10.1007/s10641-006-9057-9
- Borrett S.R., Lau M.K. (2014) enaR: An R package for Ecosystem Network Analysis. *Methods in Ecology and Evolution* 5:1206-1213. DOI: 10.1111/2041-210X.12282
- Borrett S.R., Moody J., Edelman A. (2014) The Rise of Network Ecology: Maps of the topic diversity and scientific collaboration. *Ecological Modelling* 293:111-127. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2014.02.019

- Briekmane L., Ustups D., Berzins V., Plikshs M. (2015). Changes in fish communities in the coastal area of Baltic Sea and Gulf of Riga during last decade. ICES CM 2015/Q:32
- Brun P., Payne M.R., Kiørboe T. (2017) A trait database for marine copepods. *Earth Syst. Sci. Data* 9: 99-113. DOI: 10.5194/essd-9-99-2017
- Bry C. (1996). Role of vegetation in the life cycle of pike. *Pike*, Springer, Netherlands: Vol.45–46. https://doi.org/10.1007/978-94-015-8775-4_3
- Burns T.P. (1989) Lindeman's contradiction and the trophic structure of ecosystems. *Ecology* 70:1355-62. DOI: 10.2307/1938195.
- Byström P., Bergström U., Hjalten A., Ståhl S., Jonsson D., Olsson J. (2015). Declining coastal piscivore populations in the Baltic Sea: Where and when do sticklebacks matter? *Ambio*, Vol.44 (Suppl. 3): S462–S471, <https://doi.org/10.1007/s13280-015-0665-5>
- Caron D.A., Peele E.R., Lim E.L., Dennett M.R. 1999. Picoplankton and nanoplankton and their trophic coupling in surface waters of the Sargasso Sea south Bermuda. *Limnology and Oceanography* 44: 259-272
- Christensen V., Pauly D. (1992) A guide to the Ecopath II software system (version 2.1). ICLARM Software, Manila
- Cloern J. E. (2001). Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine ecology progress series*, Vol.210, 223-253. DOI:10.3354/meps210223
- Csardi G. & Nepusz T. (2006) The igraph software package for complex network research, *InterJournal, Complex Systems* 1695. <http://igraph.org>
- Cummins K.W. (1974) Structure and function of stream ecosystems. *BioScience* 24:631-641. DOI: 10.2307/1296676
- Dame J.K., Christian R.R. (2007) A statistical test of network analysis: Can it detect differences in food web properties? *Ecosystems* 10:906-923
- Dippner J.W., Möller C., Hänninen J. (2012). Regime shifts in North Sea and Baltic Sea: A comparison, *Journal of Marine Systems*, Vol.105–108, 115-122. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2012.07.001>
- Donadi S., Bergström L., Berglund J. M. B., Anette B., Mikkola R., Saarinen A., Bergström U. (2020). Perch and pike recruitment in coastal bays limited by stickleback predation and environmental forcing. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, Vol.246, 107052. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.107052>
- Donali E., Olli K., Heiskanen A.-S., Andersen T. (1999) Carbon flow patterns in the planktonic food web of the Gulf of Riga, the Baltic Sea: a reconstruction by the inverse method. *Journal of Marine Systems* 23:251-268. DOI: 10.1016/S0924-7963(99)00061-5
- Elliot M., Quintino V. (2007) The Estuarine Quality Paradox, Environmental Homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. *Mar Pollut Bull.* 54:640-645. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2007.02.003
- Elmgren R. (1989) Man's impact on the ecosystem of the Baltic Sea: Energy flows today and at the turn of the century. *Ambio* 18:326-332.
