

VILNIAUS UNIVERSITETAS
GAMTOS TYRIMŲ CENTRO EKOLOGIJOS INSTITUTAS

ŽILVINAS PŪTYS

DIDŽIOJO KORMORANO *PHALACROCORAX CARBO*
SINENSIS MITYBA IR POVEIKIS ŽUVŲ
POPULIACIJOMS BEI JŲ BENDRIJAI KURŠIŲ MARIŲ
EUTROFINĖJE EKOSISTEMOJE

Daktaro disertacija

Biomedicinos mokslai, ekologija ir aplinkotyra (03 B)

Vilnius, 2012

Disertacija rengta 2007 – 2011 m. Gamtos tyrimų centro Ekologijos institute.

Mokslinis vadovas:

Dr. Linas Ložys (Gamtos tyrimų centro Ekologijos institutas,
biomedicinos mokslai, ekologija ir aplinkotyra – 03 B)

Konsultantas:

Dr. Harry K. Gorfine (Melburno Universitetas (Australija),
biomedicinos mokslai, biologija – 01 B)

Turinys

Įvadas	5
1. Literatūros apžvalga	11
1.1. Kormoranų sistematika, paplitimas ir biologija.....	11
1.2. Kormoranų mityba.....	15
1.3. Kormoranų mitybos tyrimo metodai	19
1.4. Didžiųjų kormoranų dienos maisto suvartojimas.....	24
1.5. Didžiųjų kormoranų populiacinis sproginimas	26
1.6. Žmogaus konfliktai su kormoranais ir poveikis žuvų bendrijoms	28
2. Tyrimo vieta.....	35
2.1. Juodkrantės kormoranų kolonija	35
2.2. Kuršių marios ir Baltijos jūros priekrantė.....	36
3. Medžiaga ir metodai.....	39
3.1. Mitybos tyrimas.....	39
3.1.1. Atrajų analizė.....	39
3.1.2. Stabiliųjų izotopų analizė	45
3.1.3. Suvartojimo vertinimas	47
3.2. Ichtologinis tyrimas	49
3.2.1 Kuršių marių žuvų gausumo ir biomasės tyrimas	49
3.2.2. Kuršių marių žuvų populiacinių parametrų tyrimas	51
3.3. Statistiniai metodai	53
4. Rezultatai	53
4.1. Didžiųjų kormoranų mityba	53
4.1.1. Raciono sudėtis	53
4.1.2. Mitybos selektyvumas pagal žuvų rūšį ir dydį.....	60
4.1.3. Raciono sudėties kitimas	68
4.2. Didžiųjų kormoranų suvartota žuvų masė	71
4.3. Didžiųjų kormoranų poveikis erdviniam žuvų pasiskirstymui	76
4.4. Ilgalaikis kormoranų poveikis žuvų populiacijoms ir jų bendrijai Kuršių mariose.....	83

4.5. Invazinis juodažiotis grundalas didžiųjų kormoranų mityboje.....	89
5. Rezultatų aptarimas.....	91
5.1. Didžiųjų kormoranų mityba.....	91
5.1.1. Raciono sudėtis.....	91
5.1.2. Mitybos selektyvumas pagal žuvų rūšį ir dydį.....	95
5.1.3. Raciono sudėties kitimas.....	99
5.2. Didžiųjų kormoranų suvartota žuvų masė.....	101
5.3. Didžiųjų kormoranų poveikis erdviniam žuvų pasiskirstymui.....	104
5.4. Ilgalaikis kormoranų poveikis žuvų populiacijoms ir jų bendrijai Kuršių mariose.....	106
5.5. Invazinis juodažiotis grundalas didžiųjų kormoranų mityboje.....	113
6. Išvados.....	116
7. Literatūros sąrašas.....	118

Įvadas

XX amžiaus antroje pusėje didžiųjų kormoranų (*Phalacrocorax carbo sinensis*) populiacijos Europoje staigus augimas sukėlė eilę konfliktų, daugiausia su žvejais ir žuvų augintojais. Kormoranus žvejai dažnai vadina vienu iš svarbiausių mažėjančių žuvų išteklių kaltininku. Paskelbta nemažai tyrimų, rodančių kormoranų žalą akvakultūrai, taip pat mažesniuose ar mažo produktyvumo vandens telkiniuose (pvz., Davies *ir kt.* 2003, Stewart *ir kt.* 2005). Tačiau dideliuose vandens telkiniuose, ypač tokiuose, kaip seklios, produktyvios Kuršių marios, kormoranų poveikis žuvų populiacijoms ir versliniams laimikiams vertinamas nevienareikšmiškai, nors jie gali suvartoti didelius kiekius žuvų (Mous 2000, Engström 2001). Dauguma tokių tyrimų neparodė ichtiocenozių žymesnių pokyčių, susijusių su kormoranų skaičiaus didėjimu (pvz., Eschbaum *ir kt.* 2003, Stempniewicz *ir kt.* 2003a, Žydelis and Kontautas 2008).

Didieji kormoranai yra viena iš geriausiai ištirtų laukinių paukščių rūšių Europoje; jų mitybos ypatumai taip pat gerai žinomi, kaip ir jos tyrimo metodų paklaidos. 2009 m. Tarptautinės jūrų tyrimo tarybos ICES atliktoje literatūros apie kormoranų poveikį žuvininkystei apžvalgoje, skirtoje padėti identifikuoti tolesnių tyrimų ir žinių poreikį, pažymima, kad poveikis žuvų populiacijoms ištirtas nepakankamai, taip pat mažai žinoma apie poveikį visai žuvų bendrijai. Konstatuota, jog tik nedaugelį tokių tyrimų vykdė ekspertai – žuvų populiacijų biologai. Apžvalgoje pabrėžiama, kad tolesniems tyrimams reikalingi žuvų, kuriomis daugiausia minta kormoranai, populiaciniai tyrimai, apimantys populiacijų dinamiką, ir kormoranų poveikį lyginant su kitais veiksniais (ICES 2009). Dažnai kormoranų poveikio vertinimui trūksta patikimų ilgalaikių stebėjimais pagrįstų duomenų apie žuvų populiacijas, neretai yra sudėtinga tiksliau įvertinti suvartojimą.

Kormoranų poveikio žuvų populiacijoms vertinimui būtinas jų mitybos tyrimas, įvertinant jų raciono kokybinę ir kiekybinę sudėtį, ilgalaikį ir sezoninį kitimą, selektyvumą pagal žuvų rūšį ir dydį, žuvų suvartojimą. Taip pat būtini

ir ichtiologiniai tyrimai, siekiant nustatyti žuvų rūšinę sudėtį, žuvų bendrijos dinamiką, žuvų populiacinius parametrus.

