



**Indikatora izveidošana raksturlielumam D4
pēc Jūras stratēģijas pamatdirektīvas prasībām,
izmantojot Rīgas līča pelagiskā barības tīkla enerģijas plūsmu budžetu**

LVAFA PROJEKTA NR. 1-08/191/2020 REZULTĀTI

| *Latvijas Hidroekoloģijas institūts* |



**LATVIJAS
HIDROEKOĻĢIJAS
INSTITŪTS**

Rīga, 2022

Satura rādītājs

Definīcijas	2
Saīsinājumi	2
Ievads	3
Ekoloģiskā aktualitāte	3
Aktualitāte vides politikā	5
Rekomendācijas pelaģiskā barības tīkla novērtēšanai	6
Nozīmīgās funkcionālās ģildes	6
Indikatora koncepts.....	7
Rekomendācijas indikatora attīstībai un ieviešanai	8
Izvērsti projekta rezultāti un metodika	9
Pētījuma vietas apraksts	9
Vides datu sezonālā mainība	10
Pelaģiskā barības tīkla oglekļa plūsmas	15
Iestrādes	15
Iekļautās trofiskās ģildes	16
Definētās barošanās attiecības	17
Sezonālā mainība	17
Barības tīkla raksturlielumi	23
Izmantotā literatūra.....	28

Materiāls tapis ar Latvijas vides aizsardzības fonda atbalstu



Sagatavoja: *Dr. biol.* A. Labuce, *Dr. biol.* A. Ikauniece, *Dr. biol.* I. Jurgensone

Definīcijas

1. Funkcionālā ģilde (trofiskā ģilde) - visi barības ķēdes organismi, kuriem ir līdzīga barības bāze un patērētāji (plēsēji). Tajās var būt iekļautas daudzas sugas, kas barības ķēdē ieņem vienu un to pašu līmeni, neatkarīgi no taksonomiskās piederības.

2. Pelaģiskās barības ķēdes komponentu klasifikācija pēc izmēriem:

- ❖ pikoplanktons 0.2-2 μm – baktērijas, pikofitoplanktons
- ❖ nanoplanktons 2-20 μm – heterotrofie un autotrofie flagelāti (vicaiņi), mazie ciliāti (skropstaiņi)
- ❖ mikroplanktons 20-200 μm – viensūņi (piem., kramaļģes, dinoflagelātaļģes, ciliāti), virpotāji, airkājvēžu kāpuri un jaunākās attīstības stadijas
- ❖ mezoplanktons > 200 μm – pieaugušie vēžveidīgie, lieli virpotāji.

3. Eifotiskais slānis – ūdens kolonas slānis, kurā ir pieejama saules gaisma; šajā apskatā pieņemts kā virsējie 0-10 metriem.

4. Klasiskā barības ķēde – autotrofie organismi (fotosintēze)→heterotrofie organismi→gala plēsēji; Rīgas liča pelaģiskajai sistēmai attiecīgi: fitoplanktons→zooplanktons→nektons (reņģe).

5. Mikrobiālā barības ķēde apraksta procesu kādā veidā ūdens vidē izšķīdušās organisko oglekli saturošās vielas (DOC) tiek atgrieztas klasiskajā barības ķēdē caur bakteriālo biomasu. DOC→bakterioplanktons→fagotrofiskie viensūņi→klasiskā barības ķēde.

6. 4. raksturlielums (kā definēts JSD) – “Visi zināmie jūras dzīvo organismu barības ķēžu elementi pastāv normālā daudzumā un daudzveidībā, un tādā līmenī, kas nodrošina sugu ilgtermiņa pārpilnību un to pilnīgas reproduktīvās spējas saglabāšanu.”

Saīsinājumi

BJRP – Baltijas jūras rīcības plāns

D4 – Jūras Stratēģijas pamatdirektīvas 2008/56/EK 4. raksturlielums jeb deskriptors (JSD 1. pielikums)

Det – nedzīvā organiskā masa (suspendētās daļiņas) jeb detrits

DOC – izšķīdušais organiskā oglekļa koncentrācija

ES – Eiropas Savienība

GPP – kopējā pirmprodukcija

ICES WGBFAS – Starptautiskās jūras padomes Baltijas jūras zivsaimniecības novērtējuma darba grupa

JSD – Jūras Stratēģijas pamatdirektīva [2008/56/EK](#)

HELCOM – Baltijas jūras vides aizsardzības komisija

pBT – pelaģiskais barības tīkls

rob – ekoloģiskās stabilitātes indekss (*'robustness'*), virzītais potenciālais barības tīkla indikators

funkcionālo ģilžu saīsinājumi skaidroti 3. tabulā.

Ievads

Saskaņā ar [Eiropas Komisijas lēmumu 2017/848/ES](#), kvalitatīvā raksturlieluma D4 uzdevums ir raksturot ekosistēmas struktūru un funkcionēšanu, nefokusējoties uz atsevišķu sugu vai taksonomisko grupu līmeni. Lēmums paredz raksturlielumam D4 izmantot divus primāros un divus sekundāros kritērijus, ieviešot trofisko ģilžu izmantošanu kā kritēriju elementu. Trofiskās ģildes atspoguļo gan struktūras, gan funkcionēšanas izmaiņas, tādējādi arī pārvaldības un aizsardzības pasākumu ietekmi uz barības ķēdēm.

Rīgas līcis ir Latvijai un Baltijas reģionam kopumā ekonomiski un ekoloģiski nozīmīgs ūdens objekts. Tā ir eitrofa ūdens tilpe ar vienkāršu ģeomorfoloģiju un samazinātu ūdens apmaiņu ar Baltijas jūras atklāto daļu, taču nozīmīgu upju pieteci. Tāpēc Rīgas līcim raksturīgas paaugstinātas barības vielu koncentrācijas, ko ienes upju ūdeņi. Ņemot vērā Baltijas jūrā pieaugošo tendenci ar ūdens krāsainības palielināšanos, upēs izskalojoties humīnvielām, vienlaikus gan samazinoties ūdens caurspīdībai, gan palielinoties organisko vielu daudzumam ūdenī, pasliktinās fotosintēzes iespējas, t.i., fitoplanktona attīstību un pirmējās produkcijas radīšanu ierobežo gaismas daudzums ūdens slānī. Savukārt vienlaicīgi pieaugušais organisko vielu daudzums veicina bakterioplanktona attīstību un attiecīgi enerģijas pārneši mikrobiālās ķēdes veidā (Harvey *et al.*, 2015). Mikrobiālās ķēdes nozīme Rīgas līcī ir īpaši uzsvērtā vasaras periodā (Donali *et al.*, 1999). Līdz šim veiktie barības tīkla pētījumi Rīgas līča pelaģiālē ir reti (Donali *et al.*, 1999; Kortsch *et al.*, 2021; Putnis *et al.*, 2013; Tomczak *et al.*, 2009) un tikai viens to tiem ir apskatījis arī mikrobiālās ķēdes elementus (Donali *et al.*, 1999).

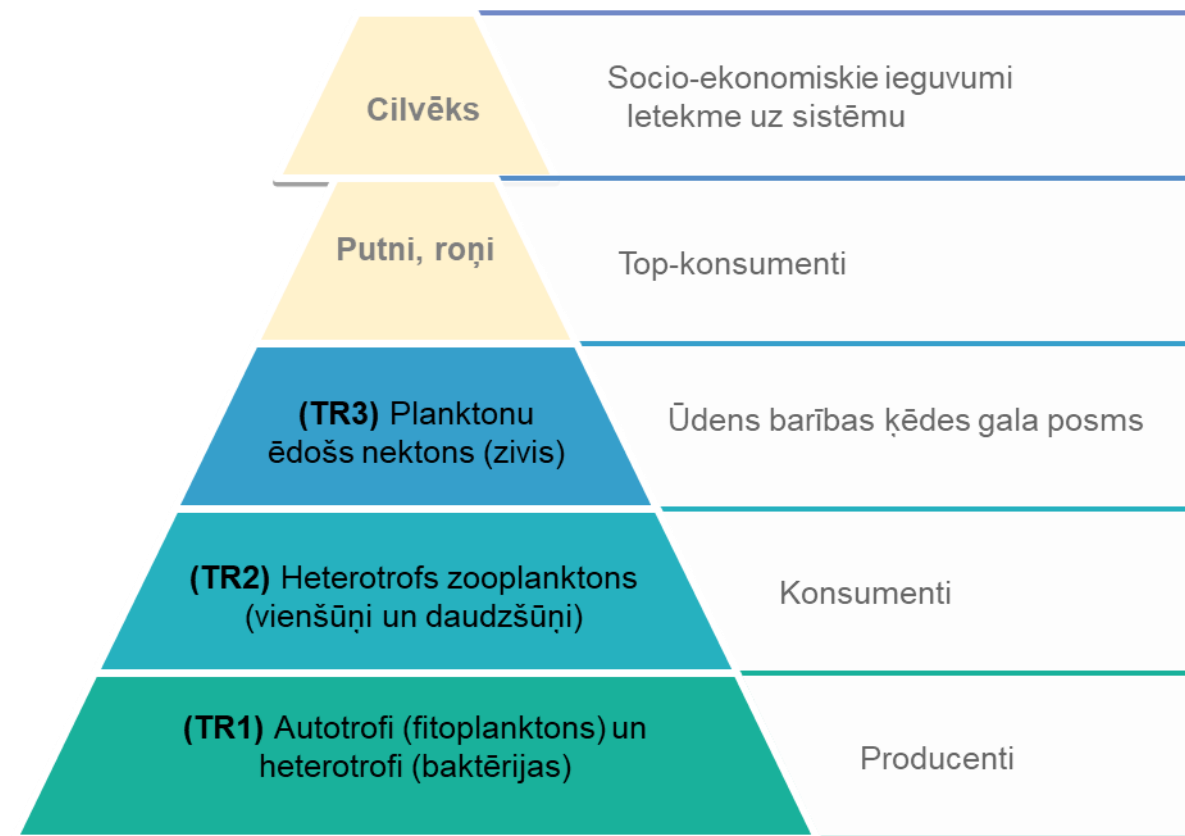
Ņemot vērā zināšanu iztrūkumu pelaģiskā barības tīkla mijiedarbību un elementu aprakstīšanā, līdz šim nav bijis iespējams izveidot barības tīkla indikatoru, it īpaši tādu, kas aptvertu arī Rīgas līcim būtisko mikrobiālās ķēdes ietekmi. Šī projekta mērķis ir izstrādāt konceptuālu Rīgas līča vides kvalitātes novērtēšanā pielietojamu indikatoru, kas raksturo Jūras stratēģijas pamatdirektīvas D4 raksturlielumu (barības tīkli), un rekomendēt darbības tā attīstīšanai un ieviešanai.

Attiecīgi šis projekta ziņojums ietver barības tīklu izpētes ekoloģiskās un vides politikas aktualitātes pamatojumus, rezultātus, kuri iegūti, izstrādājot indikatoru. Rezultātos iekļauti vides faktoru un pelaģiskās cenozes sezonālo izmaiņu apraksti, oglekļa plūsmu sezonālais raksturojums barības tīklā, plūsmu novērtējums, kā arī rekomendācijas indikatora formulēšanai un tālākām veicamajām darbībām. Ziņojumā ir arī izstrādes metodika un izmantotās literatūras saraksts.

Ekoloģiskā aktualitāte

Pelaģiskais barības tīkls (pBT) sastāv no vairākiem trofiskajiem līmeņiem (1. 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 detritu un izšķīdušo organisko vielu (piemēram, Pecuchet *et al.*, 2020), kas

kalpo kā pamatenerģijas avots bakteriālās ķēdes produkcijai. Uz pamatlīmeņa produkcijas bāzes tiek balstīti visi sekojošie trofiski līmeņi. Nākamajos trofiskos līmeņos (konsumentos) barības resurss ir producentu akumulētā organiskā viela, kas tiek nodota pa līmeņiem uz augšu.



1. attēls. Pelagiskās dzīvotnes barības ķēdes shematisks attēlojums. TR – trofiskais līmenis. Šajā pētījumā apskatīti TR1, TR2 un TR3 līmeņi un to savstarpējās saistības.

Pelagiskās dzīvotnes primārās produkcijas un pelagisko zivju produkcija ir tieši atkarīga no trofisko saišu daudzuma, kas tos savieno, piemēram, fitoplanktonu ar reņģi. Vispārīgi pieņēmumi ir, ka vidēji ekoloģiskā efektivitāte katrā trofiskajā līmenī ir ap 10% (Lindemana likums; Lindeman, 1942) un, ka planktivorās zivis vidēji atrodas 3. trofiskajā līmenī (Sommer *et al.*, 2002). Rezultātā katrā trofiskajā līmenī, zaudējot 90% enerģijas (t.i., asimilējot 10% uz nākamo līmeni), 3. trofisko līmeni sasniedz ap 1% no primārās produkcijas (no 1. trofiskā līmeņa). Tomēr ir pierādīts, ka gan ekoloģiskā efektivitāte, gan pelagisko zivju trofiskais līmenis ir mainīgs lielums atkarībā no ekosistēmas un tās abiotiskajiem un biotiskajiem parametriem (Sommer *et al.*, 2002). Piemēram, pierādīts, ka Baltijas jūrā reņģei palielinājies trofiskais līmenis (no 2.6 uz 3.4) pēc plēsīgās kladoceras *Cercopagis pengoi* invāzijas reģionā (Gorokhova *et al.*, 2005), līdz ar to samazinot arī ekoloģisko efektivitāti pelagiskajā barības tīklā, jo ar katru papildus elementu un enerģijas pārnesei sasaisti enerģija tiek zaudēta (Lindeman, 1942). Praktiski arī trofiskā efektivitāte atšķiras no līmeņa uz līmeni, kā arī starp ekosistēmām. Papildus, katru trofisko līmeni un tajā ietvertās organismu ģildes ietekmē dažādu faktoru (dabisko un antropogēno) slodzes, kas savukārt var rezultēties ar trofiskās efektivitātes izmaiņām.