- Elton C.S. (1958) *Ecology of invasions by animals and plants*. Chapman and Hall, London

- Engström-Öst., Repka S., Mikkonen M. 2011 Interaction between plankton and cyanobacterium *Anabaena* with focus on salinity, growth and toxin production. *Harmful Algae* 10: 530-535
- Fath B.D. (2015). Quantifying economic and ecological sustainability. *Ocean & Coastal Management*, 108, 13-19. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2014.06.020>
- Fenchel T. 1988. Marine plankton food-chains. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 19-38
- Fields P. A., Graham J. B., Rosenblatt R. H., Somero G. N. (1993). Effects of expected global climate change on marine faunas. *Trends in Ecology & Evolution*, Vol.8(10), 361-367. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90220-J](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90220-J)
- Fogg G.E. 1995. Some comments on picoplankton and its importance in the pelagic ecosystem. *Aquar microb Ecol* 9: 33-39
- Follows M.J., Dutkiewicz S., Grant S., Chisholm S.W. (2007) Emergent Biogeography of Microbial Communities in a Model Ocean. *Science* 315: 1843-1846. DOI: 10.1126/science.1138544
- Fuguroa R. 2016 *Bacterioplankton in the Baltic Sea - Influence of allochthonous organic matter and salinity*. Ecology and Environmental Science, Umeå, ISBN: 978-91-7601-412-7
- Hansen PJ, Fenchel T (2006) The bloom-forming ciliate *Mesodinium rubrum* harbours a single permanent endosymbiont. *Mar Biol Res* 2:169–177
- Gast V. (1985) Bacteria as a food source for microzooplankton in the Schlei Fjord and Baltic Sea with special reference to ciliates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 22: 107-120. DOI: 10.3354/meps022107
- Gauzens B. (2018). fluxweb: Estimate Energy Fluxes in Food Webs. R package version 0.2.0. <https://CRAN.R-project.org/package=fluxweb>
- Goodman D. (1975). The theory of diversity-stability relationships in ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 50(3), 237-266.
- Graeb B. D. S., Mangan M. T., Jolley J. C., Wahl D. H., Dettmers J. M. (2006). Ontogenetic Changes in Prey Preference and Foraging Ability of Yellow Perch: Insights Based on Relative Energetic Return of Prey. *Transactions of the American Fisheries Society*, Vol.135, 1493-1498. <https://doi.org/10.1577/T05-063.1>
- Gravel D., Massol F., Leibold, M.A. (2016). Stability and complexity in model meta-ecosystems. *Nat. Commun.* 7:12457. <https://doi.org/10.1038/ncomms12457>
- Halpern B., Walbridge S., Selkoe K.A., Kappel C.V., Micheli F., D'Agrosa C., Bruno J.F., Casey K.S., Ebert C., Fox H.E., Fujita R., Heinemann D., Lenihan H.S., Madin E.M.P., Perry M., Selig E.R., Spalding M., Steneck R., Watson R. (2008) A global map of human impact on marine ecosystems. *Science* 319:948-952. DOI: 10.1126/science.1149345
- Hansen B., Bjornsen P.K., Hansen P.J. (1994) The size ratio between planktonic predators and their prey. *Limnology and Oceanography* 39: 395-403. DOI: 10.4319/lo.1994.39.2.0395
- Hansson S. (1985). Local growth differences in perch (*Perca fluviatilis* L.) in a Baltic archipelago. *Hydrobiologia*, Vol.121, 3–10. <https://doi.org/10.1007/BF00035223>
- Hansson S. (1987). Effects of pulp and paper mill effluents on coastal fish communities. *Ambio*, Vol.16, 344–348. <https://www.jstor.org/stable/4313398>

- Harley C. D., Randall Hughes A., Hultgren K. M., Miner B. G., Sorte C. J., Thornber C. S., Rodriguez L. F., Tomanek L., Williams S. L. (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology letters*, Vol.9(2), 228-241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x>
- Hargraves PE (2002) The ebridian flagellates *Ebria* and *Hermesium*. *Plankton Biol Ecol* 49: 9–16
- Harris G.P. 1986 *Phytoplankton ecology, structure, function and fluctuation*. Chapman and Hall, London
- Harvey C.J., Cox S.P., Essington T.E., Hansson S., Kitchell J.F. (2003) An ecosystem model of food web and fisheries interactions in the Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science* 60:939-950. DOI: 10.1016/S1054-3139(9)00098-5
- HELCOM (2009) Eutrophication in the Baltic Sea – An integrated thematic assessment of the effects of nutrient enrichment and eutrophication in the Baltic Sea region. *Balt. Sea Environ. Proc. No. 115B*.
- HELCOM (2017) COMBINE manual.