Darbo tikslas ir uždaviniai

Šio darbo tikslas yra nustatyti Juodkrantės kolonijoje perinčių kormoranų raciono sudėtį ir poveikį žuvų populiacijoms bei jų bendrijai Kuršių mariose.

Svarbiausi darbo uždaviniai:

- Ištirti Juodkrantės kolonijoje perinčių kormoranų raciono kiekybinę ir kokybinę sudėtį, įvertinant svarbiausias žuvų rūšis, kitimą laike, selektyvumą;
- Naudojant stabiliųjų izotopų sudėties maišymo modelį, įvertinti atrajų analizės metodo patikimumą;
- Įvertinti vandens telkinių svarbą kormoranų mitybai ir žuvų suvartojimą juose;
- Įvertinti verslinių žuvų svarbą kormoranų racione, verslinės žvejybos ir kormoranų konkurenciją;
- Remiantis erdvinio ichtiologinio tyrimo ir daugiamečio Kuršių marių žuvų bendrijos monitoringo duomenimis, įvertinti kormoranų poveikį žuvų populiacijoms ir jų bendrijai Kuršių mariose.

Darbo naujumas

Šiame darbe pirmą kartą įvertintas didžiųjų kormoranų poveikis populiacijoms tų žuvų rūšių, kuriomis daugiausia jie minta, Baltijos jūros pietų regione, kurį pastaruosius porą dešimtmečių apima viena iš pagrindinių kormoranų populiacijos ekspansijos krypčių. Šiam tyrimui buvo naudoti Kuršių marių žuvų bendrijos ir kormoranų mitybos ilgalaikių tyrimų duomenys. Pirmą kartą buvo vertinamas didžiųjų kormoranų poveikis erdviniam žuvų pasiskirstymui. Šio tyrimo rezultatai yra svarbūs tiek vertinant kormoranų poveikį žuvų populiacijoms, tiek ir suvokiant didžiųjų kormoranų kolonijų reguliavimo mechanizmus. Taip pat pirmą kartą buvo įvertintas

kormoranų mitybos tyrimuose dažniausiai naudojamo atrajų analizės metodo patikimumas raciono sudėties kiekybiniam vertinimui palyginant stabiliųjų izotopų sudėties maišymo modeliu ir atrajų analizės metodu gautus rezultatus.

Mokslinė ir praktinė reikšmė

Šio tyrimo rezultatai leidžia geriau įvertinti didžiųjų kormoranų ilgalaikį poveikį žuvų bendrijoms didelėse sudėtingose aukšto produktyvumo vandens sistemose. Šis darbas yra vienas iš nedaugelio kormoranų poveikio tyrimų, kuriame panaudoti tiek kormoranų mitybos, tiek žuvų bendrijos ilgalaikių tyrimų duomenys. Darbe buvo nustatyti svarbūs kormoranų poveikio vertinimui mitybos aspektai – raciono sudėtis ir jos kitimas laike, mitybos selektyvumas, taip pat buvo įvertintas kiekybinio raciono sudėties tyrimo metodų patikimumas. Šio darbo rezultatai parodė ir svarbius ateities tyrimų aspektus, siekiant tiksliau įvertinti kormoranų poveikį žuvų populiacijoms. Mitybos selektyvumo parametrai leidžia įvertinti svarbiausių raciono žuvų kohortos atsaką į selektyvų kormoranų poveikį.

Praktinę vertę šiame darbe turi kormoranų ir žvejų verslininkų tiesioginės ir netiesioginės konkurencijos įvertinimas. Nors suvartojamos biomasės kiekis nebūtinai įtakoja verslinių laimikių dydį, konkurencijos įvertinimas leidžia pagrįsti kormoranų populiacijos reguliavimo priemonių tikslingumą. Svarbią praktinę reikšmę gali turėti ir kormoranų poveikio invazinio juodažiočio grundalo populiacijai įvertinimas.

Ginamieji teiginiai

- Atrajų analizė yra pakankamai tikslus kormoranų raciono kiekybinės sudėties tyrimo metodas;
- Juodkrantės kolonijoje perinčių kormoranų raciono sudėtis skiriasi tiek lyginant skirtingus metus, tiek pavasario ir vasaros sezonais;
- Kuršių marios yra svarbiausia Juodkrantės kolonijoje perinčių kormoranų maitinimosi akvatorija;

- Juodkrantės kolonijoje perinčių kormoranų mityba yra selektyvi tiek pagal žuvų rūšį, tiek pagal žuvų dydį;
- Kormoranų poveikis nėra pakankamai stiprus, kad sukeltų žymesnį žuvų gausumo pokytį arti Juodkrantės kolonijos esančiose akvatorijose;
- Per laikotarpį, apimantį didžiųjų kormoranų Juodkrantės kolonijos augimo ir stabilizacijos periodus, nei svarbiausių kormoranų raciono rūšių, nei bendra žuvų biomasė Kuršių mariose nekito;
- Didieji kormoranai, keisdami mitybos strategiją, efektyviai prisitaiko prie kintančių maisto išteklių. Kuršių mariose ir Baltijos jūroje plintantis invazinis juodažiotis grundalas per trumpą laiką tapo viena svarbiausių žuvų kormoranų racione.
-

Mokslinis pagrindimas

Darbo tema mokslinėje spaudoje paskelbtos 4 publikacijos:

1. Švažas, S., Chukalova, N., Grishanov, G., Pūtys, Ž., Sruoga, A., Butkauskas, D., Raudonikis, L. ir Prakas, P. 2011. The role of great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) for fish stock and dispersal of helminthes parasites in the Curonian Lagoon area. *Veterinarija ir zootechnika* 55(77): 79–85.
2. Troynikov, V. S, Gorfine, H. K., Ložys, L., Pūtys, Ž., Jakubavičiūtė, E. and Day, R. W. 2011. Parameterization of European perch *Perca fluviatilis* length-at-age data using stochastic Gompertz growth models. *Journal of Fish Biology* 79: 1940–1949.
3. Pūtys, Ž. ir Zarankaitė, J. 2010. Diet of the Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) at the Juodkrantė colony, Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica* 20(3): 179–189.
4. Rakauskas, V., Bacevičius, E., Pūtys, Ž., Ložys, L. ir Arbačiauskas, K. 2008. Expansion, feeding and parasites of the round goby, *Neogobius*

melanostomus (Pallas, 1811)), a recent invader in the Curonian Lagoon, Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica* 18(3): 180–190.