ES Jūras stratēģijas pamatdirektīvā izvirzītā prasība dalībvalstīm raksturot barības ķēžu atbilstību labam vides stāvoklim, izmantojot indikatorus, joprojām ir izaicinājums, jo izveidotie barības ķēžu indikatori bieži nenovērtē trofisko ģilžu saistību un savstarpējo līdzsvaru. Labākam statusa novērtējumam tiek aicināts barības ķēžu novērtēšanā izmantot indikatoru un modeļu kombināciju, īpaši trūkstošo datu aizstāšanai ar modelētām vērtībām (Korpinen *et al.*, 2022). Tādējādi šajā pētījumā izvirzītais uzdevums - izveidot indikatora konceptu, ņemot vērā ģilžu saistību un mijiedarbību, kā arī izmantojot enerģijas plūsmu pārnēsi, visnotaļ atbilst uzdevumam izprast barības ķēžu un tīkla funkcionēšanu Rīgas līcī.

Aktualitāte vides politikā

Ņemot vērā nepieciešamību jūras ūdeņu apsaimniekošanā izmantot ekosistēmā balstītu pieeju un sistēmu sastāvdaļu saistību, barības tīkla aktualitāte un pielietojamība vides politikā atbilst JSD un HELCOM BJRP izvirzītajiem mērķiem un uzdevumiem (sīkāk 1. tabulā).

1. tabula. Barības tīkla aktualitāte vides politikā. JSD – Jūras Stratēģijas pamatdirektīva 2008/56/EK; BJRP – Baltijas jūras rīcības plāns. D4 – deskriptors nr.4 (JSD 2008/56/EK 1. pielikums), C1-C4 – vērtēšanas kritēriji (pēc JSD definīcijām)

	Primāra nozīme	Sekundāra nozīme
<u>JSD</u> <u>2017/848/ES</u>	<p>D4C1: Trofiskās ģildes daudzveidību nelabvēlīgi neietekmē antropogēnās slodzes.</p> <p>D4C2: Kopējā skaitliskuma līdzsvaru starp trofiskajām ģildēm nelabvēlīgi neietekmē antropogēnās slodzes.</p>	<p>D4C4: Trofiskās ģildes produktivitāti nelabvēlīgi neietekmē antropogēnās slodzes.</p>
<u>BJRP</u>	<p>Biodaudzveidības un dabas saglabāšanas segments:</p> <ul style="list-style-type: none"> • Ūdens kvalitāte nodrošina ekosistēmas integritāti, struktūru un funkcionēšanu • Plaukstošas un līdzsvarotas augu un dzīvnieku sabiedrības 	<p>Biodaudzveidības un dabas saglabāšanas segments:</p> <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

Ekosistēmā balstīta pieeja, kā arī ilgtspējīga ekosistēmas pakalpojumu izmantošana, ir galvenie stūrakmeņi arī Eiropas Komisijas stratēģijām bioekonomikas attīstībai. Gan ES "Zaļais kurss", gan "Ilgtspējīga jūras un okeānu bioekonomika" savos mērķos paredz izaugsmi bez kaitējuma videi, kā arī izpratnes un zināšanu palielināšanu par ekosistēmas procesiem. Tādējādi veiktā pētījuma rezultāti ir nepieciešams solis gan uz jūras vides ilgtspējīgu pārvaldību, gan arī uz līdzsvarotu saimniecisko izaugsmi Rīgas līcī.

Rekomendācijas pelaģiskā barības tīkla novērtēšanai

Veiktā pētījuma rezultātā kā potenciāli pielietojams indikators barības tīkla novērtēšanā izvēlēts Fath (2015) izstrādātais ekonomiskās un ekoloģiskās stabilitātes indekss. Tas spēj uztvert sezonālās izmaiņas Rīgas līča piekrastes pelaģiskajā barības tīklā, līdz ar to secināms, ka tas potenciāli uztvert arī izmaiņas ilgtermiņā. Tālāk īss rezultātu kopsavilkums izvēlēta indikatora paskaidrošanai.

NOZĪMĪGĀS FUNKCIONĀLĀS ĢILDES

Lai barības tīkla novērtējums būtu pēc iespējas atbilstošāks vidē notiekošajiem procesiem, barības tīkla shēmā jāiekļauj visas funkcionāli nozīmīgās ģildes (trofiskās ģildes). Šajā pētījumā apzināts, ka funkcionāli būtiski elementi Rīgas līča piekrastes pelaģiskajā barības tīkla ietver gan nedzīvo masas komponenti (detrīts, izšķīdušais organiskais ogleklis), gan bakterioplanktonu, viensūņus, kā arī daudzšūņu organismus (2. tabula).

2. tabula. Nozīmīgās funkcionālās ģildes Rīgas līča piekrastes pelaģiskajā barības tīklā, identificētās to veiktās funkcijas un attiecīgie galvenie elementi.

Nozīmīgās funkcionālās ģildes Rīgas līča piekrastes pelaģiskajā barības tīklā	
Funkcija: biomasas uzkrāšana	Funkcija: enerģijas pārnese
1. Autotrofie viensūņi <ul style="list-style-type: none">Kramaļģes (pavasārī)Dinoflagelātāļģes (pavasārī)Cianobaktērijas (vasarā) 2. Miksotrofie viensūņi <ul style="list-style-type: none">Litostomateae klase (<i>Mesodinium rubrum</i>) (pavasārī) 3. Daudzšūņi (mezozooplanktons) <ul style="list-style-type: none">Filtrētāji (HF ģilde)Visēdāji, aktīvie medītāji (OCr ģilde) 4. Reņģe	1. Bakterioplanktons 2. Autotrofie viensūņi <ul style="list-style-type: none">KramaļģesCianobaktērijas 3. Miksotrofie viensūņi <ul style="list-style-type: none">Litostomateae klase (<i>Mesodinium rubrum</i>) 4. Heterotrofie viensūņi <ul style="list-style-type: none">DinoflagelātāļģesEbriidea klase 5. Daudzšūņi (mezozooplanktons) <ul style="list-style-type: none">Filtrētāji (HF ģilde)Visēdāji (OCr, OMix ģildes) 6. Nedzīvās masas komponentes <ul style="list-style-type: none">Izšķīdušais organiskais ogleklis (DOC)Detrits (Det)
5. Nedzīvās masas komponentes <ul style="list-style-type: none">Izšķīdušais organiskais ogleklis (DOC)Detrits (Det)	

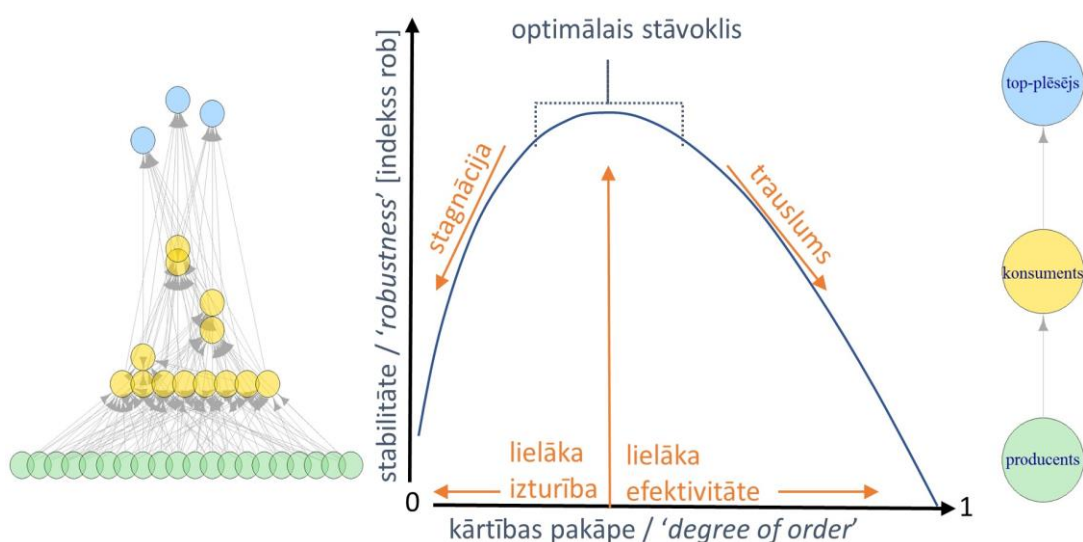
Daļa no identificētajiem funkcionāli nozīmīgajiem pelaģiskā barības tīkla elementiem (bakterioplanktons, nedzīvās masas komponente, kā arī ne visi heterotrofie viensūņi) nav iekļauti nacionālā jūras monitoringa programmā, kas līdz ar to apgrūrina un limitē pelaģiskā barības tīkla novērtēšanas iespējas.

INDIKATORA KONCEPTS

Izvēlētais potenciālais indikators - ekoloģiskās stabilitātes indekss ('*robustness*'; turpmāk '*rob*' indekss) aprēķināts, izmantojot R programmas (R Core Team 2018) *enaR* pakotnes (Lau et al. 2020) *enaAscendancy()* funkciju. *rob* ņem vērā sistēmas kārtības jeb sakārtotības pakāpi (x-ass 2. attēls) un tās ietekmes uz sistēmas stabilitāti. 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. Rezultējošais barības tīkla stabilitātes indekss tiek aprēķināts pēc formulas:

$$\text{rob} / \left(\frac{1}{e}\right),$$

kur *rob* - *enaAscendancy()* aprēķinātā *robustness* vērtība,
e – matemātiskā konstante (Eilera skaitlis).



2. attēls. Stabilitātes raksturlieluma ekoloģiskais skaidrojums. Attēls adaptēts no Fath (2015). Barības ķēdes shēmas abās grafika pusēs attiecīgi reprezentē sarežģītu/mazāk efektīvu/stabilu (kreisajā malā) un vienkāršu/efektīvu/apdraudētu (labajā malā) barības tīklu.

Sakārtotības pakāpe svārstās no 0-1, un tā raksturo sistēmas pilnīgumu. Respektīvi, ja tā ir 1, tad starp barības tīkla blakusesošiem trofijas līmeņiem ir tikai viens iespējamais ceļš enerģijas pārnesei (sistēma ir vienkārša; 2. attēls, labās malas shēma). Savukārt, jo tā tuvojas 0, sistēma kļūst sarežģītāka, tajā ir vairāki alternatīvie enerģijas pārnesei ceļi (2. attēls, kreisās malas shēma). Ļoti vienkārša sistēma (sakārtotības pakāpe ir 1) ir visefektīvākā, jo zudumi enerģijas pārnesei ir minimāli. Ar katru jaunu papildus elementu un enerģijas pārnesei sasaisti tiek zaudēta ~90% enerģijas (Lindemana likums; Lindeman, 1942). Savukārt sistēma, kas sasniedz maksimālo teorētisko elementu skaitu (sakārtotības pakāpe ir 0), ir izturīga pret dažāda veida traucējumiem un izmaiņām, jo enerģijas plūsmu nodrošina vairāki alternatīvie ceļi. Tomēr šāds tīkls ir ar samazinātu efektivitāti, jo daudz enerģijas tiek zaudēts uz visām plūsmām kopumā.

Barības ķēdes ilgtermiņā ir izturīgas un stabilas, ja atrodas līdzsvarā starp vienkāršumu un efektivitāti (Fath, 2015). 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 un traucējumiem. Abos gadījumos, gan, ja samazinās efektivitāte, gan, ja samazinās sarežģītība, stabilitātes indekss (*rob*) samazinās jeb tiecas uz nulli, norādot uz stāvokļa pasliktināšanos (2. attēls, vidējais grafiks).

REKOMENDĀCIJAS INDIKATORA ATTĪSTĪBAI UN IEVIEŠANAI

Pētījuma veikšanas laikā noskaidroti arī nepieciešamie nosacījumi un turpmākie soļi sekmīgai indikatora ieviešanai:

1. Barības tīkla aprēķinos iekļaut visus nozīmīgos elementus (gan biomasu akumulējošos, gan enerģiju virzošos elementus) (sk. 2. tabulu):
 - ilgtermiņā vērtējot izmaiņas, nemainīt barības tīkla aprēķinos iekļautos elementus, t.i., ieviest monitoringa programmā parametru noteikšanu iztrūkstošajiem būtiskajiem funkcionālajiem elementiem: (i) bakterioplanktons, (ii) detrits (suspendētā nedzīvā masa), (iii) DOC (izšķīdušā organiskā oglekļa koncentrācija), (iv) heterotrofie viensūņi. To paraugošanas biežumu un telpisko sadalījumu, vērtējot pēc ikgadējās dinamikas un ņemot vērā zinātniskajā literatūrā aprakstīto, piemēram, Lehtiniemi et al. (2022) uzsver, ka heterotrofo viensūņu monitorings būtu veicams pēc iespējas bieži (1-2 reizes mēnesī), neaptverot plašu telpisko lauku (t.i., atsevišķās monitoringa stacijās).
 - Par visu četrus nosaukto parametru sezonālo dinamiku Rīgas līcī nepieciešams veikt pieejamo datu apkopojumu, vai, ja tādu nav, tad fokusētu pētījumu, lai izvērtētu reģionāli nepieciešamo (minimālo un optimālo) monitoringa plānu un staciju tīklu.
 - Vērtēt iespējas iztrūkstošos elementus iegūt no barības tīkla modeļiem (atpakaļejošo dinamiku) vai publicētiem materiāliem, datukopām.
2. Jāveic datu uzkrāšana *rob* mainības noteikšanai ilgtermiņā. Vismaz 5-gadu datu kopa sniegs iespēju uzsākt indikatora veiktspējas novērtēšanu gan saistībā pret antropogēnām slodzēm, gan sezonālām ietekmēm.
3. Pēc iespējas izvērtēt arī medūzu *Aurelia aurita* (želejveidīgie planktona organismi) ietekmi uz pelaģisko barības tīklu; pie nepieciešamības iekļaut to barības tīkla aprēķinos (teorētiskā nozīmība: veido konkurenci reņģei par barību; patērē lielu zooplanktona apjomu, tomēr precīzu datu nav).
4. Testēt *rob* veiktspēju arī atklātajos Rīgas līča ūdeņos (dziļums > 30 m).
5. **Sezonāli vidējā vērtība 2021. gadā 101A. stacijā Rīgas līcī bija 0.67 (absolūtā vērtība 0.247), kas norāda uz izturīgu un sarežģītu barības tīklu ar samazinātu efektivitāti.** Tomēr, lai precīzi novērtētu Rīgas līča pelaģisko barības tīkla stāvokļa dinamiku un definētu Rīgas līča pelaģiskā barības tīkla optimālo stāvokli (robežvērtības) nepieciešama garāka datu rinda, kas ietver visus nozīmīgos funkcionālos elementus.