- HELCOM (2018) Abundance of coastal fish key species. HELCOM core indicator report. ISSN 2343-2543
- Helenius L.K., Sainz E. (2017) Feeding behaviour of the nauplii of the marine calanoid copepod *Paracartia grani* Sars: Functional response, prey size spectrum, and effects of the presence of alternative prey. *PLoS ONE* 12(3): e0172902. DOI: 10.1371/journal.pone.0172902
- Hobbie J., E., Daley R., L., Jasper S. 1977 Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *App. Environ. Microbiol.* 33: 1225-1228
- Horn S., de la Vega C., Asmus R., Schwemmer P., Enners L., Garthe S., Binder K., Asmus H. (2017) Interaction between birds and macrofauna within food webs of six intertidal habitats of the Wadden Sea. *PLoS ONE* 12(5): e0176381. DOI: 10.1371/journal.pone.0176381
- ICES (2018) Baltic Fisheries Assessment Working Group (WGBFAS), 6–13 April 2018, ICES HQ, Copenhagen, Denmark. 748 pp.
- ICES WGBFAS, 2018.
<http://www.ices.dk/sites/pub/Publication%20Reports/Expert%20Group%20Report/acom/2018/WGBFAS/01%20WGBFAS%20Report%202018.pdf>
- Janßen H., Augustin C.B., Hinrichsen H.H., Kube S. (2013) Impact of secondary substrate on the distribution and abundance of *Aurelia aurita* in the western Baltic Sea. *Marine Pollution Bulletin* 75:224-234. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2013.07.027
- Johansson M., Gorokhova E., Larsson U. (2004) Annual variability in ciliate community structure, potential prey and predators in the open northern Baltic Sea. *Journal of Plankton Research* 26: 67-80. DOI: 10.1093/plankt/fbg115
- Johnson MD, Oldach D, Delwiche CF, Stoecker DK (2007) Retention of transcriptionally active cryptophyte nuclei by the ciliate *Myrionecta rubra*. *Nature* 445:426–428
- Johnson MD, Beaudoin DJ, Laza-Martinez A, Dyhrman ST, Fensin E, Lin S, Mercuri A, Nagai S, Pompeu M, Setälä O and Stoecker DK (2016) The Genetic Diversity of *Mesodinium* and Associated Cryptophytes. *Front. Microbiol.* 7:2017. doi: 10.3389/fmicb.2016.02017

- Johnson MD, Stoecker DK (2005) Role of feeding in growth and photophysiology of *Myrionecta rubra*. *Aquat Microb Ecol* 39:303–312
- Kiljunen M., Peltonen H., Lehtiniemi M., Uusitalo L., Sinisalo T., Norkko J., Kunnasranta M., Torniainen K., Rissanen A.J., Karjalainen J. (2020). Benthic-pelagic coupling and trophic relationships in northern Baltic Sea food webs. *Limnology and Oceanography*, Vol.65(8), 1706-1722. <https://doi.org/10.1002/lno.11413>
- Kjørboe T. (2008) *A Mechanistic Approach to Plankton Ecology*. Princeton: Princeton University Press. 209 pp.
- Kjørboe T. (2011) How zooplankton feed: Mechanisms, traits and trade-offs. *Biological Reviews* 86:311-339. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2010.00148.x
- Kirchman, D.L. 2008. *Microbial Ecology of the Oceans*. 2 edition. Kirchman, D.L. (ed). John Wiley & Sons. New Jersey, USA
- Kivi K., Setälä (1995) Simultaneous measurements of food particle selection and clearance rates of planktonic oligotrich ciliates (Ciliophora: Oligotrichina). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 119:125-137. DOI: 10.3354/meps119125
- Kivi K., Kuosa H., Tanskanen D., 1996. An experimental study on the role of crustacean and microprotozoan grazers in the planktonic food web. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 136: 59–68. DOI: 10.3354/meps136059
- Klais R., Tamminen T., Kremp A., Spilling K. An B.W., Hajdu S., Olli K. 2013 Spring phytoplankton communities shaped by interannual weather variability and dispersal limitation: Mechanisms of climate change effects on key coastal primary producers. *Limnol Oceanogr* 58(2): 753-762
- Kones J.K., Soetaert K., van Oevelen D., Owino J.O. (2009) Are network indices robust indicators of food web functioning? A Monte Carlo approach. *Ecological Modelling* 220: 370-382. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2008.10.012
- Kreitzberg E.S., Arrieta J.M., Duarte C.M. 2010 Temperature and phosphorus-regulating carbon flux through bacteria in coastal marine systems. *Aquat Microb Ecol* 58: 141-151
- Kuosa. H. 1988. Occurrence of autotrophic picoplankton along an open sea -inner archipelago gradient in the Gulf of Finland, Baltic Sea. *Ophelia* 28: 85-93
- Kuosa, H., 1990. Protozoa grazing on pico- and nanophytoplankton in the northern Baltic Sea: direct evidence from epifluorescence microscopy. *Arch. Hydrobiol.* 119: 257–265.