Darbo rezultatai pristatyti 7 tarptautinėse konferencijose:

1. Gorfine, H. K., Troynikov, V. S., Ložys, L., Pūtys, Ž., Jakubavičiūtė E. ir Day, R. W. 2011. Fish cohort response to gear selectivity - a stochastic framework. 2011 World Conference on Natural Resource Modeling, Ottawa, Canada.
2. Jakubavičiūtė, E., Pūtys, Ž., Ložys, L., Gorfine, H., Repečka, R. ir Bukontaitė, R. 2011. Perch (*Perca fluviatilis*) stock exploitation by great cormorants (*Phalacrocorax carbo sinensis*) and fishery in the Curonian Lagoon. Open Readings 2011, Vilnius, Lithuania.
3. Pūtys, Ž. 2010. Impact of Great Cormorant on fish abundance in the Curonian Lagoon. 5th International Student Conference: Biodiversity and functioning of aquatic ecosystems in the Baltic Sea region, Palanga, Lithuania.
4. Pūtys, Ž. ir Zarankaitė, J. 2009. Annual and seasonal variation of Great Cormorant diet composition at Juodkrantė Colony, Curonian spit. 4th International Student Conference: Biodiversity and functioning of aquatic ecosystems in the Baltic Sea region, Dubingiai, Lithuania.
5. Rakauskas, V., Bacevičius, E., Pūtys, Ž. ir Ložys, L. 2009. Expansion, feeding and parasites of the round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1811)), a recent invader in the Curonian Lagoon, Lithuania. 13th European Congress of Ichthyology, Klaipėda, Lithuania.
6. Rakauskas, V., Bacevičius, E., Pūtys, Ž. ir Ložys, L. 2009. Expansion, feeding and parasites of the round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1811)), a recent invader in the Curonian Lagoon, Lithuania. 4th International Student Conference: Biodiversity and functioning of aquatic ecosystems in the Baltic Sea region, Dubingiai, Lithuania.
7. Pūtys, Ž. 2008. Diet composition of Great Cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis* at the Juodkrantė colony, Curonian lagoon. 3rd

International Student Conference: Biodiversity and functioning of aquatic ecosystems in the Baltic Sea region, Juodkrantė, Lithuania.

Padėkos

Nuoširdžiai dėkoju savo darbo vadovui dr. Linui Ložiui už pasitikėjimą pakviečiant dirbti į Jūros ekologijos laboratoriją ir visokeriopą pagalbą rengiant šį darbą. Dėkoju konsultantui dr. Harry Gorfine už pagalbą rengiant publikacijas ir disertaciją, taip pat ir pagalbą lauko tyrimų metu. Esu dėkingas Jūros ekologijos laboratorijos bendradarbiams už pagalbą renkant medžiagą lauko tyrimų metu, atliekant analizę laboratorijoje, rengiant publikacijas ir disertaciją, be kurių ši disertacija būtų sunkiai įsivaizduojama: dr. Rimantui Repečkai už pagalbą renkant medžiagą ir rengiant disertaciją; Eglei Jakubavičiūtei už pagalbą lauko darbuose, didelį atliktą darbą analizuojant mėginius, pagalbą ruošiant šią disertaciją; Justui Dainiui už nepamainomą pagalbą lauko darbuose, dr. Vidai Žiliukienei ir dr. Valdemarui Žiliukui už vertingas pastabas rašant disertaciją; dr. Gintui Vaitoniui už šio darbo skaitymą, vertingas dalykines pastabas bei redagavimą; kapitonui Remigijui Rimkui už pagalbą praktiškai visose ekspedicijose į Kuršių marias ir Baltijos jūrą; Daliai Levickienei už pagalbą vykdant lauko darbus; Sandrai Pabrinkytei už pagalbą lauko darbuose ir palaikymą, Rasai Bukontaitei už pagalbą rengiant disertaciją; Jūratei Mažeikytei už pagalbą lauko darbuose ir analizuojant mėginius, dr. Svajūnui Stankui už pagalbą ekspedicijose. Šiame darbe taip buvo naudojami ilgamečio Jūros ekologijos laboratorijos vykdomo Kuršių marių monitoringo duomenys. Taip pat esu dėkingas už vertingas pastabas rengiant disertaciją ir už visokeriopą pagalbą, susijusią su kormoranų tyrimais, dr. Mindaugui Dagiui; dr. Ramūnui Žydeliui ir dr. Tomui Virbickui už vertingus komentarus ir pasiūlymus. Dėkoju dr. Petruui Prakui ir dr. Vidmantui Daugirdui už vertingus patarimus ir pagalbą ruošiant šio darbo pristatymą. Ypatingai dėkoju Kuršių Nerijos nacionalinio parko biologei Jūratei Zarankaitei už pagalbą renkant kormoranų mitybos mėginius, be kurios nuoseklus ir platus tyrimas būtų sunkiai įmanomas, taip pat ir už vertingas

pastabas rengiant disertaciją. Dr. Kęstučiui Arbačiauskui, dr. Jūratei Lesutienei ir Vytautui Rakauskui esu dėkingas už pagalbą vykdant stabilijų izotopų analizės mėginių paruošimą ir duomenų analizę. Dėkoju ornitologams Vaidui Vyšniauskui ir Egidijui Adomaičiui už pagalbą vykdant lauko darbus, Valentinui Pabrinkiui, Vytautui Pareigiui ir Rasai Uznytei už pagalbą renkant SIA mėginius. Kęstučiui Skrupskeliui ir Česlovui Koreivai esu dėkingas už alpinistinę įrangą ir konsultacijas. Taip pat dėkoju Mokslo ir enciklopedijų leidybos centro redaktorei Danutei Rimšienei už kalbos taisymą ir pastabas. Atskirai noriu padėkoti Vytui Karnakauskui už palaikymą ir pagalbą studijų metu.

Esu dėkingas Valstybiniam studijų fondui (iki 2010 m. Lietuvos valstybinis mokslo ir studijų fondas) už suteiktą paramą doktorantūros studijų laikotarpiu. Finansinę paramą tyrimų vykdymui suteikė Valstybinis studijų fondas, Tarptautinių mokslo ir technologijų plėtros programų agentūra, Lietuvos mokslo taryba (grantas Nr. LEK-24/2010).