Izvērsti projekta rezultāti un metodika

PĒTĪJUMA VIETAS APRAKSTS

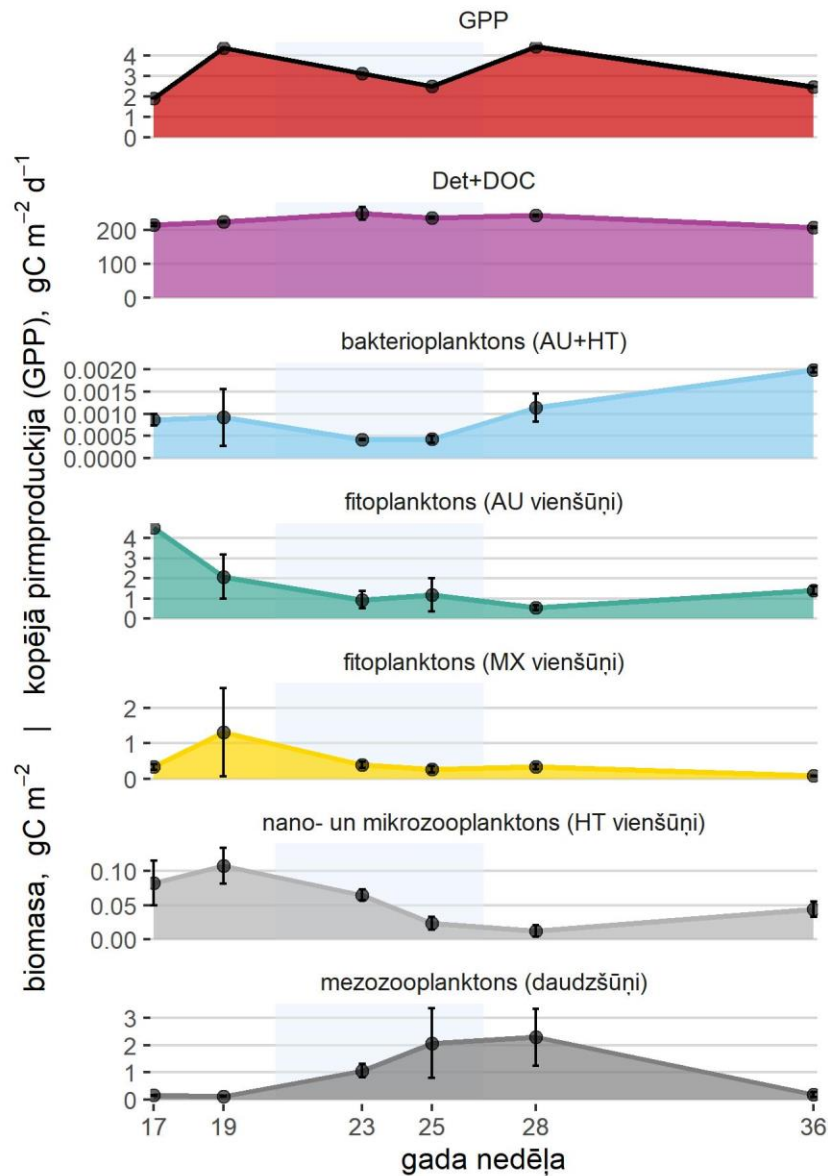
Rīgas līča pelagiskā barības tīkla (pBT) raksturošanai un tā stāvokļa novērtēšanas potenciālā indikatora izstrādei izmantots pBT enerģijas plūsmu budžeta aprēķinu koncepts (izstrādāts projekta "Zināšanu uzlabošana par jūras ekosistēmu, jūras vides stāvokli un to ietekmējošajām slodzēm"). Tas testēts šī projekta ietvaros, 2021. gada laikā, ar ievāktajiem vides datiem no 101A. stacijas (3. attēls), papildinot pBT iestrādāto konceptu ar mikrobiālās ķēdes elementiem. Izmantoti dati, kas raksturo izšķīdušo organisko vielu (DOC) un detrita (Det) apjomus, kopējo primāro produkciju (GPP), bakterioplanktonu (autotrofo un heterotrofo; pikoplanktons), fitoplanktonu (autotrofie, miksotrofie viensūņi), nano- un mikroplanktonu (heterotrofie viensūņi), zooplanktonu (heterotrofie mikroskopiskie daudzšūņi; mezo- izmēru klase, robežās no 200 - 2000 μm) un zoobentosa populāciju (kopējo, neizdalot taksonomiskajās grupās). Reņģu biomasa iegūta no ICES WGBFAS atskaites (ICES 2021). Putnu un roņu ietekmes aplēse uz pBT analīzē nav iekļauta.



3. attēls. Apsekojuma vieta. Latvijas jūras nacionālā monitoringa programmas stacija 101A (57.10N 23.9833E).

VIDES DATU SEZONĀLĀ MAINĪBA

Gada sezonālā dinamika katram novērtētajam pBT parametram atspoguļota 4. attēlā. Kopumā izdalītas trīs sezonas: i) pavasara periods (9.-20. gada nedēļa), ii) agrā vasara (21.-26. gada nedēļa) un iii) vasara/rudens sākums (27.-43. gada nedēļa).

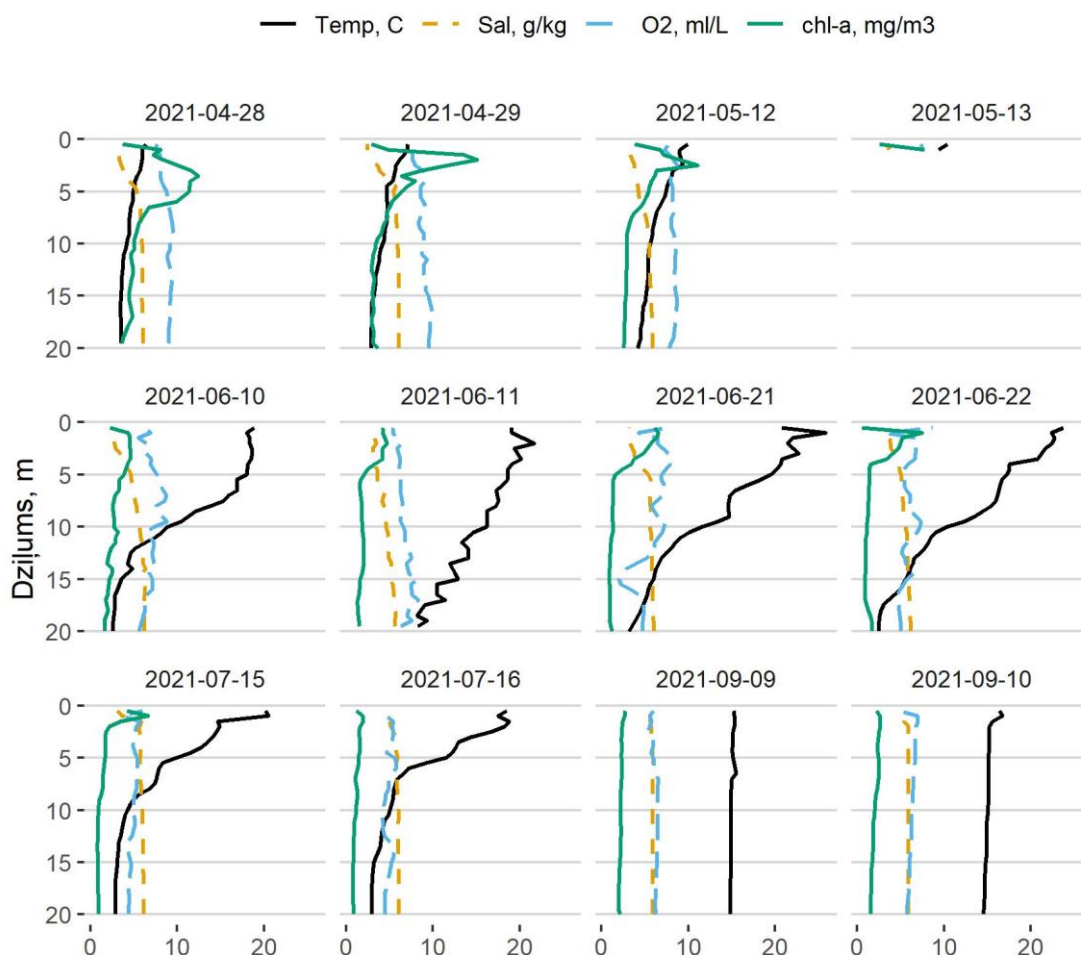


4. attēls. Apsekoto parametru mainība 2021. gadā, 101.A stacija. Vidējās vērtības \pm standartnovirze. GPP – kopējā primārā produkcija; Det – detrits; DOC – izšķīdušā organiskā oglekļa koncentrācija; AU – autotrofs; MX – miksotrofs; HT – heterotrofs. Fona krāsojums atdala definētos izpētes periodus: I – 9.-20. nedēļa, II – 21.-26. nedēļa, III – 27.-43. nedēļa.

Okeanogrāfiskie parametri izrāda tipisku sezonālu mainību (5. attēls). Izteikti visaugstākās hlorofila-a vērtības novērojamas pavasara sezonā (aprīlis, maijs; 17.-19. nedēļa), kad noris pavasara fitoplanktona masveida savairošanās jeb "aļģu ziedēšana". Kā arī pavasarī ir samazināts ūdens virsējā slāņa (0-5 m) sāļums, kas visticamāk, ir pavasara palielinātās upju noteces rezultāts. Vasarā (jūlijs; 28. nedēļa), savukārt,

izteikti novērojama termālā stratifikācija: virsējie slāņi iesiluši; termoklīns izveidojies ap 5-10 m dziļumā, kurā novērojams straujš temperatūras samazinājums.

Vasaras stratifikācija jeb ūdens slāņu izveidošanās ar atšķirīgu blīvumu apgrūtina vielu apriti ūdens kolonā (Leppärant & Myrberg, 2009), līdz ar to sagaidāms, ka vasaras periods krasi atšķirsies no pavasara un rudens perioda pBT funkcionēšanas ziņā. Septembra apsekojums (36. nedēļa) liecina, ka vasaras sezonālā stratifikācija ir izjaukta un ūdens kolonā visā tā stabā ir vienlīdz homogēna visos apsekotajos parametros.

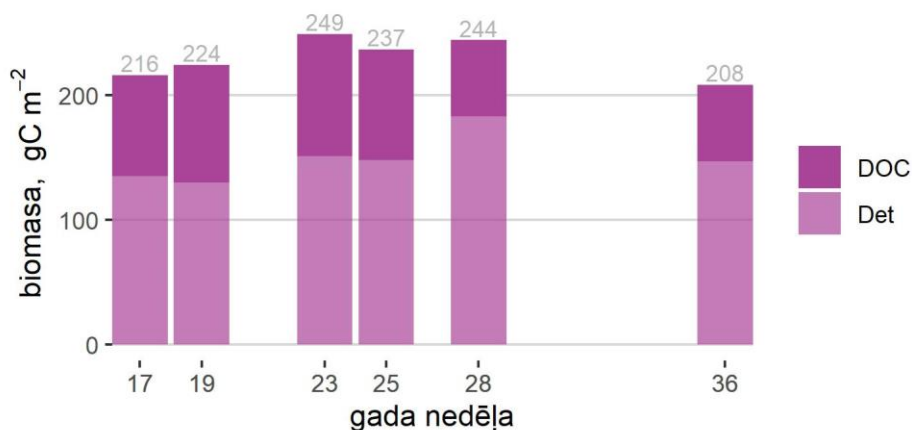


5. attēls. Okeanogrāfisko parametru mainība 2021.gadā apsekojumu vietā (monitoringa stacija 101A; 57.10N 23.9833E). * - Paraugošanas laikā, kas notika 2021-05-13 sabojājās inventārs, līdz ar to nav iegūti dati par visu ūdens kolonu, tikai par virsējiem 1.5 metriem.

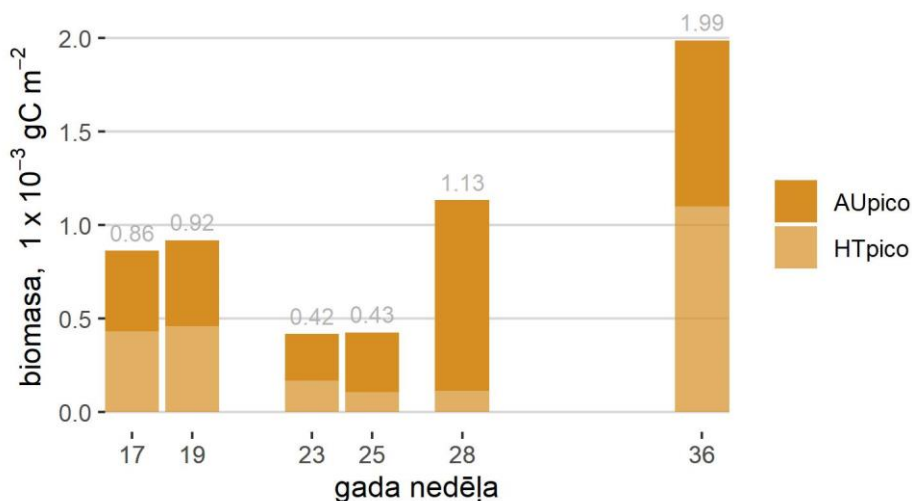
Pavasara periods, kopumā raksturojams ar augstu fitoplanktona jeb autotrofo (AU) un miksotrofo (MX) viēnsūņu biomasu. Mezozooplanktona biomasu pavasarī ir salīdzinoši zemākā visā apskatītajā periodā, kas norāda uz zemu plēsēju ietekmi uz viēnsūņu populāciju, kas principā ir nozīmīga mezozooplanktona barības bāzes komponente (Novotny *et al.*, 2021). Vasaras sākumā, palielinoties mezozooplanktona biomasai, novērojams viēnsūņu, tai skaitā fitoplanktona, biomasas samazinājums, kas atspoguļojas nelielā kopējās pirmprodukcijas (GPP) apjoma kritumā (4. attēls).