- Kuosa, H. 1991. Picoplankton algae in the northern Baltic Sea: seasonal dynamics and flagellate grazing. *Mar Ecol Prog Ser* 73: 269-276
- Lau M.K., Borrett S.R., Hines D.E., Singh P. (2020). *enaR: Tools for Ecological Network Analysis*. R package version 3.0.4. <https://github.com/SEELab/enaR>
- Landi P., Minoarivelo H.O., Brännström Å. et al. (2018). Complexity and stability of ecological networks: a review of the theory. *Popul Ecol* 60, 319–345. <https://doi.org/10.1007/s10144-018-0628-3>
- Laamanen M. 1996. Cyanoprokaryotes in the Baltic Sea ice and winter plankton. *Algological Studies* 83: 423–433.

- Lappalainen A., Rask M., Koponen H., Vesala S. 2001. Relative abundance, diet and growth of perch (*Perca fluviatilis*) and roach (*Rutilus rutilus*) at Tvärminne, northern Baltic Sea, in 1975 and 1997: responses to eutrophication? *Boreal Environment Research*, Vol.6: 107–118. ISSN 1239-6095; e-ISSN 1797-2469
- Lehtimäki J., Moisander P., Sivonen K., Kononen K., 1997 Growth, nitrogen fixation and nodularin production by two Baltic Sea cyanobacteria. *Appl Environ Microbiol* 63(5): 1647-1656
- Lehtiniemi M., Engström-Öst J., Viitasalo M. (2005). Turbidity decreases anti-predator behaviour in pike larvae, *Esox lucius*. *Environmental Biology of Fishes*, Vol.73, 1–8. DOI:10.1007/s10641-004-5568-4
- Lindh M.V., Pinhassi J. 2018 Sensitivity of Bacterioplankton to Environmental Disturbance: A Review of Baltic Sea Field Studies and Experiments. *Front Mar Sci*. 5:361. doi: 10.3389/fmars.2018.00361
- Lindeman R.L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23:399-418. DOI: 10.2307/1930126
- 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: 46-53. doi: 10.1016/j.oceano.2015.09.001
- Ljunggren L., Sandström A., Bergström U., Mattila J., Lappalainen A., Johansson G., Sundblad G., Casini M., Kaljuste O., and Eriksson B. K. (2010). Recruitment failure of coastal predatory fish in the Baltic Sea coincident with an offshore ecosystem regime shift. *ICES Journal of Marine Science*, Vol.67: 1587–1595. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq109>
- Loick-Wilde N., Fernández-Urruzola I., Eglite E., Liskow I., Nausch M., Schulz-Bull D., Wodarg D., Wasmund N., Mohrholz V. (2019) Stratification, nitrogen fixation, and cyanobacterial bloom stage regulate the planktonic food web structure. *Glob Change Biol*. 00:1-17. DOI: 10.1111/gcb.14546
- Lotze H. K., Lenihan H. S., Bourque B. J., Bradbury R. H., Cooke R. G., Kay M. C., Kidwell S.M., Kirby M.X., Peterson C.H., Jackson J. B. (2006). Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science*, Vol.312(5781), 1806-1809. <https://doi.org/10.1126/science.1128035>
- Odum E.P. (1953). *Fundamentals of ecology*. Saunders, Philadelphia
- MacArthur R. (1955). Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *ecology*, 36(3), 533-536. <https://www.jstor.org/stable/1929601>
- MacKenzie, B.R., Ojaveer, H. (2018) Evidence from the past: exploitation as cause of commercial extinction of autumn-spawning herring in the Gulf of Riga, Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, DOI:10.1093/icesjms/fsy028.