1. Literatūros apžvalga

1.1. Kormoranų sistematika, paplitimas ir biologija

Didysis kormoranas (*Phalacrocorax carbo*) yra kormoraninių šeimos (Phalacrocoracidae, Pelecaniformes) paukštis (Nelson 2005). Iš viso šeimoje yra 39, kolonijomis gyvenančios, daugiausia jūrinių paukščių rūšys. Kormoranai paplitę visų žemynų pakrantėse bei prie daugelio vidaus vandens telkinių. Dauguma rūšių gyvena prie vėsių produktyvių pakrančių vandenų, tik kelios sutinkamos tropikuose. Prisitaikę aktyviai gaudyti gyvą grobį po vandeniu greitai plaukiodami iriantis kojomis. Paprastai maitinasi sekliuose, iki 10 m gylio vandenyse, kai kurios rūšys gali panerti giliau nei 100 m (Casaux *ir kt.* 2001). Maitinasi daugiausia žuvimis, nedidelę dalį mityboje sudaro bestuburiai (kai kurių rūšių mityboje jie gali vyrauti (Green *ir kt.* 1990)). Įprasta yra grupinė mityba. Nors aptinkami įvairesniuose biotopuose, nei kitos

jūrinių paukščių grupės, kormoranai gali maitintis palyginti nedideliu atstumu nuo kolonijos, taigi priklauso nuo greta esančių maisto išteklių. Skirtingai nuo kitų pelaginių jūrinių paukščių, kormoranų vadoje paprastai būna keli jaunikliai, kurie greitai auga ir subręsta. Migracija bei plitimas vyksta palei pakrantes, kadangi nardant plunksnos sušlampa ir paukščiai negali ilgesnį laiką likti ant vandens ir nutolti nuo kranto. Kormoranai nesukaupia energinių atsargų riebalų pavidalu, jiems reikia dažniau maitintis, jų skrydžiui reikia daug energijos. Dauguma rūšių nesuvirškintas maisto daleles atrija gleivėtų atrajų pavidalu. Atrajų analizė, kaip nesudėtingas, neletalus metodas, dažnai naudojama mitybos tyrimui (Carss *ir kt.* 1997, Barrett *ir kt.* 2007).

Didysis kormoranas (1 pav.) yra didžiausias ir plačiausiai paplitęs šeimos atstovas, sutinkamas didžiojoje Eurazijos dalyje, Š. Amerikoje, Afrikoje, Australijoje. Dydis jam suteikia privalumą, pakeliant laikiną badavimą migruojant, bei maitinantis įvairaus dydžio žuvimis ir konkuruojant su kitomis žuvilesių paukščių rūšimis. Išskiriami 6 (kartais 7) didžiojo kormorano porūšiai (Nelson 2005). Būdingas lytinis dimorfizmas, patinai stambesni už pateles. Europoje aptinkami du porūšiai: didesnis „atlantinis“ *Phalacrocorax carbo carbo* ir „kontinentinis“ *P. c. sinensis*, vidutinė kūno masė atitinkamai 3,1 ir 2,37 kg (Goostrey *ir kt.* 1998). *P. c. carbo* gyvena Atlanto vandenyno pakrantėse – Britų salose, Prancūzijoje, Skandinavijoje, Islandijoje. *P. c. sinensis* yra gausiausias ir plačiausiai paplitęs porūšis, sutinkamas Europos didesnėje dalyje, Turkijoje, Centrinėje Azijoje, Sibire, Kinijoje, Indijoje. D. Britanijoje peri mišriose kolonijose kartu su *P. c. carbo* ir galbūt kryžminasi tarpusavyje (Goostrey *ir kt.* 1998, Carss ir Ekins 2002).

Didysis kormoranas pasižymi ypač dideliu ekologiniu plastiškumu. Europoje veisiasi nuo Viduržemio ir Juodosios jūros pietuose iki Baltosios jūros šiaurėje. Gali perėti tiek medžiuose, tiek ant žemės ar ant uolų. Ypač efektyviai adaptuojasi mitybai kintančiomis sąlygomis – gali maitintis jūroje ir gėluosiuose vandenyse (Warke ir Day 1995), pelaginėmis ir dugninėmis žuvimis, įvairiuose gyliuose, pavieniui ar grupėmis. Didysis kormoranas yra efektyviausias žinomas plėšrūnas, kurio maitinimosi efektyvumas gali 30 kartų

viršyti kitų žuvilesių paukščių, pvz., pingvinų, efektyvumą, o naudodamiesi palyginti skurdžiais žuvų ištekliais Grenlandijos pakrantėse (žuvų gausumas apie 10 kartų mažesnis nei borealiniuose vandenyse ties Skandinavija ir Britų salomis), pasižymėjo aukštu kolonijos produktyvumu – išaugino vidutiniškai tris jauniklius lizde (Gremillet *ir kt.* 2001, Gremillet *ir kt.* 2004).



1 pav. Didysis kormoranas (*Phalacrocorax carbo sinensis*) Juodkrantės kolonijoje.

Didžiojo kormorano porūšis *P. c. sinensis* sutinkamas prie gėlųjų vidaus vandenų, vidaus jūrų ir lagūnų pakrantėse, apie penktadalis Europinės populiacijos gyvena vandenyno pakrantėse. Didžiausios Europoje kolonijos siekia iki 12000–14000 perinčių kormoranų porų (Kirikova *ir kt.* 2007, Nemtsov 2008, Herrmann *ir kt.* 2011). Dėtyje būna 2–4 kiaušiniai, inkubacija

trunka 28–30 d. Jaunikliai lizde išbūna apie 50–60 dienų. Daugintis pradeda 3–5 metų amžiaus. Gyvenimo trukmė apie 20 metų (Nelson 2005). Neperintys jauni paukščiai, kaip ir žiemojantys, laikosi nakvynės vietose. Žiemoja prie neužšalusių vandens telkinių Vakarų, Vidurio ir Pietų Europoje, Artimuosiuose Rytuose.