Izšķīdušā organiskā oglekļa koncentrācija (DOC) un detrita (Det) apjoms neuzrādīja izteiktu mainību apsekotajā periodā (6. attēls). Detrita masa variēja starp

129 un 183 gC m⁻² pelaģiāles virsējā 0-10 m slānī, savukārt DOC bija robežās no 58 līdz 108 gC m⁻² (6. attēls). Bakterioplanktona biomasa visaugstākā bija rudens periodā (36. nedēļa). Savukārt viszemākā tā bija vasarā. Novērots, ka bakterioplanktona biomasas kritumu vasaras periodā izraisa fosfātu trūkums (Pinhassi & Hagström, 2000). Vasarā bija samazināta heterotrofo baktēriju biomasa, tādejādi bakterioplanktona biomasā izteikti dominēja autotrofās baktērijas. Pavasarī un rudenī autotrofās un heterotrofās baktērijas sastādīja aptuveni vienādu apjomu biomasas (7. attēls).

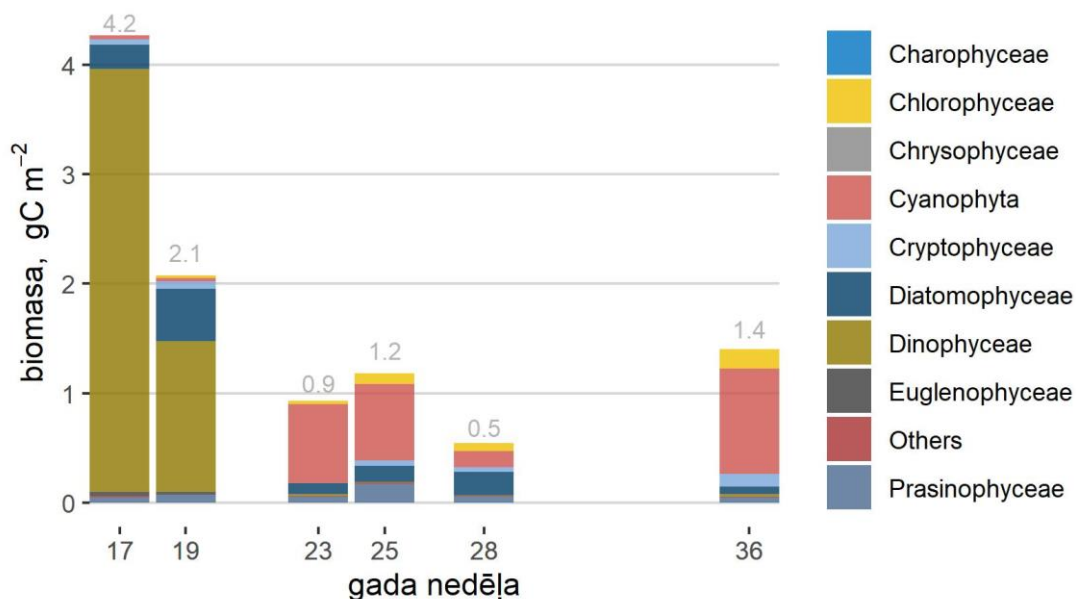


6. attēls. Izšķīdušā organiskā oglekļa koncentrācijas apjoma un detrita masas dinamika pētījuma periodā 101.A stacijā.



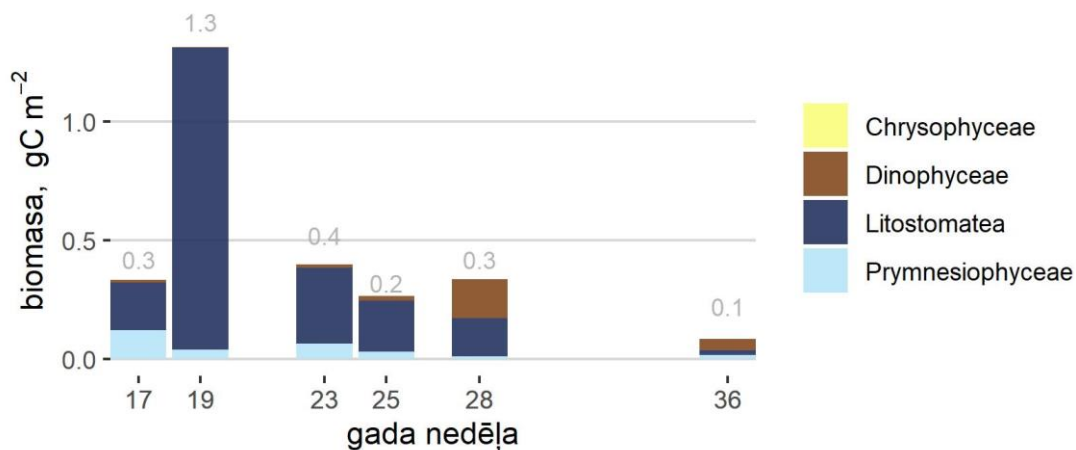
7. attēls. Bakterioplanktona (pikoplanktona) dinamika pētījuma periodā 101.A stacijā. AUpico - autotrofais bakterioplanktons; HTpico - heterotrofais bakterioplanktons.

Fitoplanktona (AU viēnšūņi) biomasa (4. attēls) un taksonomiskais sastāvs mainījās sezonāli (8. attēls), atspoguļojot tipisku mērenās joslas fitoplanktona sukcesijas dinamiku (Lindemann & St. John, 2014). Pavasarī dominēja dinoflagelātaļģes (Dinophyceae) un kramaļģes (Diatomophyceae), savukārt vasarā vislielāko fitoplanktona biomasu sastādīja cianobaktērijas (Cyanophyta).



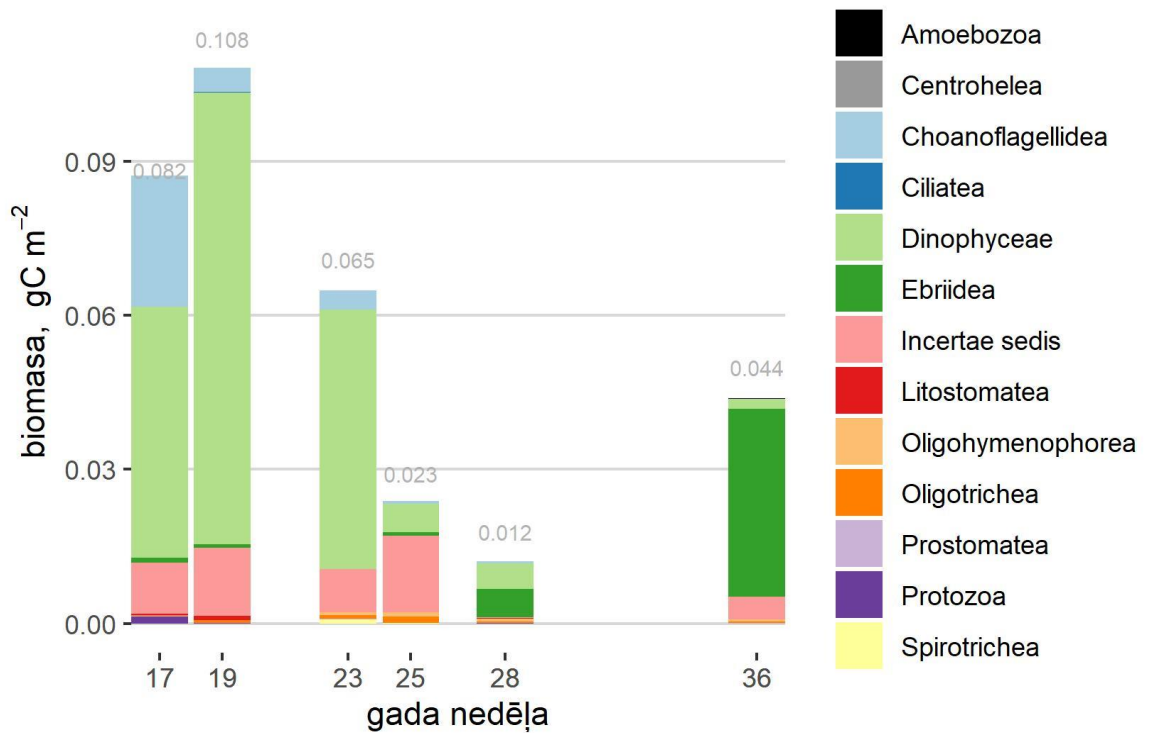
8. attēls. AU fitoplanktona dinamika pētījuma periodā 101.A stacijā.

Miksotrofajā fitoplanktona cenozē pirmo gada pusi dominēja ciliāti no Litostomatea klases, savukārt ar 28. nedēļu gandrīz pusi no biomasas sastādīja dinoflagelātaļģes (9. attēls). Nano- un mikropilanktona heterotrofā populācija kopumā sastādīja salīdzinoši mazu daļu no kopējās biomasas, svārstoties no 0.02-0.22 gC m⁻². Tajā dominēja dinoflagelātaļģes un organismi no Eбриidea klases (10. attēls).

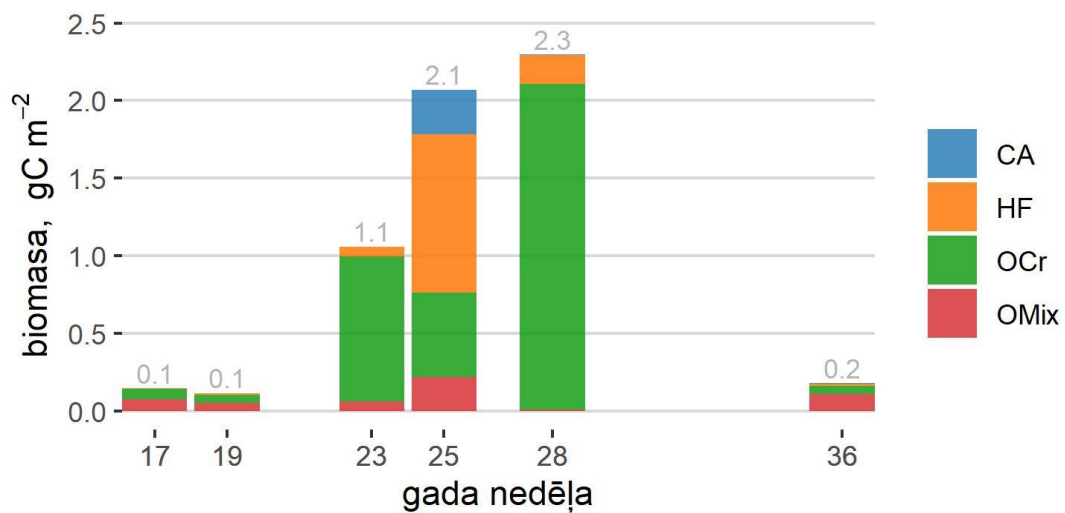


9. attēls. MX fitoplanktona dinamika pētījuma periodā 101.A stacijā.

Mezozoopilanktona (daudzšūņu) biomasa strauji pieauga vasaras sākumā, kad palielinājās omnivoru-aktīvo medītāju grupas (OCr) sastādītā biomasa, kā arī pieauga herbivoro filtrētāju (HF) apjoms (11. attēls). Plēsīgie organismi sastādīja ievērojami mazāku biomasu. Līdz ar mezozoopilanktona biomasas pieaugumu novērojams samazinājums vienzūņu biomasā visās tā grupās (8., 9., 10. attēli), kas skaidrojams ar aktīvu vienzūņu patērēšanu mezozoopilanktona barībā (Novotny *et al.*, 2021).



10. attēls. Nano- un mikro-zooplanktona (HT viensūņņi) dinamika pētījuma periodā 101.A stacijā

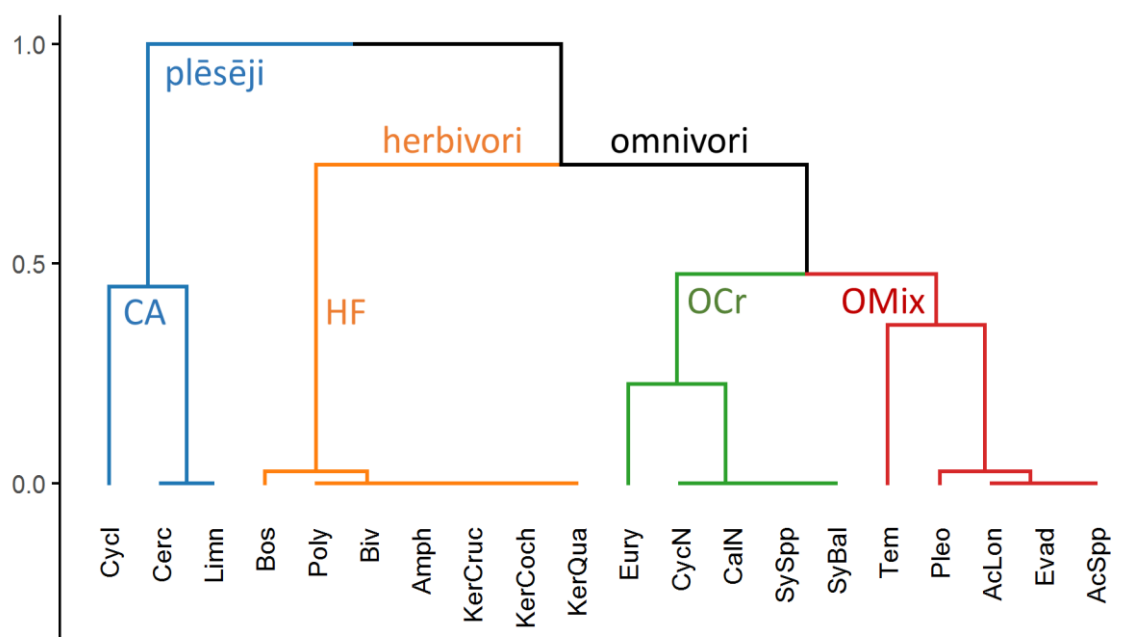


11. attēls. Mezo-zooplanktona (HT daudzšūņņi) dinamika pētījuma periodā 101.A stacijā. Mezo-zooplanktona funkcionālo ģilžu skaidrojums 12. attēlā: CA - plēsēji, HF - herbivorie filtrētāji, OCr - omnivorie aktīvie medītāji; OMix - omnivori, kuri spēj pārslēgt barošanās stratēģiju.