- Mazur-Marzec H., Zeglinska L., Plinski M. 2005 The effect of salinity on the growth, toxin production and morphology of *Nodularia spumigena* isolated from the gulf of Gdansk. *Southern Baltic Sea. J Appl Phycol* 17: 171-179
- Mustamäki N., Cederberg J., Matilla J. (2014). Diet, stable isotopes and morphology of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) in littoral and pelagic habitats in the northern Baltic Proper. *Environmental Biology of Fishes*, Vol.97, 675–689. <https://doi.org/10.1007/s10641-013-0169-8>
- May R.M. (1972). Will a large complex system be stable?. *Nature*, 238(5364), 413-414. <https://doi.org/10.1038/238413a0>
- May R.M. (1973). *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press, Princeton

- Meunier C.L., Liess A., Andersson A., Brugel S., Paczkowska J., Rahman H., Skoglund B., Rowe O.F. (2017) Allochthonous carbon is a major driver of the microbial food web – A mesocosm study simulating elevated terrestrial matter runoff. *Marine environmental research* 129: 236-244. DOI: 10.1016/j.marenvres.2017.06.008
- Mironova E.I., Telesh I.V., Skarlato S.O. (2008) Biodiversity of microzooplankton (ciliates and rotifers) in the Baltic Sea. 2008 IEEE/OES US/EU-Baltic International Symposium. DOI: 10.1109/BALTIC.2008.4625505
- Mironova E.I., Telesh I.V., Skarlato S.O. (2009) Planktonic Ciliates of the Baltic Sea. *Inland Water Biology* 2:13-24. DOI: 10.1134/S1995082909010039
- Montoya J.M., Pimm S.L. Solé R.V. (2006). Ecological networks and their fragility. *Nature*, 442(7100), 259-264. <https://doi.org/10.1038/nature04927>
- Niquil N., Baeta A., Marques J.C., Chaalali A., Lobry J., Patrício J. (2014) Reaction of an estuarine food web to disturbance: Lindeman's perspective. *Mar Ecol Prog Ser* 512:141-154. DOI: 10.3354/meps10885
- Niemi Å. 1979 Blue-green algal blooms and N:P ratio in the Baltic Sea. *Acta Bot Fennica* 110:57-61
- Nejstgaard J.C., Hygum B.H., Naustvoll L.J., Båmstedt, U. (2001). Zooplankton growth, diet and reproductive success compared in simultaneous diatom-and flagellate-microzooplankton-dominated plankton blooms. *Marine Ecology Progress Series*, 221, 77-91.
- Ojaveer E. (2017) .Life in the Baltic Sea. - Ecosystems and Living Resources of the Baltic Sea. pp. 49-208. DOI: 10.1007/978-3-319-53010-9_3
- 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 Plank Res* 18(9): 1587-1604
- Olsson J. (2019). Past and current trends of coastal predatory fish in the Baltic Sea with a focus on perch, pike, and pikeperch. *Fishes*, Vol. 4(1), 7. <https://doi.org/10.3390/fishes4010007>
- Österblom H., Hansson S., Larsson U, Hjerne O., Wulff F., Elmgren R., Folke C. (2007) Human-induced Trophic Cascades and Ecological Regime Shifts in the Baltic Sea. *Ecosystems*, Vol. 10, 877–889. <https://doi.org/10.1007/s10021-007-9069-0>
- Paczkowska J 2016 Phytoplankton drivers in a marine systems influenced by allochthonous organic matter – the Baltic Sea. Department of Ecology and Environmental Science, Umeå, Doctoral thesis, ISBN 978-91-7601-571-1
- Paerl H.W., Paul V.J. 2012 Climate change: Links to global expansion of harmful cyanobacteria. *Water Research* 46:1349-1363
- Pauly D., Christensen V., Dalsgaard J., Froese R., Torres Jr, F. (1998). Fishing down marine food webs. *Science*, Vol.279(5352), 860-863. <https://doi.org/10.1126/science.279.5352.860>
- Pecuchet L., Blanchet M.A., Frainer A., Husson B., Jørgensen L.L., Kortsch, S., Primicerio, R. (2020). Novel feeding interactions amplify the impact of species redistribution on an Arctic food web. *Global Change Biology*. <https://doi.org/10.1111/gcb.15196>
- Porter K., Freig Y., S. 1980 The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.* 25: 943-948
- Plikšs M., Aleksejevs Ē. (1998). *Zivis. Gandrs*. 304 lpp.