Daug panašumų su Europoje gyvenančiu didžiuoju kormoranu turi Šiaurės Amerikoje paplitęs ausuotasis kormoranas (*Phalacrocorax auritus*) – biologija, populiacijos statusu, sukeliomomis problemomis (Duffy 1995, Werner ir Hanisch 2003, Wires *ir kt.* 2001, Wires *ir kt.* 2003). Ausuotieji kormoranai, kaip ir *P. c. sinensis*, gyvena daugiausia prie vidaus vandens telkinių, maitinasi tiek pavieniui, tiek grupėmis, daugiausia smulkiais, iki 15 cm ilgio žuvimis. Gyvenimo ciklas irgi panašus: subręsta 3-iais gyvenimo metais, deda 2–5 kiaušinius, žiemą migruoja į pietus. Populiacija, drastiškai sumažėjusi dėl pesticidų, daugiausia DDT, poveikio, taip pat ir dėl žmonių naikinimo, 8-ame dešimtmetyje pradėjo greitai didėti ir netrukus užėmė ankstesnį arealą ir net viršijo ankstesnį dydį. Populiacijos augimo pagrindinės priežastys buvo panašios kaip ir Europoje – DDT uždraudimas 1972 m., taip pat ir kitų pesticidų naudojimo reguliavimas, apsaugos priemonės, akvakultūros išvystymas žiemavietėse pietinėse valstijose (ypač Misisipės deltoje), žmonių veiklos sukelti pokyčiai (žuvų išteklių pergaudymas, eutrofikacija, svetimkraščių žuvų introdukcija). Pastaruoju metu pastebimas populiacijos dydžio stabilizavimasis. Ausuotųjų kormoranų biologija, įvairūs jų mitybos aspektai yra gerai ištirti, vykdyta daug tyrimų, siekiant įvertinti jų poveikį žuvų populiacijoms. Pastebėtas žymesnis poveikis nedideliuose vandens telkiniuose, taip pat lokalus specifiniais atvejais (pvz., greta didelių kolonijų). Daugumoje atvirų didelių vandens telkinių nėra patikimų duomenų apie žymesnį kormoranų poveikį žuvų populiacijoms arba poveikis lokalus (Wires *ir kt.* 2001, Wires *ir kt.* 2003, Nelson 2005, Ontario Ministry of Natural Resources 2006, USDA 2008).

Lietuvoje perintys kormoranai pajūryje pasirodo vasario pabaigoje – kovo pradžioje (žemyninėje dalyje mėnesiu vėliau), neperintys paukščiai sugrįžta

maždaug 3 savaitėm vėliau (Dagys *ir kt.* 2004). Birželio mėnesio pabaigoje jaunikliai palieka koloniją ir paukščiai pradeda klajoti. Dalis paukščių kuri laiką dar grįžta nakvoti į koloniją, kiti išsisklaido didesnėje teritorijoje ir laikosi nakvynės vietose. Nuo spalio pradžios dėl migracijos kormoranų skaičius sparčiai mažėja, žiemoti Lietuvoje lieka pavieniai paukščiai (4 pav.) (Dagys *ir kt.* 2004). Lietuvoje sužieduoti kormoranai stebėti Vokietijoje, Prancūzijoje (Ložys ir Dagys 2008).

1.2. Kormoranų mityba

Didysis kormoranas yra beveik išimtinai gyvomis žuvimis besimaitinantis plėšrūnas oportunistas, pasižymintis didele raciono žuvų įvairove. Maitinasi labai įvairiuose vandens telkiniuose, tiek natūraliuose – upėse, ežeruose, jūrų lagūnose ir pakrantėse, tiek dirbtiniuose – žuvininkystės tvenkiniuose, užtvankose (Carss ir Marzano 2005). Kormoranai gausesni labiau eutrofikuočiuose vandenyse (Suter 1997, Engström 2001a), taip pat didesniuose vandens telkiniuose (Musil *ir kt.* 1995). Kartais pasitaiko net visai mažose kūdrose (A. Bubinas 2010, Gamtos tyrimų centras, *asm. pr.*). Maitinasi iki 35 km (dažniausiai iki 20 km) atstumu nuo kolonijos, kartais gali skristi daugiau nei 50 km. Maitintis paprastai skrenda du kartus per dieną, jauniklius maitinantys paukščiai - dažniau (Platteeuw ir Van Eerden 1995, Gremillet *ir kt.* 1999a, Paillisson *ir kt.* 2004, Nelson 2005). Toliau skrendantys paukščiai dauginimosi periodu praranda svorį, išaugina mažiau jauniklių (Platteeuw ir Van Eerden 1995). Paprastai maitinasi sekliuose vandenyse, vidutinis nėrimo gylis 6,1 m, bet gali panerti į didesnę nei 30 m gylį (Gremillet *ir kt.* 1999a). Žuvis aptinka naudodamiesi regėjimu, todėl svarbus veiksnys yra vandens drumstumas ir šviesos kiekis, nuo jo priklauso kokiame gylyje maitinasi (Strod *ir kt.* 2008, White *ir kt.* 2008). Pastebėta, kad Grenlandijoje šiauriau poliarinio rato žiemojantys didieji kormoranai nemažą laiko dalį maitinasi naktį, taigi galimi ir kiti aukos aptikimo būdai (Gremillet *ir kt.* 2005b). Nakties metu

stebėti besimaitinantys ir Š. Amerikoje gyvenantys ausuotieji kormoranas (Coleman ir Richmond 2007).

Nuo praeito amžiaus 7-ojo dešimtmečio pradžios įprastu tapo maitinimasis grupėmis, iki tol beveik nestebėtas (Van Dobben 1952, Dirksen *ir kt.* 1995, Van Dobben 1995, Van Eerden ir Voslamber 1995). Tam optimalios sąlygos yra mažas vandens skaidrumas (Secci disko gylis 50–80 cm), 3–4 m vidutinis gylis, grupėms susiformuoti turi būti bent 1000 perinčių porų dydžio kolonija (Van Eerden ir Voslamber 1995). Grupinis maitinimasis laikomas adaptacija maitintis smulkiais besibūriuojančiomis žuvimis eutrofiniuose drumstuose vandenyse (De Nie 1995). Tokia elgsena būdinga telkiniuose su plokščiu dugnu be akmenų ir gausesnės augalijos (Carss 2003). Gremillet *ir kt.* (1998a) nustatė, kad Chausey salose (Prancūzija) grupėmis besimaitinantys kormoranai mito išimtinai pelaginėmis žuvis, mityboje pavieniui dugninės žuvis sudarė didžiąją mitybos dalį. Grupinė mityba paprastai yra efektyvesnė (Morrison ir Slack 1977, Platteeuw ir Van Eerden 1995, Lekuona ir Campos 1997), tuo tarpu mityba pavieniui leidžia kormoranams eksploatuoti kitų rūšių ar didesnių žuvų išteklius, tokių kaip, pavyzdžiui, energiška turtingas europinis ungurys (*Anquilla anquilla*), arba vietose, netinkamose grupinei mitybai, pvz., dideliame gylyje (Voslamber *ir kt.* 1995, Paillisson *ir kt.* 2004). Grupinė mityba kormoranams leidžia išauginti daugiau jauniklių. Ijselmeerio ežero (Nyderlandai) kormoranų populiacijos, vienos didžiausių Europoje, produktyvumo sumažėjimas perpus 1994 ir 1999 m. siejamas su tuo, kad pakitus vandens skaidrumui, kormoranai nebegalėjo maitintis grupėmis (Van Eerden *ir kt.* 2003).