PELAĢISKĀ BARĪBAS TĪKLA OGLEKĻA PLŪSMAS

Iestrādes

Projekta „Zināšanu uzlabošana par jūras ekosistēmu, jūras vides stāvokli un to ietekmējošām slodzēm” (līgums ar VARAM Nr. IL/106/2017) ietvaros izstrādāta Rīgas līča pBT struktūra, iekļaujot 32 barības tīkla elementus, un ar R-programmēšanas valodas palīdzību aprēķinātas oglekļa plūsmas starp tām sezonālā griezumā. Kopumā tajā iekļautie elementi atspoguļo trīs trofijas līmeņus, ietverot gan pirmproducentus (fitoplanktons, mikrobiālā ķēde), gan divus konsumentu (herbivors jeb augēdāju zooplanktons un karnivors jeb plēsīgs zooplanktons) līmeņus un gala patērētāju – reņģi. Identificētie nozīmīgākie iztrūkstošie elementi projekta „Zināšanu uzlabošana par jūras ekosistēmu, jūras vides stāvokli un to ietekmējošām slodzēm” aprakstītajā barības tīklā bija bakterioplanktons un heterotrofie vienišķi, kam apvienojumā ar izšķīdušo organisko oglekli (DOC) un detrita (Det) daļiņām ir būtiska loma mikrobiālās ķēdes procesos. Šo elementu iztrūkums trofiskā tīkla izvērtējumā neļāva ticami novērtēt plūsmas no mikrobiālās ķēdes.



12. attēls. Zooplanktona taksoni sadalīti ģīdēs pēc klāstera metodes (Govera distance), grupējot pēc barošanās tipa un veida, organisma izmēra, barības objektu vidējā lieluma. *Cycl* – ciklopoīdie 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.

Iekļautās trofiskās ģildes

Šī projekta dati papildina jau izstrādāto pBT konceptu un atļauj precīzāk izvērtēt procesus un mijiedarbības ar un starp mikrobiālās ķēdes elementiem. Kopumā, šī projekta laikā izstrādātais pBT ietver 68 elementus (funkcionālās ģildes), kuru nosaukumi saīsināti kā norādīts 3. tabulā. Papildus tabulā norādītajam, fito-, nano- un mikro-planktona izmēru klases definētas pēc vidējā aprēķinātā individuālā organisma svara katrā grupā ($\mu\text{gC ind}^{-1}$): 1 - <0.025 ; 2 - $0.025-0.500$; 3 - $0.5-1.0$; 4 - >1 .

Zooplanktona taksoni izdalīti trofiskajās ģildēs, pielietojot hierarhisko klāsterēšanas metodi, grupējot tos pēc

- (i) barošanās (filtrētāji *filter-feeders*, jauktā tipa barošanās – var mainīt barošanās veidu, aktīvie peldētāji *cruise-feeders*, uzbrucēji *ambush-feeders*),
 - (ii) izmēra (5 izmēru klases),
 - (iii) trofiskās lomas (herbivori, omnivori, plēsēji) un
 - (iv) barības objektu optimālā izmēra (3 izmēru klases).
- Rezultātā iegūtas 4 funkcionālās ģildes (12. attēls).

3. tabula. Taksonu saīsinājumi un raksturojošie parametri. Skaidro trofisko ģilžu kodēto nosaukumu, kas veidots pēc principa: fitoplanktonam - (saīsinājums_trofija_izm.klase); pārējiem - saīsinājums. Trofija: AU - autotrofs, HT - heterotrofs, MX - miksotrofs.

Saīsinājums	Trofija	Skaidrojums
Amoe	HT	heterotrofie viensūņi (amēbas) (<i>Amoebozoa</i>)
AUpico	AU	pikoplanktons, autotrofais bakterioplanktons
bBT	HT	bentiskais barības tīkls, neizdalot elementus
CA	HT	plēsīgie zooplanktona organismi (taksonomiskais iedalījums skaidrots 12. attēlā)
Cent	HT	heterotrofie viensūņi (<i>Centrohelea</i>)
Char	AU	autotrofās mieturaļģes (<i>Charophyceae</i>)
Chlo	AU	autotrofās zaļaļģes (<i>Chlorophyceae</i>)
Choa	HT	heterotrofie viensūņi (<i>Choanoflagellidea</i>)
Chry	AU	autotrofās hrizofītaļģes (<i>Chrysophyceae</i>)
Chry	MX	miksotrofās hrizofītaļģes (<i>Chrysophyceae</i>)
Cili	HT	heterotrofie viensūņi (<i>Ciliatea</i>)
Cryp	AU	autotrofās kriptofītaļģes (<i>Cryptophyceae</i>)
Cyan	AU	autotrofās cianobaktērijas (zilaļģes) (<i>Cyanophyceae</i>)
Det		detrīts, brīvi peldošās suspendētās nedzīvās daļiņas
Diat	AU	autotrofās kramaļģes (diatomejas) (<i>Diatomophyceae</i>)
Dino	AU	autotrofās dinoflagelātaļģes (<i>Dinophyceae</i>)
Dino	HT	heterotrofās dinoflagelātaļģes (<i>Dinophyceae</i>)
Dino	MX	miksotrofās dinoflagelātaļģes (<i>Dinophyceae</i>)
DOC		izšķīdusi organiskā viela
Ebri	HT	heterotrofie viensūņi (<i>Ebridea</i>)
Eugl	AU	autotrofās eiglēnaļģes (<i>Euglenophyceae</i>)

herr	HT	reņģes
HF	HT	zooplanktona organismi, herbivorie filtrētāji (taksonomiskais iedalījums skaidrots 12. attēlā)
HTpico	HT	pikoplanktons, heterotrofais bakterioplanktons
Ince	HT	vienšūnas vicaiņi (<i>Incerta Sedis</i>)
Lito	HT	heterotrofie vienšūņi (<i>Litostomatea</i>)
Lito	MX	miksotrofie vienšūņi (<i>Litostomatea</i>)
OCr	HT	omnivorie zooplanktona organismi, kuri aktīvi medī (taksonomiskais iedalījums skaidrots 12. attēlā)
Olig	HT	heterotrofie vienšūņi (<i>Oligotrichea</i> , <i>Oligohymenophorea</i>)
OMix	HT	omnivorie zooplanktona organismi, kuri spēj pielāgot barošanās stratēģiju (taksonomiskais iedalījums skaidrots 12. attēlā)
Othe	AU	autotrofie vicaiņi (others)
Pras	AU	autotrofās prazinoģitālģes (<i>Prasinophyceae</i>)
Pros	HT	heterotrofie vienšūņi (<i>Prostomatea</i>)
Prym	MX	autotrofās primezioģitālģes (haptofģitālģes) (<i>Prymnesiophyceae</i>)
Spir	HT	heterotrofie vienšūņi (<i>Spirotrichea</i>)

Definētās barošanās attiecības

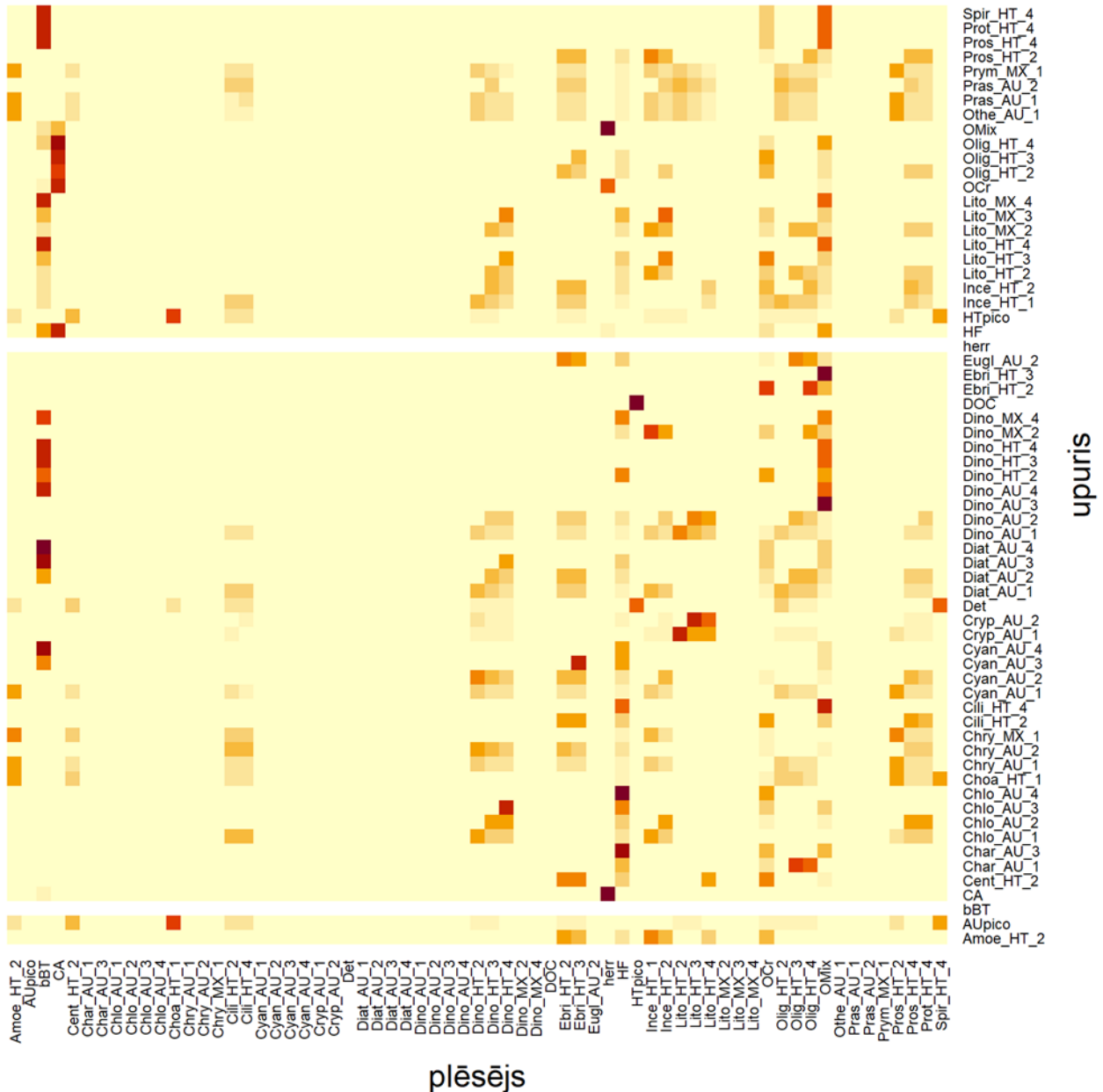
Barošanās attiecības starp visiem pBT iekļautajiem elementiem definētas matricas formā (13. attēls). Matricā tumšāk iekrāsoti pikseli, kas liecina, ka starp šiem diviem pBT elementiem notiek enerģijas pārnese – jo tumšāk sarkans, jo plēsējs selektīvāk barojas ar konkrēto upuri. Plēsēji attēloti kolonas, upuri attēloti rindās, gala patērētājiem (top-plēsējiem) rindas nav iekrāsotas, jo enerģijas pārnese augstāk par šiem objektiem šī projekta ietvarā netiek vērtēta. Kā potenciālie nākamie trofiskie elementi būtu putni, zīdītāji un cilvēks.