- Prowe A.E.F., Visser A.W., Andersen K.H., Chiba S., Kiørboe T. (2018) Biogeography of zooplankton feeding strategy. *Limnology and Oceanography* 9999: 1-18. DOI: 10.1002/lno.11067
- Putnis, I., B. Müller-Karulis & G. Kornilovs, 2011. Changes in the reproductive success of the Gulf of Riga herring. ICES C.M./H:13.
[https://www.bior.lv/sites/default/files/publikacijas/174_H1311_1.pdf]
- Ramirez-Romero E., Molinero J.C., Paulsen M., Javidpour J., Clemmesen C., Sommer U. (2018) Quantifying top-down control and ecological traits of the scyphozoan *Aurelia aurita* through a dynamic plankton model. *Journal of Plankton Research* 40:678-692. DOI: 10.1093/plankt/fby041
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rolff C., Elmgren R. (2000). Use of riverine organic matter in plankton food webs of the Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 197, 81-101.
- Samuelsson K., Berglund J., Haecky P., Andersson A. 2002 Structural changes in an aquatic microbial food web caused by inorganic nutrient addition. *Aquat Microb Ecol* 29: 29-38
- Sandberg J, Andersson A, Johansson S, Wikner J 2004 Pelagic food web structure and carbon budget in the northern Baltic Sea: potential importance of terrigenous carbon. *Mar Ecol Prog Ser* 268: 13-29
- Sandström A., Karås P. (2002). Effects of eutrophication on young-of-the-year freshwater fish communities in coastal areas of the Baltic. *Environmental Biology of Fishes*, Vol.63, 89–101.
<https://doi.org/10.1023/A:1013828304074>
- Setälä O., Kivi K. 2003 Planktonic ciliates in the Baltic Sea in summer: distribution, species association and estimated grazing impact. *Aquat Microb Ecol* 32:287-297
- Sherr E.B., Sherr B.F. 2002 Significance of predation by protists in aquatic microbial food webs. *Antonie Van Leeuwenhoek* 81: 293-308
- Simberloff D., Dayan T. 1991 The Guild Concept and the Structure of Ecological Communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22:115-43. DOI: 10.1146/annurev.es.22.110191.000555
- Sokołowski A., Brulińska D., Olenycz M., Wołowicz M. (2016) Does temperature and salinity limit asexual reproduction of *Aurelia aurita* polyps (Cnidaria: Scyphozoa) in the Gulf of Gdańsk (southern Baltic Sea)? An experimental study. *Hydrobiologia* 773:49-62. DOI: 10.1007/s10750-016-2678-x
- Sommer u. 1994 Are marine diatoms favored by high Si:N ratios? *Mar Ecol Prog Ser* 115:309-315
- Smetacek V.S. (1985). Role of sinking in diatom life-history cycles: ecological, evolutionary and geological significance. *Marine biology*, 84(3), 239-251.
- Smith M, Hansen PJ (2007) Interaction between *Mesodinium rubrum* and its prey: importance of prey concentration, irradiance and pH. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 338, 61–70
- Snoeijs-Leijonmalm P. (2017) Patterns of biodiversity. In: Eds. Snoeijs-Leijonmalm P et al. *Biological Oceanography of the Baltic Sea*. Springer Netherlands. pp 23-84
- Snickars M., Weigel B., Bonsdorff E. (2015). Impact of eutrophication and climate change on fish and zoobenthos in coastal waters of the Baltic Sea. *Marine Biology*, Vol.162, 141–151.