Didysis kormoranas yra vienas geriausiai ištirtų paukščių Europoje. Buvo vykdyta daug kormoranų raciono sudėties tyrimų, užregistruota mažiausiai 77 mitybinės žuvų rūšys. Iš jų reguliariai pasitaikė tik apie trečdalis. Upėse raciono sudėtis skyrėsi priklausomai nuo srovės. Srauniuose aukštupiuose vyravo lašišinės žuvis (Salmonidae), lėtesnės srovės ir gilesnėse vietose – karpinės (Cyprinidae), žemupiuose – ir plekšninės (Pleuronectidae). Ežeruose dažniausiai pasitaikė kuojos (*Rutilus rutilus*), ešeriai (*Perca fluviatilis*) ir

unguriai. Kitos svarbios rūšys buvo karšis (*Abramis brama*), raudė (*Scardinius erythrophthalmus*), lynas (*Tinca tinca*), taip pat kitos ešerinės (Percidae) – pūgžlys (*Gymnocephalus cernuus*), sterkas (*Sander lucioperka*) (Carss 2003). Didysis kormoranas, būdamas plėšrūnu oportunistu, minta dažniausiai aptinkamomis žuvų rūšimis, bet būdingas ir rūšinis selektyvumas. Plataus kūno formos žuvis yra sunkiau praryti ir jų dalis kormoranų mityboje būna mažesnė, nei mitybos telkinio žuvų bendrijoje (De Nie 1995, Van Dobben 1995, Veldkamp 1995b).

Kormoranai minta labai įvairaus dydžio žuvimis. Mitybos tyrimuose identifikuotų žuvų ilgis svyruoja nuo mažiau nei 2 cm iki 47 cm, kai kurių žuvų - ir didesnis (pvz., ungurių – iki 70–80 cm). Didžiausia raciono žuvų masė siekia iki 928 g, (Dirksen *ir kt.* 1995, Keller 1995, Suter 1997, Trauttmansdorff 2003, Lorentsen *ir kt.* 2004, Krzywosz 2007). Dalis kormoranų racione identifikuotų žuvų, ypač smulkių, gali patekti kartu su plėšriomis žuvimis kaip antrinis suvartojimas, t. y. būdamos plėšrių žuvų maisto objektu (Blackwell ir Sinclair 1995).

Neretai kormoranų mitybos tyrimuose, skrandžiuose ar atrajose, aptinkami bestuburiai. Daugeliu atveju jie greičiausiai patenka kartu su žuvimis, bet kai kurias atvejais jų tiesioginis suvartojimas yra akivaizdus, kai bestuburiai būna gausūs ar būna dideli, o juos galinčių praryti žuvų liekanų neaptinkama (Johnson *ir kt.* 1997). Bestuburiai kormorano mityboje paprastai sudaro nežymią dalį, dažniausiai tai vėžiagyviai (Blackwell *ir kt.* 1997, McKinnon *ir kt.* 2004, Lilliendahl ir Solmundsson 2006, Seefelt ir Gillingham 2006). Leopold ir van Damme (2003) nustatė, kad tam tikru metų laikotarpiu daugiašerė kirmėlė (*Nereis viriens*, Polychaeta) sudaro žymią kormoranų mitybos dalį – 17,2 %.

Kormoranams būdingi raciono sudėties skirtumai susiję su lytimi ir amžiumi. Tai galima paaiškinti skirtingomis maitinimosi strategijomis, susijusiomis su lytiniu dimorfizmu. Didesni patinai gali ilgesnį laiką išbūti po vandeniu ir panerti giliau (Gremillet *ir kt.* 1999a), jie minta didesnėmis žuvimis nei patelės, nors rūšinė raciono sudėtis yra panaši (Liordos ir Goutner 2009).

Jaunų paukščių maitinimosi efektyvumas yra mažesnis (Lekuona 2002), mityboje didesnę dalį sudaro smulkios lengviau pagaunamos žuvys (Stewart *ir kt.* 2005). Kormoranams taip pat būdingi sezoniniai bei erdviniai mitybos skirtumai. Jie gali būti susiję su žuvų, kuriomis jie minta, elgsena ir judėjimu – nerštinėmis migracijomis, nerštu (Adams *ir kt.* 1994, Neuman *ir kt.* 1997, Liordos ir Goutner 2007b). Aukštesnėse platumose žiemojantys kormoranai dėl sušlampančių plunksnų patiria žymiai didesnius energinius nuostolius nei šiltuoju metų laiku (Gremillet *ir kt.* 1998b, Gremillet *ir kt.* 2003, Enstipp *ir kt.* 2007c), kuriuos gali kompensuoti gaudydami didesnes žuvis (jų plaukimo greitis žemoje temperatūroje yra mažesnis), taigi ir praleisdami vandenyje mažiau laiko (Gremillet *ir kt.* 1998b, Johansen *ir kt.* 2001, Čech *ir kt.* 2008). Raciono sudėtis taip pat gali būti skirtinga pagal žuvų dydį ir rūšinę sudėtį maitinant jauniklius – mažesni jaunikliai maitinami smulkesnėmis, dėl formos ir dydžio lengviau praryjamomis žuvimis nei jau paaugę (Harris ir Wanless 1993, Veldkamp 1995b, Lehikoinen 2005, Lilliendahl ir Solmundsson 2006, Liordos ir Goutner 2007a, Liordos ir Goutner 2008). Sezoninė mitybos sudėties kaita taip pat gali būti siejama su žuvų populiacijų struktūros kaita sezono eigoje (Gwiazda ir Amirowicz 2010).

Lietuvoje kormoranų mityba buvo tirta Juodkrantės kolonijoje 2001–2002 m. analizuojant atrytas žuvis. Aptiktos 13 rūšių žuvys, svarbiausios buvo kuoja, sterkas ir karšis, sudariusios 73 % mitybos pagal masę. Taip pat buvo tirtas Dringio ir Baluošų ežeruose 2002–2003 m. nušautų kormoranų skrandžių turinys. Svarbiausios raciono žuvys buvo kuoja, seliava (*Coregonus albula*) ir lydeka (*Esox lucius*) (Žydelis *ir kt.* 2002, Dagys *ir kt.* 2004, Žydelis ir Kontautas 2008). 2006 m. buvo tirti žuvininkystės tvenkiniuose sumedžiotų kormoranų skrandžiai. Buvo identifikuotos 5 rūšių žuvys, 97 % mitybos pagal masę sudarė karpis (*Cyprinus carpio*) (Dagys *ir kt.* 2006).