Sezonālā mainība

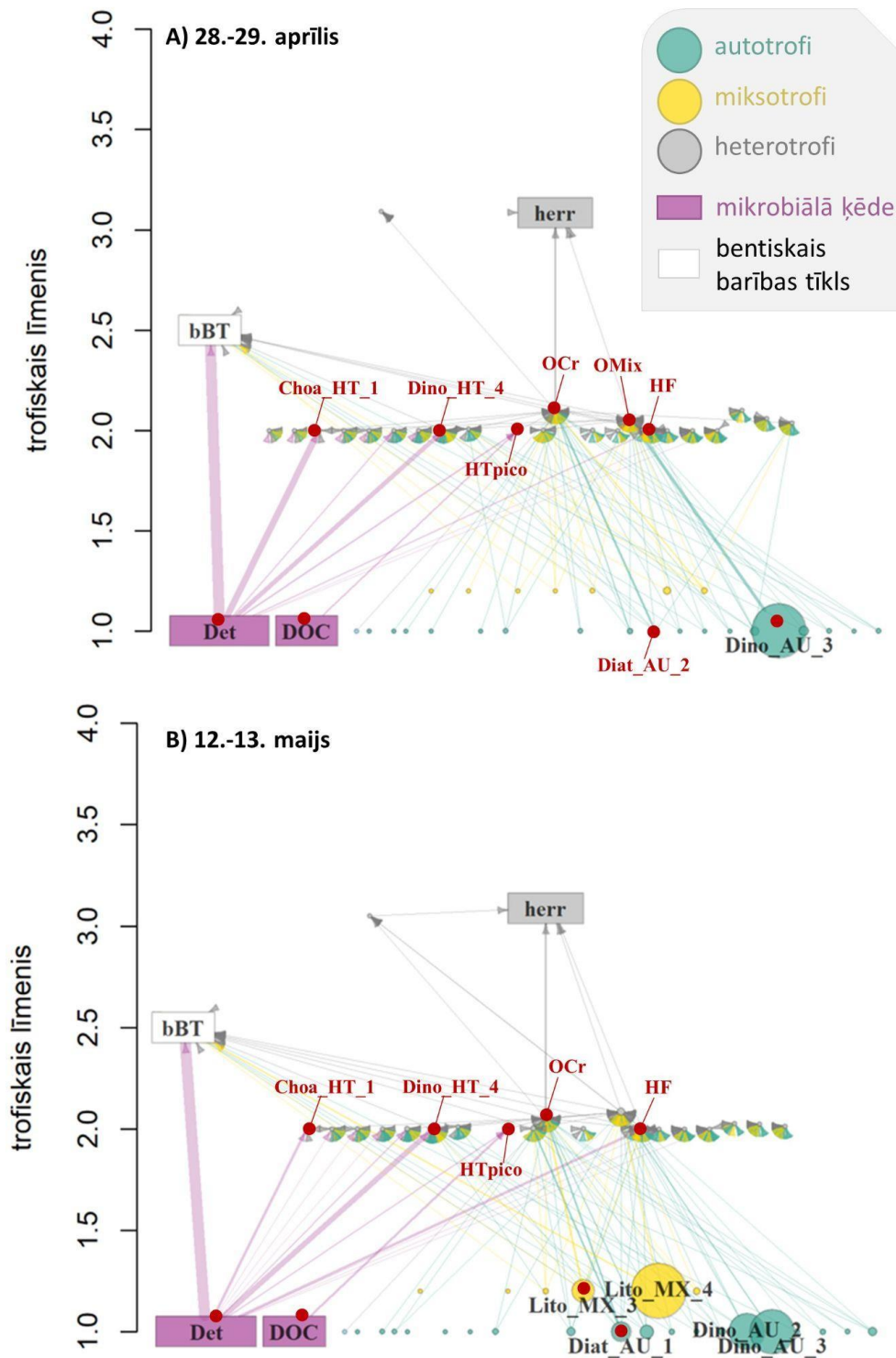
Pavasara periods (9.-20. nedēļa)

Pavasara periodā apjomīgākā oglekļa masa asimilēta liela un vidēja izmēra autotrofajās dinoflagelātālģēs (Dino_AU_2, Dino_AU_3, Dino_AU_4), maza izmēra kramaģēs (Diat_AU_1) un liela izmēra miksotrofajos vienšūņos no *Litostomatea* klases (Lito_MX_3, Lito_MX_4) (14. attēls). Oglekļa masas uzkrāšanās pirmajā trofiskajā līmenī pavasara periodā ir tipiska, jo heterotrofo organismu sastādītā biomasa ir neliela un līdz ar to enerģijas pieprasījums (plēsēju slodze) ir zems. Pirmprodukcijas mērījumi arī norāda uz kopumā autotrofu planktona cenozi pavasara periodā (15. attēls), kas nozīmē, ka autotrofie organismi ražo vairāk oglekļa masas nekā tiek patērēts to

metabolismā. Kā arī pavasarī dominē liela (4. izmēru klase) un vidēja (3. izmēru klase) izmēra autotrofie un miksotrofie organismi, kuri pārsvarā netiek izmantoti kā mikro- un mezozooplanktona barība lielā izmēra dēļ (Novotny *et al.*, 2021), tādēļ jo īpaši biomasa akumulējās liela izmēra organismu populācijās.



13. attēls. Barošanās attiecību matrica. Attēlo plēsēju-upuru attiecības izteiktas no plēsēju perspektīvas. Vērtības izteiktas procentos (dzeltens – 0, tumši sarkans - 100), norādot, cik lielā mērā katrs konkrētais plēsējs izvēlās konkrēto upuri. Gala-patērētājiem (top-plēsējiem) rinda atzīmēta neiekrāsota. Saīsinājumi kā 3. tabula. Taksonu saīsinājumi un raksturojošie parametri. Skaidro trofisko gēlžu kodēto nosaukumu, kas veidots pēc principa: fitoplanktonam - (saīsinājums_trofija_izm.klase); pārējiem - saīsinājums. Trofija: AU - autotrofs, HT - heterotrofs, MX - miksotrofs.

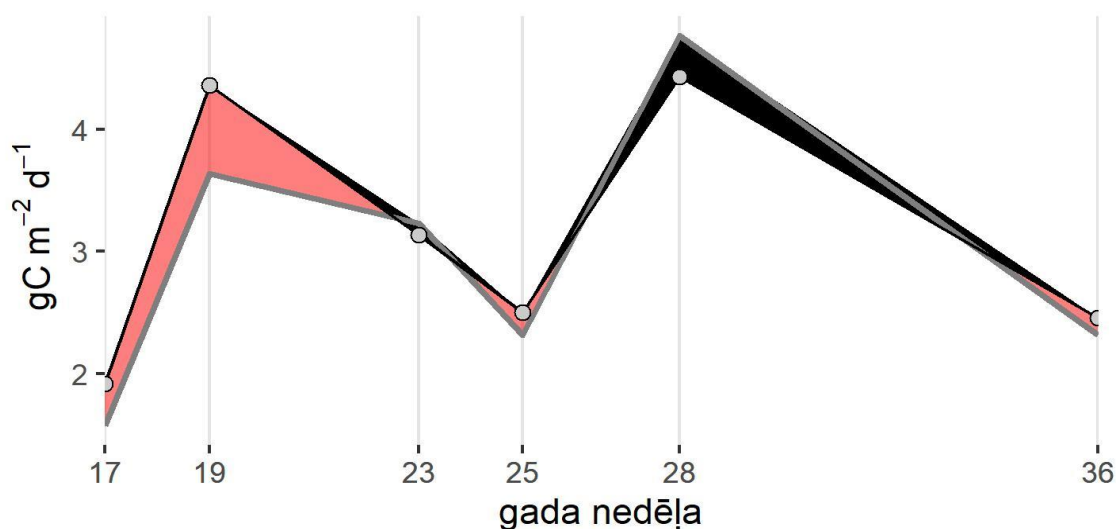


14. attēls. Rīgas liča barības ķēdes plūsmas 2021. gada pavasarī 101A stacijā. Plūsmas aprēķinātas izmantojot 'fluxweb' pakli R-programmas vidē. Elementu saīsinājumu skaidrojumi norādīti 2. tabulā. Y-ass norāda katras ģildes trofiskā līmeņa vērtību, aprēķinātu pēc plūsmas matricas, izmantojot 'NetIndices' pakas TrophInd() funkciju. **Miksotrofiem** organismiem piedēvēta 1. trofijas pakāpe, bet attēloti nedaudz augstāk. Plūsmas ir attēlotas proporcionāli tās lielumam. Aplā izmērs atspoguļo procentuālo sadalījumu starp planktoniskajām funkcionālajām ģildēm (neņemot vērā DOC, Det, bBT un herr elementu sastādīto oglekļa masu); tīklā ar **melnas** krāsas nosaukumu attēlotas ģildes, kuru biomasa sastāda vairāk par 2.5% kopējās planktonisko ģilžu oglekļa masas. Ar **sarkanu** atzīmēti galvenie enerģijas pārnese elementu.

Tomēr pBT aprēķini norāda, ka lielākā daļa pirmproducentu saražotās enerģijas, kas tiek virzīta pa barības tīklu, nāk no maza izmēra kramaļģēm (Diat_AU_1, Diat_AU_2) un vidēja izmēra dinoflagelātaļģēm (Dino_AU_3), kā arī miksotrofajiem viensūņiem (Lito_MX_3). Kā otrs nozīmīgais enerģijas avots ir detrīta un DOC masa, kas Rīgas līcī ir augstā koncentrācijā, un visas apskatītās sezonas tā savu lomu pBT enerģijas plūsmu nodrošināšanā saglabā (14., 16., 17. attēli, enerģijas pārenesē nozīmīgie elementi atzīmēti ar sarkanu punktu). Savukārt lielā izmēra autotrofie organismi pēc atmiršanas nogrimst un kļūst par barību bentiskajam barības tīklam (Lignell *et al.*, 2003).

Atsevišķiem barības tīkla elementiem, kuri identificēti par pBT enerģijas plūsmas sākumpunktiem, nav apjomīga biomasa (piem., Diat_AU_2; 14. attēls), kas norāda, ka šiem elementiem plēsēju slodze ir aptuveni vienāda ar aplēsto efektivitāti, tādējādi enerģija neuzkrājs, bet tiek ātri ievadīta barības tīklā.

Otrajā trofijas līmenī galvenie enerģijas virzītāji ir heterotrofie viensūņi (Choa_HT_1, Dino_HT_4), heterotrofās baktērijas (HTpico) un mezozooplanktona herbivorie un omnivorie organismi (HF, OCr, OMix grupas), bet to kopējā sastādītā biomasa salīdzinājumā ar pirmproducentiem ir zema (14. attēls).



15. attēls. Tīrās pirmprodukcijas dinamika pētījuma periodā 101.A stacijā. Sārtā zona iezīmē summāri autotrofu periodu (kopējā pirmprodukcijas balance pozitīva); melnā zona iezīmē summāri heterotrofu periodu (kopējā pirmprodukcijas balance negatīva). Pelēkie punkti - kopējās pirmprodukcijas apjomi diennaktī (GPP, gC m⁻² d⁻¹); pelēkā līnija - populācijas elpošana (R, gC m⁻² d⁻¹); iekrāsotā zona (ja pozitīva, tad sārtā; ja negatīva, tad melna) - tīrā pirmprodukcija diennaktī (NPP, gC m⁻² d⁻¹).

Agras vasaras periods (21.-26. nedēļa)

Vasaras sākumā (jūnijā) novērojama ievērojami augstāka mezozooplanktona biomasa, savukārt pirmproducentu biomasas apjoms ir krities salīdzinājumā ar pavasari. Tas ir loģisks sezonālās sukcesijas turpinājums: palielinoties heterotrofo organismu enerģijas vajadzībām, tiek spēcīgi kontrolēta (izēsta) viensūņu, tai skaitā autotrofo organismu biomasa. Šajā sezonā dominējošie pirmproducenti ir cianobaktērijas

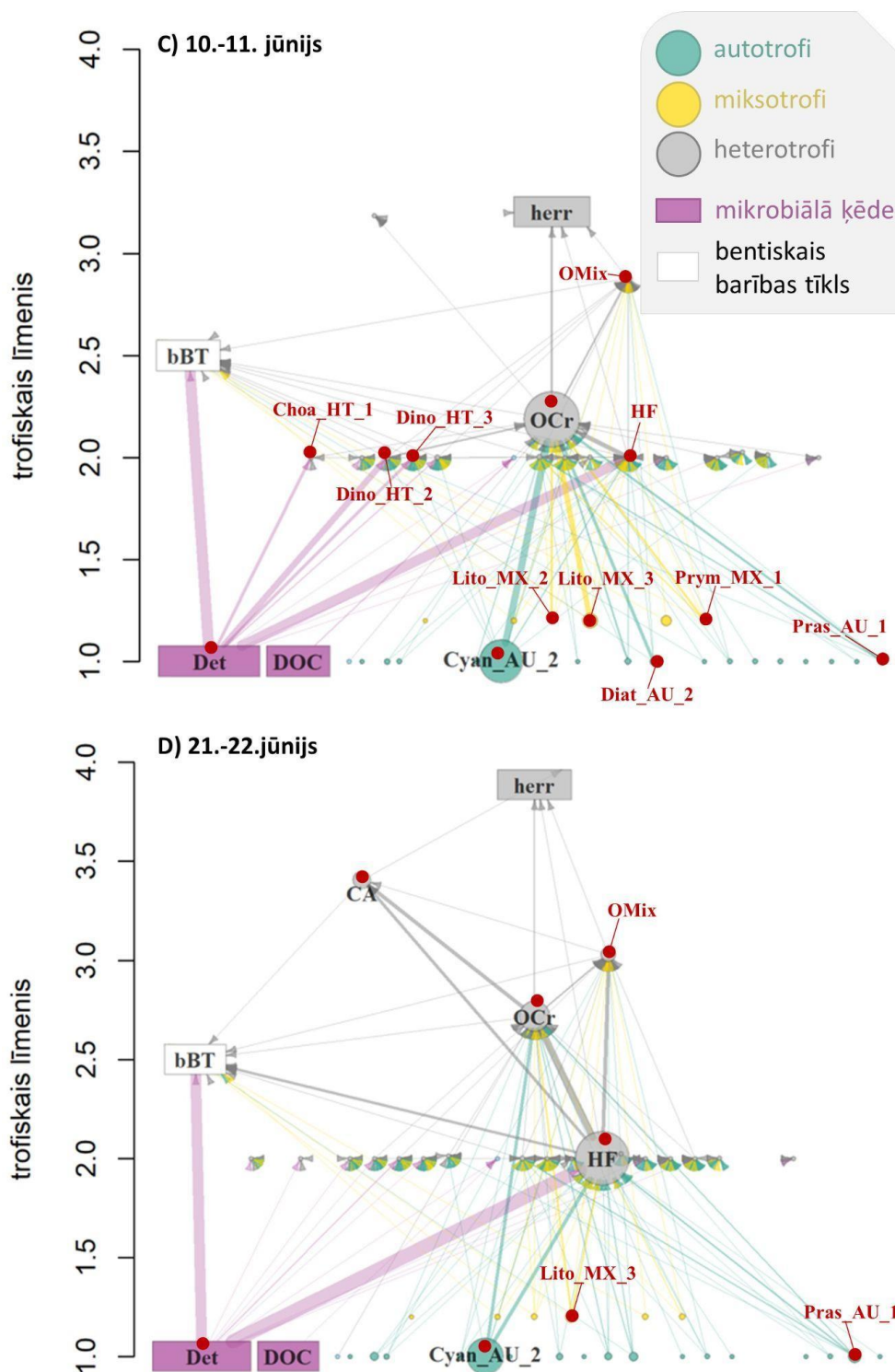
(Cyano_AU_2), kas identificētas arī kā vienas no galvenajām oglekļa masas un līdz ar to barības tīklā pieejamās enerģijas ražotājām (16. attēls). Vēl bez cianobaktērijām, jūnija sākumā enerģiju pBT ievada arī maza izmēra kramaļģes (Diat_AU_2) un miksotrofie vienšūņi (Lito_MX_2, Lito_MX_3, Prym_MX_1), savukārt jūnija otrā pusē arī maza izmēra autotrofās prazinfitaļģes (Pras_AU_1).