<https://doi.org/10.1007/s00227-014-2579-3>

- Stal L.J., Staal M., Villbrandt M. 1999. Nutrient control of cyanobacteria blooms in the Baltic Sea. *Aquar microb Ecol* 18:165-173
- Stoecker DK, Johnson MD, de Vargas C, Not F (2009) Acquired phototrophy in aquatic protists. *Aquat Microb Ecol* Vol. 57: 279–310
- Sullivan B.K., Garcia J.R., Klein-MacPhee G. (1994) Prey selection by the scyphomedusan predator *Aurelia aurita*. *Mar. Biol.* 121:335-341. DOI: 10.1007/BF00346742
- Tecchio S., Chaalali A., Raoux A., Rius A.T., Lequesne J., Girardin V., Lassalle G., Cachera M., Rious P., Lobry J., Dauvin J.-D., Niquil N. (2016) Evaluating ecosystem-level anthropogenic impacts in a stressed transitional environment: The case of the Seine estuary. *Ecological Indicators*, 61(2):833--845. DOI: 10.1016/j.ecolind.2015.10.036
- Telesh I., Postel L., Heerkloss R., Mironova E., Skarlato S. (2008) Zooplankton of the Open Baltic Sea: Atlas. BMB Publication No.20. – Meereswiss. Ber., Waremünde, 73:1-251. ISSN 0939-396X
- Thiel R. (1996). The impact of fish predation on the zooplankton community in a Southern Baltic Bay. *Limnologica*, Vol.26 (2): 123-137. ISBN: 0075-9511
- Thingstad T.F. and Lignell R. 1997 Theoretical models for the control of bacterial growth rate, abundance, diversity and carbon demand. *Aquat Microb Ecol* 13:19-27
- Ulanowicz R.E. (1992) Ecosystem health and trophic flow networks. In: Costanza R., Norton B.G., Haskell B.D (eds) *Ecosystem Health: new goals for environmental management*. Island Press, Washington, DC, p.190-225
- Urbatzka R., Beeck P., Van Der Velde G. and Borcherdig J. (2008). Alternative use of food resources causes intra-cohort variation in the size distribution of young-of-the-year perch (*Perca fluviatilis*). *Ecology of Freshwater Fish*, Vol.17, 475–480. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2008.00300.x> ISBN: 1600-0633
- Uttio A., Heiskanen A.-S., Lignell R., Autio R., Pajuniemi R. 1997 Summer dynamics of the coastal planktonic food web in the northern Baltic Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 151:27-41
- Van Oevelen D., Van den Meersche K., Meysman F.J.R., Soetaert K., Middelburg J.J., Vezina A.F. (2010) Quantifying Food Web Flows Using Linear Inverse Models. *Ecosystems* 13, 32-45. DOI: 10.1007/s10021-009-9297-6
- Warren G.J. (1985) Predaceous feeding habits of *Limnocalanus macrurus*, *Journal of Plankton Research* 7:537–552. <https://doi.org/10.1093/plankt/7.4.537>
- Weisse T. 2002. The significance of inter- and intraspecific variation bacterivorous and herbivorous protists. *Antonie Van Leeuwenhoek* 81: 327-341
- Witek M. (1998) Annual Changes of Abundance and Biomass of Planktonic Ciliates in the Gdansk Basin, Southern Baltic. *Int. Rev. Hydrobiol.* 83:163-182. DOI: 10.1002/iroh.19980830207
- Wohlers-Zöllner J., Breithaupt P., Walther K., Jürgens K., Riebesell U. 2011 Temperature and nutrient stoichiometry interactively modulate organic matter cycling in a pelagic algal-bacterial community. *Limnol Oceanogr* 56: 599-610

Wulff A., Karlsberg M., Olofsson M., Torstensson A., Riemann L., Steinhoff F.S., Mohlin M., Ehstrand N., Chierici M. 2018 Ocean acidification and desalination: climate-driven change in a Baltic Sea summer microplanktonic community. *Marine Biology* 165:63

Zander M.J.V & Fetzer W.W. (2007). Global patterns of aquatic food chain length. *Oikos* 116: 1378-1388, 2007 doi: 10.1111/j.2007.0030-1299.16036.x

Zilius M., De Wit R., Bartoli M. (2016) Response of sedimentary processes to cyanobacteria loading. *Journal of Limnology* 75 (2), 236-247 doi: 10.4081/jlimnol.2015.1296