1.3. Kormoranų mitybos tyrimo metodai

Kormoranų mityba tiriama įvairiais metodais siekiant nustatyti raciono kiekybinę ir kokybinę sudėtį, kitimą laike, prisitaikymą kintančioms sąlygoms, taip pat vertinant poveikį mitybos žuvų populiacijoms, mitybos persidengimą su kitais žuvimis mintančiais gyvūnais, vertinant poveikį akvakultūrai bei verslinei žvejybai (Duffy ir Jackson 1986, Carss *ir kt.* 1997, Barrett *ir kt.* 2007). Ilgalaikiai mitybos tyrimai taip pat leidžia paukščius naudoti kaip ekosistemų pokyčių indikatorius (Thompson *ir kt.* 1995, Montevecchi ir Myers 1996, Becker ir Beissinger 2006).

Tradiciškai naudojami žuvilesių paukščių mitybos tyrimo metodai apžvelgiami dviejose apžvalgose (Carss *ir kt.* 1997, Barrett *ir kt.* 2007). Atrajų, skrandžio turinio analizė, atrytos žuvys, taip pat tiesioginis besimaitinančių paukščių stebėjimas turi savų privalumų ir trūkumų. Stebėjimų metu dažnai neįmanoma nustatyti žuvies rūšies, dydis nustatomas apytiksliai, be to, dalį smulkių žuvų kormoranai gali praryti po vandeniu (Strod *ir kt.* 2003). Metodą taip pat sudėtinga taikyti dideliuose vandens telkiniuose. Dažnai taikomas mitybos tyrimo metodas yra skrandžių turinio analizė. Šiuo metodu gauti rezultatai gerai atspindi raciono sudėtį, gerai išsilaikiusios žuvų liekanos leidžia tiksliau įvertinti žuvų dydį. Tačiau tai letalus metodas, mėginių rinkimą komplikuoja etinės aplinkybės. Kormoranų medžioklei reikalingi specialūs leidimai, paprastai leidžiama medžioti žuvininkystės tvenkiniuose ne perėjimo laikotarpiu arba žiemavietėse – rezultatai neatspindi sezoninių ir maitinimosi įvairiuose vandens telkiniuose skirtumų, o mėginių skaičius taip pat ribotas. Žvejų tinkluose išpainiojusių paukščių skrandžių tyrimas taip pat gali nepakankamai atspindėti visą mitybą. Tinkluose dažniau žūva jauni pirmamečiai kormoranai (Bregnballe 1999), jų mityba skiriasi nuo labiau patyrusių subrendusių paukščių (Lekuona 2002, Stewart *ir kt.* 2005). Tokius mėginius galima rinkti tik tuose vandens telkiniuose, kur vykdoma verslinė žvejyba tinklais, kuri taip pat gali būti sezoniškai ribojama, pavyzdžiui pavasarį neršto metu.

Skirtingais metodais tirtos raciono sudėties tyrimo rezultatai gali skirtis. Atrytų žuvų analizės metodu nustatyta kormoranų maisto sudėtis dažnai skiriasi nuo atrajų analizės metodu gautų rezultatų (Veldkamp 1995a, Martyniak *ir kt.* 2003). Kai kurių tyrėjų nuomone, atrajų analizės metodu nustatyta kormoranų mitybos sudėtis geriau atspindi visą mitybos spektrą (Harris ir Wanless 1993, Casaux *ir kt.* 1998, Seefelt ir Gillingham 2006). Raciono sudėties skirtumus naudojant atrajų ir atrytų žuvų analizės metodus galima paaiškinti tuo, kad sutrikdžius paukščius, dideles žuvis yra lengviau atryti nei mažas (Veldkamp 1995b). Lyginant mitybos sudėtį, nustatytą analizuojant atrajas ir skrandžių turinį, taip pat gali skirtis rūšinė sudėtis (Derby ir Lovvorn 1997b, Johnson *ir kt.* 2010). Kormoranų skrandžio turinio analizė yra laikoma tiksliausiu maisto sudėties tyrimų metodų (Carss *ir kt.* 1997, Seefelt ir Gillingham 2006), tačiau galimybės surinkti medžiagą yra ribotos. Tai yra letalus mitybos tyrimo metodas, surinkti sezoninį raciono sudėties kitimą parodančius mėginius yra sudėtinga. Dėl įvairių sezoninių verslinės žvejybos apribojimų surinkti pakankamą žvejybos įrankiuose žuvusių kormoranų kiekį irgi yra sudėtinga. Be to, didesnė žuvusių kormoranų dalis būna jaunikliai (Bregnballe 1999), kurių raciono sudėtis skiriasi nuo subrendusių paukščių (Stewart *ir kt.* 2005). Atrajų analizės privalumas yra tas, kad šis metodas yra neletalus, minimaliai trikdant paukščius galima nesunkiai surinkti didelį kiekį mėginių visais sezonais tiek kolonijose, tiek žiemojančių ar nesubrendusių paukščių nakvynės vietose (Carss *ir kt.* 1997). Tai plačiausiai taikomas kormoranų mitybos tyrimo metodas, analizė yra palyginti nesudėtinga ir nebrangi.

Kormoranų mitybos tyrimas analizuojant atrajas ir iš dalies skrandžio turinį paremtas rūšiai specifinių žuvų skeleto liekanų identifikavimu ir jų bei žuvies dydžio alometrinėmis priklausomybėmis (Veldkamp 1995a, Granadeiro ir Silva 2000, Radke *ir kt.* 2000, Ross *ir kt.* 2005, Barrett *ir kt.* 2007, Tarkan *ir kt.* 2007). Atraja – tai amorfiškas gleivių gniužulas, kuriuo apveltas nesuvirškintas maisto liekanas (žuvų skeleto dalys, moliuskų kriauklės, patekusios kartu su žuvimis ir pan.) atryja kormoranai. Eksperimente nelaisvėje laikomi

kormoranai atrijo vieną atrają per dieną, kurioje buvo aptinkamos ankstesnę dieną suėstų žuvų liekanos (Zijlstra ir Van Eerden 1995). Jaunikliai pirmus du mėnesius atrają neatryjinėja, suaugusio paukščio dienos atrają kiekį per dieną pasiekia būdami vyresni nei 7 mėnesių amžiaus, be to, pastebėta, kad atrają atrijimas gali nutrūkti dėl streso (Trauttmansdorff ir Wassermann 1995). Abu šie tyrimai buvo atliekami su nelaisvėje laikomais paukščiais ir tai galėjo paveikti rezultatus.