Tiesa, cianobaktērijas nereti tiek vērtētas kā nepiemērots barības objekts mezozooplanktona organismiem, jo to radītie toksīni var negatīvi ietekmēt organisma attīstību (Paerl & Otten, 2013; Tillmanns *et al.*, 2008) un kopumā cianobaktēriju uzturvērtība ir zema (Finkel *et al.*, 2010; Jónasdóttir, 2019). Tomēr atsevišķu Baltijas jūras mezozooplanktona mikrobioms ir īpaši piemērots cianobaktēriju sagremošanai un pārstrādāšanai (Gorokhova *et al.*, 2021), kā arī gan ar izotopu, gan molekulārajām metodēm ir pierādīts, ka cianobaktēriju veidotā biomasa tiek asimilēta Baltijas jūras barības tīkla elementos (Karlson *et al.*, 2015; Motwani *et al.*, 2018; Novotny *et al.*, 2021) atzīmējot tās kā būtiski svarīgu pelagiāles funkcionēšanas elementu. Cianobaktērijas spēj izkonkurēt citas fitoplanktona sugas periodā, kad eifotiskajā slānī trūkst neorganiskie slāpekļa savienojumi (NO_2 , NO_3 , NH_4), kas tipiski ir vasarā. Cianobaktērijas spēj piesaistīt slāpekļa molekulas (N_2) no atmosfēras, tādejādi nodrošinot šo iztrūkstošo elementu barības tīklā. Tieši N_2 -asimilācija biomasā ļauj uztvert cianobaktēriju izotopisko signālu caur barības tīklu (piem., Tunēns *et al.*, 2022).

Kā centrālie 2. trofijas līmeņa elementi identificēti filtrētāji (HF) un omnivoru-aktīvo medītāju (OCr) ģilde, kas attiecīgi, nodrošina nepieciešamo enerģiju augstāk stāvošajiem pBT elementiem - omnivorajiem un plēsīgajiem mezozooplanktona organismiem (OMix, CA). Heterotrofie vienšūņi kopumā vasarā ir zemā biomasā, tomēr atsevišķas grupas (Choa_HT_1, Dino_HT_1, Dino_HT_2), jūnija sākumā, identificētas, kā enerģijas pārneses elementi, kas virza enerģiju uz OCr un OMix ģildēm (16. attēls).

Vasaras/agra rudens periods (27.-37. nedēļa)

Jūlija vidū novērojamas izmaiņas autotrofo vienšūņu cenzē salīdzinājumā ar jūnija apsekojumiem. Cianobaktēriju biomasa ir ievērojami samazinājusies (17. attēls), un kopumā 15.-16. jūlijā konstatēta viszemākā vienšūņu biomasa visā apsekotajā periodā (4. attēls), savukārt pieaugusi bakterioplanktona biomasa, mezozooplanktons saglabājies iepriekšējā apjomā. Visticamāk, ka izmaiņas planktona cenzē ir veicinājušas lokāla okeanogrāfisko parametru mainību. Zināms, ka periodā no 12.-19. jūlijam Rīgas līča dienvidaustrumu piekrastē novērots izteikts lokāls apvelings (Saulkrastu piekrastē), kas potenciāli varēja ietekmēt arī 101A. stacijas ūdeņus. Apvelings vājina vai pat izjauc ūdens termālo stratifikāciju, kas veicina cianobaktēriju biomasas kritumu un Litostomatea vienšūņu biomasas pieaugumu 2-3 nedēļu laikā pēc apvelinga notikuma (Vahtera *et al.*, 2005).



16. attēls. Rīgas liča barības ķēdes plūsmas 2021. gada agrā vasarā (jūnijs) 101A stacijā. Plūsmas aprēķinātas izmantojot 'fluxweb'paku R-programmas vidē. Elementu saīsinājumu skaidrojumi norādīti 2.tabulā. 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. Apļa izmērs atspoguļo procentuālo sadalījumu starp planktoniskajām funkcionālajām ģildēm (neņemot vērā DOC, Det, bBT un herr elementu sastādīto oglekļa masu); tiklā ar melnas krāsas nosaukumu attēlotas ģildes, kuru biomasa sastāda vairāk par 2.5% kopējās planktonisko ģilžu oglekļa masas. Ar sarkanu atzīmēti galveni enerģijas pārnese elementu.

Neskatoties uz zemo kopējo biomasu, 15.-16. jūlijā tieši miksotrofie viensūņi (Lito_MX_2, Lito_MX_3) kopā ar autotrofajām maza izmēra aļģēm (Chlo_AU_2, Diat_AU_1, Diat_AU2) un cianobaktērijām (Cyan_AU_2) ir identificēti kā galvenie oglekļa plūsmas virzītāji, nodrošinot mezozooplanktona OCr ģildes enerģētisko nepieciešamību. Otrajā trofijas līmenī OCr ģilde ir nozīmīgākā biomasas apjoms, bet arī HF ģilde un heterotrofie viensūņi no *Ebridea* klases (Ebri_HT_2) ir identificēti kā būtiski enerģijas virzītāji (17. attēls).

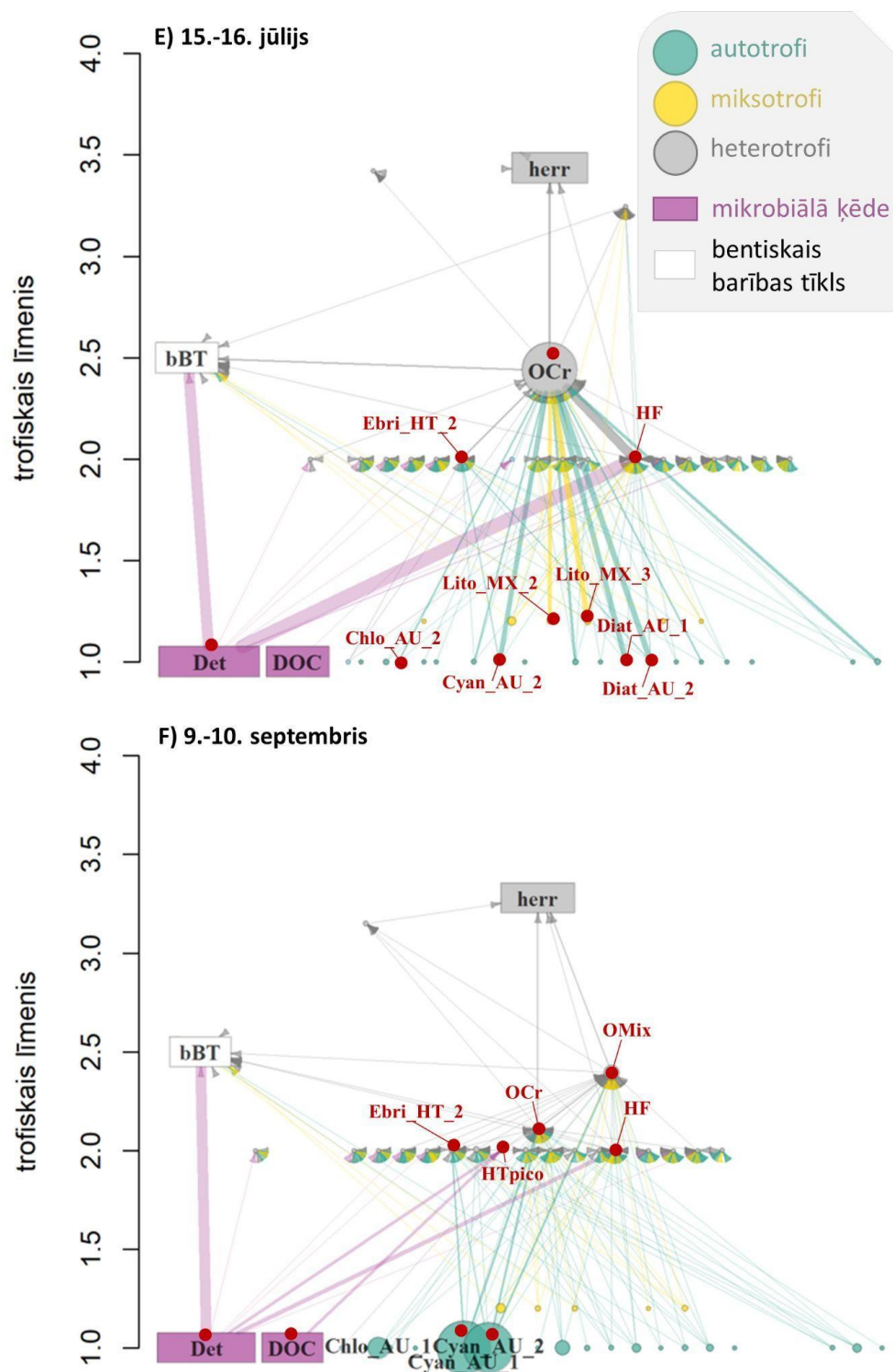
Septembra sākumā (9.-10. septembris) ievērojami samazināta kopējā mezozooplanktona biomasa (4. attēls), kas visticamāk ir vasaras periodā pieaugošās planktonēdāju zivju barošanās aktivitātes dēļ, jo vasaras otrajā pusē (tipiski jūlija beigās) reņģu mazuli sāk aktīvi baroties ar zooplanktona organismiem (Livdāne *et al.*, 2016). Novērotais nelielais bakterioplanktona un viensūņu biomasas pieaugums (4. attēls) visticamāk ir trofiskās kaskādes rezultāts, samazinoties mezozooplanktona plēsonības slodzei.

Dominējošā fitoplanktona ģilde septembra sākumā ir cianobaktērijas (Cyan_AU_1, Cyan_AU_2), kas kopā ar DOC un Det ir identificētas arī kā galvenie enerģijas plūsmas virzītāji. Otrajā trofiskajā līmenī, pieaugot bakterioplanktona un viensūņu biomasai, ir palielinājusies arī to loma trofiskajā barības tīklā - gan heterotrofās baktērijas, gan heterotrofie viensūņi no *Ebridea* klases sniedz ieguldījumu enerģijas virzīšanā uz OCr un OMix ģildēm (17. attēls).

BARĪBAS TĪKLA RAKSTURLIELUMI

Barības tīkls tiek sadalīts divos pamatelementos – mezglos (*'nodes'*), kas atspoguļo biomasu konkrētā elementā (piem., funkcionālajā ģildē), un savienojumos (*'edges'*; *'links'*), kas norāda un raksturo plūsmas starp mezgliem. Mezglu (n) un savienojumu (L) kopējais skaits ir pamatraksturlielumi, kas sniedz informāciju par barības ķēdes sarežģītību un dimensiju (Landi *et al.*, 2018). Rīgas līča dienvīdu daļas pBT aprakstīto raksturlielumu skaidrojums un metodiskā pieeja aprakstīta 4. tabulā. Kopumā noteikti 11 barības tīkla raksturlielumi. Rezultējošās vērtības, to sezonālā dinamika apsekotajā periodā (2021. gads) ir norādītas 5. tabulā.

Kopējais mezglu un savienojumu skaits raksturo barības tīkla pamatelementu daudzumu. Tīkla sasaiste (C) norāda, cik cieši visi mezglu elementi ir savstarpēji vienoti, sniedzot informāciju par proporciju starp reālajiem savienojumiem un visiem iespējamajiem savienojumiem. C ir bieži lietots barības ķēdi raksturojošs indekss (Landi *et al.*, 2018). Vidēji ekoloģiskie barības tīkli kopumā uzrāda zemu sasaisti starp barības tīkla elementiem (~0.11 jeb 11%; Landi *et al.*, 2018). Pēc MacArthur (1955) *'complexity-stability'* teorijas, kā arī citām hipotēzēm un pētījumiem (Elton, 1958; Odum, 1953), parametru n, L un C pieaugums ir tieši saistīts ar barības tīkla stabilitātes pieaugumu. Tomēr šī saistība nav lineāra, bet drīzāk paraboliska (May, 1972; Goodman, 1975; Gravel *et al.*, 2016), norādot, ka gan zema, gan augsta barības ķēdes sarežģītība (attiecīgi maz un daudz elementu vai vāji un pilnīgi saistītas sistēmas) liecina par tās nestabilitāti.



17. attēls. Rīgas līča barības ķēdes plūsmas 2021. gada vēlā vasarā 101A stacijā. Plūsmas aprēķinātas izmantojot 'fluxweb'paku R-programmas vidē. Elementu saīsinājumu skaidrojumi norādīti 2.tabulā. 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. Aplā izmērs atspoguļo procentuālo sadalījumu starp planktoniskajām funkcionālajām ģildēm (neņemot vērā DOC, Det, bBT un herr elementu sastādīto oglekļa masu); tiklā ar **melnas** krāsas nosaukumu attēlotas ģildes, kuru biomasa sastāda vairāk par 2.5% kopējās planktonisko ģilžu oglekļa masas. Ar **sarkanu** atzīmēti galveni enerģijas pārnese elementi.

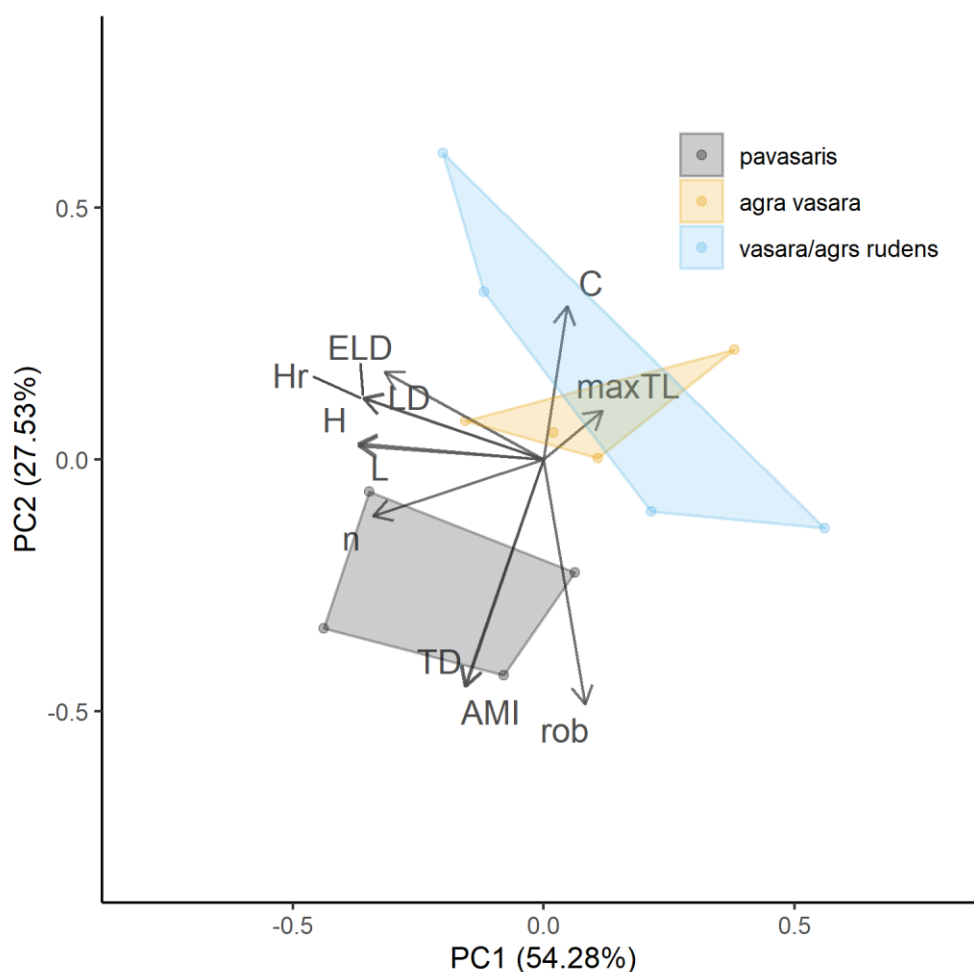
4. tabula. Barības tīklu raksturojošie lielumi, to apraksts vai atsauce uz aprēķiniem un aprēķinam izmantotā R funkcija.

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
H	kopējā plūsmu daudzveidība (<i>total flow diversity</i>)	aprēķināts pēc MacArthur (1955)	enaR::enaAscendency
AMI	vidējās plūsmas informācija (<i>average mutual information</i>)	aprēķināts pēc Patrício <i>et al.</i> (2004)	enaR::enaAscendency
Hr	Kapacitāte (<i>capacity</i>)	enerģijas plūsmu nenoteiktība, kapacitāte ($Hr = H - AMI$)	enaR::enaAscendency
rob	stabilitāte (<i>robustness</i>)	aprēķināts pēc Fath (2015)	enaR::enaAscendency
ELD	efektīvo saišu blīvums (<i>effective link density</i>)	aprēķināts pēc Ulanowicz <i>et al.</i> (2014)	enaR::enaAscendency
TD	Trofiskais dziļums (<i>trophic depth</i>)	aprēķināts pēc Ulanowicz <i>et al.</i> (2014)	enaR::enaAscendency
maxTL	maksimālais barības tīkla trofijas līmenis	gala-plēsēja trofijas līmenis	max(NetIndices::TrophInd)

Savienojumu blīvums (*LD*) raksturo vidējo savienojumu skaitu uz vienu barības tīkla mezglu, norādot, vai barības ķēdē dominē taksoni-speciālisti (ja 1-4 savienojumu uz vienu mezglu) vai taksoni-ģenerālisti (ja ≥ 5 savienojumu uz vienu mezglu) (Montoya *et al.*, 2006). Barības ķēdes, kurās dominē ģenerālisti, pēc teorijas ir stabilākas, jo tās elementi spēj adaptēties izmaiņām, tomēr speciālisti ir efektīvāki enerģijas pārnēsē un rada mazākus zudumus, līdz ar to veidojot vienkāršākas (īsākas) un efektīvākas barības ķēdes.

Rīgas liča dienvidu daļas pBT elementu skaits visaugstākais bija pavasarī. Sasaiste (C) no pavasara līdz rudenim svārstījās no 14-16% (5. tabula), kas ir nedaudz virs vidējās empīriski novērotās vērtības (~ 0.11 jeb 11%; Landi *et al.*, 2018), savukārt LD svārstījās tikai nedaudz (robežās starp 6 un 8), norādot uz to, ka kopumā Rīgas liča pelaģisko vidi apsekotajos periodos apdzīvo taksoni-ģenerālisti. Pārējo barības tīkla raksturlielumu vērtības mainījās starp periodiem (5. tabula) tomēr, lai labāk izprastu un vizualizētu to atšķirības starp periodiem, pielietota ordinācijas metode, galveno komponentu analīzi (PCA; 18. attēls).

PCA analīze uzrāda, ka abi vasaras periodi ir līdzīgi pēc pBT raksturlielumiem, savukārt pavasaris izteikti atšķiras pēc TD, AMI un *rob* indeksu vērtībām. Līdz ar to var secināt, ka šie trīs indeksi ir visjutīgākie pret sezonālajām ietekmēm uz pBT struktūru un funkcionēšanu. Tomēr *rob* indekss uzrāda visciešāko saistību ar sezonālām mainībām (kuru mainība ietverta PCA y-asī), ko var novērtēt arī PCA grafiskajā attēlojumā, kur *rob* indeksa attēlotā bultiņa ir visgarākā (tātad izskaidro lielāko daļu no y-asī ietvertās datu variācijas). Līdz ar to *rob* indekss tiek virzīts kā potenciāls ekoloģiskā barības tīkla novērtēšanas indikators. *rob* indekss ir ekoloģiski viegli uztverams, ja tas standartizēts pret maksimālo vērtību, tādējādi izteikts robežās no 0 līdz 1 (sk. 7. lpp; 2. attēls)



18. attēls. Galveno komponentu analīzes (PCA) rezultāti barības tīklu raksturojošajiem lielumiem.

5. tabula. Barības tīklu raksturlielumu vērtību sezonālā mainība 101A. stacijās 2021. gadā. Saīsinājumu skaidrojumi 4. tabulā; $rob/(1/e)$ – standartizēts rob indekss, lai tā vērtība variē no 0-1, kā attēlots 2. attēlā.

Periods	n	L	C	LD	H	AMI	Hr	rob	rob/(1/e)	ELD	TD	maxTL
28.-29. apr	54	411	0.141	7.611	8.683	1.035	7.648	0.2536	0.689	14.161	2.049	3.091
12.-13. mai	51	378	0.145	7.412	8.562	0.961	7.601	0.2455	0.667	13.935	1.947	3.088
10.-11. jūn	45	297	0.147	6.600	8.214	0.956	7.258	0.2504	0.681	12.371	1.941	3.204
21.-22. jūn	49	362	0.151	7.388	8.500	1.003	7.497	0.2522	0.686	13.439	2.004	3.887
15.-16. jūl	49	381	0.159	7.775	8.574	0.892	7.682	0.2354	0.640	14.331	1.855	3.436
9.-10. sep	48	355	0.154	7.740	8.472	0.950	7.521	0.2454	0.667	13.555	1.932	3.280

Izmantotā literatūra

- Donali, E. *et al.* (1999) Carbon flow patterns in the planktonic food web of the Gulf of Riga, the Baltic Sea: A reconstruction by the inverse method. *J. Mar. Syst.*, **23**, 251–268.
- Elton, C. S. (1958) The Ecology of Invasions by Animals and Plants. *Ecol. Invasions by Anim. Plants*.
- Fath, B. D. (2015) Quantifying economic and ecological sustainability. *Ocean Coast. Manag.*, **108**, 13–19.
- Finkel, Z. V. *et al.* (2010) Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *J. Plankton Res.*, **32**, 119–137.
- Goodman, D. (1975) The Theory of Diversity-Stability Relationships in Ecology. *Q. Rev. Biol.*, **50**, 237–266.
- Gorokhova, E. *et al.* (2021) How Copepods Can Eat Toxins Without Getting Sick: Gut Bacteria Help Zooplankton to Feed in Cyanobacteria Blooms. *Front. Microbiol.*, **11**, 3508.
- Gorokhova, E. *et al.* (2005) Stable isotopes show food web changes after invasion by the predatory cladoceran *Cercopagis pengoi* in a Baltic Sea bay. *Oecologia*, **143**, 251–259.
- Gravel, D. *et al.* (2016) Stability and complexity in model meta-ecosystems. *Nat. Commun.*, **7**, 12457.
- Harvey, E. T. *et al.* (2015) Relationships between colored dissolved organic matter and dissolved organic carbon in different coastal gradients of the Baltic Sea. *Ambio*, **44**, 392–401.
- Jónasdóttir, S. (2019) Fatty Acid Profiles and Production in Marine Phytoplankton. *Mar. Drugs*, **17**, 151.
- Karlson, A. M. L. *et al.* (2015) Nitrogen fixation by cyanobacteria stimulates production in Baltic food webs. *Ambio*, **44**, 413.
- Korpinen, S. *et al.* (2022) Food web assessments in the Baltic Sea: Models bridging the gap between indicators and policy needs. *Ambio*, **51**, 1687–1697.
- Kortsch, S. *et al.* (2021) Disentangling temporal food web dynamics facilitates understanding of ecosystem functioning. *J. Anim. Ecol.*, **90**, 1205–1216.
- Landi, P. *et al.* (2018) Complexity and stability of ecological networks: a review of the theory. *Popul. Ecol.*, **60**, 319–345.
- 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>
- Lehtiniemi, M. *et al.* (2022) Optimising sampling frequency for monitoring heterotrophic protists in a marine ecosystem. *ICES J. Mar. Sci.*, **79**, 925–936.
- Leppäranta, M., Myrberg, K. 2009. Physical Oceanography of the Baltic Sea. Springer-praxis books in geophysical sciences, Springer, Chichester, UK.
- Lignell, R. *et al.* (2003) Beyond bulk properties: Responses of coastal summer plankton communities to nutrient enrichment in the northern Baltic Sea. *Limnol. Oceanogr.*, **48**, 189–209.
- Lindeman, R. L. (1942) The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology. *Ecology*, **23**, 399–417.
- Lindemann, C. and St. John, M. A. (2014) A seasonal diary of phytoplankton in the North Atlantic. *Front. Mar. Sci.*, **1**, 37.
- Livdāne, L. *et al.* (2016) Baltic herring prey selectively on older copepodites of *Eurytemora affinis* and *Limnocalanus macrurus* in the Gulf of Riga. *Oceanologia*, **58**, 46–53.
- MacArthur, R. (1955) Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability. *Ecology*, **36**, 533.
- May, R. M. (1972) Will a Large Complex System be Stable? *Nat.* 1972 2385364, **238**,

- 413–414.
- Montoya, J. M. *et al.* (2006) Ecological networks and their fragility. *Nat.* 2006 4427100, **442**, 259–264.
- Motwani, N. H. *et al.* (2018) Grazing on cyanobacteria and transfer of diazotrophic nitrogen to zooplankton in the Baltic Sea. *Limnol. Oceanogr.*, **63**, 672–686.
- Novotny, A. *et al.* (2021) DNA metabarcoding reveals trophic niche diversity of micro and mesozooplankton species. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, **288**.
- Odum, H. T. (1953) Factors controlling marine invasion into Florida fresh waters. *Bull. Mar. Sci.*, **3**, 134–156.
- Paerl, H. W. and Otten, T. G. (2013) Harmful Cyanobacterial Blooms: Causes, Consequences, and Controls. *Microb. Ecol.* 2013 654, **65**, 995–1010.
- Patrício, J. *et al.* (2004) Ascendency as an ecological indicator: a case study of estuarine pulse eutrophication. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **60**, 23–35.
- Pecuchet, L. *et al.* (2020) Spatio-temporal dynamics of multi-trophic communities reveal ecosystem-wide functional reorganization. *Ecography (Cop.)*, **43**, 197–208.
- Pinhassi, J. and Hagström, Å. (2000) Seasonal succession in marine bacterioplankton. *Aquat. Microb. Ecol.*, **21**, 245–256.
- Putnis, I. *et al.* (2013) Food web dynamics of the Gulf of Riga: the role of herring. **2012**, 2011–2012.
- 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/>.
- Sommer, U. *et al.* (2002) Pelagic food web configurations at different levels of nutrient richness and their implications for the ratio fish production:primary production. *Sustain. Increase Mar. Harvest. Fundam. Mech. New Concepts*, 11–20.
- Tillmanns, A. R. *et al.* (2008) Meta-analysis of cyanobacterial effects on zooplankton population growth rate: species-specific responses. *Fundam. Appl. Limnol.*, **171**, 285–295.
- Tomczak, M. T. *et al.* (2009) Analysis of trophic networks and carbon flows in south-eastern Baltic coastal ecosystems. *Prog. Oceanogr.*, **81**, 111–131.
- Tunēns, J. *et al.* (2022) Stable Carbon and Nitrogen Isotope Composition in Suspended Particulate Matter Reflects Seasonal Dynamics of Phytoplankton Assemblages in the Gulf of Riga, Baltic Sea. *Estuaries and Coasts*.
- Ulanowicz, R. E. *et al.* (2014) Limits on ecosystem trophic complexity: Insights from ecological network analysis. *Ecol. Lett.*, **17**, 127–136.
- Vahtera, E. *et al.* (2005) Effect of upwelling on the pelagic environment and bloom-forming cyanobacteria in the western Gulf of Finland, Baltic Sea. *J. Mar. Syst.*, **58**, 67–82.

Datu pieejamība

Projekta aktivitātēs iegūtajiem datiem tiks nodrošināta brīvpieejība Latvijas Hidroekoloģijas institūta tiešsaistes datu portālā <https://latmare.lhei.lv/> vēlākais 1 gadu pēc projekta beigām (t.i., 31.05.2023.). Dati iegūstami atlasot pēc kritērija Project, kurā jāatlasa LVAF D4 [2021-2022].