Priklausomai nuo žuvies rūšiai būdingos otolito formos ir dydžio, otolitu apvirškinimo dydis skiriasi, dėl to galimos paklaidos apskaičiuojant žuvų dydį (Martucci *ir kt.* 1993, McKay *ir kt.* 2003a). Siekiant koreguoti tokias paklaidas yra naudojami įvairūs metodai. Kai kurie tyrėjai žuvų dydžiui nustatyti naudojo tik neapvirškintus otolitus (Suter ir Morel 1996). Bet tokie otolitai sudaro tik mažą dalį, prarandama didesnė dalis medžiagos, o nustatyti žuvų ilgiai buvo didesni, nei atrytų žuvų (Johnson *ir kt.* 2006). Karpinių žuvų kramtomieji gumburėliai labiau atsparūs apvirškinimui kormoranų skrandyje, mitybos tyrime geriausia naudoti juos kartu su otolitais ir ryklėdančiais (Veldkamp 1995a). Taip pat šis metodas gali nepakankami įvertinti smulkių ar turinčių mažus otolitus žuvų dalį maiste. Priklausomai nuo otolito formos ir dydžio, dalis jų gali būti suvirškinti, tam kompensuoti naudojami rūšiai specifiški korekcijos koeficientai (Casaux *ir kt.* 1998, Casaux 2003). Eksperimentai, atlikti su nelaisvėje laikomais kormoranais, parodė, kad maisto sudėtis, nustatyta analizuojant atrajas, žymiai skyrėsi nuo paukščiams duotų žuvų. Maitinant skirtingų rūšių žuvimis, jų otolitų aptikimo dažnis priklausomai nuo žuvų rūšies siekė 22–73 % (stambesnių žuvų buvo didesnis), tačiau virškinimą galėjo veikti stresas, dėl to rezultatus yra sunku palyginti su laisvėje gyvenančių paukščių (Duffy ir Laurenson 1983, Johnstone *ir kt.* 1990, Zijlstra ir Van Eerden 1995). Eksperimentais buvo nustatyta, kad dėl streso kormoranų skrandyje gali padidėti rūgštingumas (Zijlstra ir Van Eerden 1995). Casaux *ir kt.* (1998) apskaičiuoti korekcijos koeficientai tiriant laisvėje gyvenančių paukščių mitybą buvo mažesni nei eksperimentuose su nelaisvėje laikomais paukščiais. Daugelio tyrėjų nuomone, eksperimentinėmis sąlygomis

nustatytų specifinių žuvies rūšiai ir dydžiui korekcijos koeficientų negalima taikyti laisvėje gyvenančių kormoranų mitybos tyrimams (Zijlstra ir Van Eerden 1995, Casaux *ir kt.* 1998, McKay *ir kt.* 2003a). Žuvų liekanų aptikimas atrajose gali skirtis ir priklausomai nuo rūšies (Casaux *ir kt.* 1995, Grubel ir Waldman 2009). Dalis smulkių otolitų taip pat gali patekti į žarnyną (Barrett *ir kt.* 2007). Yra duomenų, kad gėlavandenių žuvų skeletas yra atsparesnis suvirškinimui (Privileggi 2003).

Daugelis tyrėjų, kormoranų mitybos tyrimui naudojantys atrajų analizės metodą, siekdami sumažinti otolitų ar kitų charakteringų skeleto dalių dalinio suvirškinimo įtaką rekonstruojant mitybos žuvų dydį, naudojo korekcijos koeficientus (Veldkamp 1995b, Neuman *ir kt.* 1997, Suter 1997, Casaux *ir kt.* 1998, Engström ir Jonsson 2003, McKay *ir kt.* 2003a). Virškinimo metu pirmiausia paveikiamos plonesnės, išsikišusios otolitų dalys, pavyzdžiui, rostrumas (Härkönen 1986, Leopold *ir kt.* 1998). Įvertinti suirimą galima palyginus šių dalių ir viso otolito dydį. Kai kurie tyrėjai kormoranų atrajų analizės rezultatus lygino su mitybos vandens telkinio žuvų bendrijos struktūra (Suter ir Morel 1996). Tačiau kormoranų mitybai yra būdingas selektyvumas pagal žuvų rūšį ir dydį, taigi jo raciono sudėtis skiriasi nuo žuvų populiacijų ir bendrijų struktūros (Engström ir Jonsson 2003). Kadangi eksperimentinės sąlygos, naudojant nelaisvėje laikomus paukščius, gali įtakoti žuvų skeleto dalių aptikimą ar apvirškinimo intensyvumą, jų rezultatų panaudojimas, siekiant įvertinti atrajų analizės metodo patikimumą, yra diskutuotinas.

Metodo patikimumo įvertinimui reikalingi alternatyvūs kiekybinės maisto sudėties tyrimo metodai. Vienas iš tokių metodų – stabiliųjų izotopų sudėties analizė (SIA). Pirmą kartą pradėtas taikyti 1980-ųjų viduryje (Peterson ir Fry 1987), per pastaruosius porą dešimtmečių šis metodas tapo plačiai taikomas paukščių trofinių ryšių tyrimuose (Hobson *ir kt.* 1994, Forero ir Hobson 2003, Bearhop *ir kt.* 2004, Inger ir Bearhop 2008). Metodas yra pagrįstas tuo, kad biologiškai svarbių elementų, tokių kaip anglis, azotas, deguonis, siera, sunkesni stabilūs izotopai skiriasi aktyvumu cheminėse reakcijose ir dėl šių skirtumų audiniuose susidaro skirtingos masės izotopų dalies pokytis.

Izotopinės sudėties pokytį nusako specifinis audiniui ir rūšiai diskriminacijos faktorius (Hobson ir Clark 1992b, Bond ir Jones 2008). Izotopinė gyvūnų audinių sudėtis atspindi mitybos ir buveinių įvairovę. Klasikiniai mitybos tyrimai paprastai parodo momentinę raciono sudėtį, siekiant įvertinti ilgesnio periodo mitybą dažnai reikia didelio kiekio mėginių. Izotopinė gyvūnų audinių sudėtis atspindi per ilgesnį laiko tarpą asimiliuoto maisto sudėtį, tyrimams nereikia daug mėginių. Įvairūs audiniai pasižymi nevienodu sintezės ir medžiagų apykaitos greičiu ir atspindi įvairių laikotarpių mitybą, taigi galima gauti duomenis apie skirtingų laikotarpių ir nevienodos trukmės periodų mitybą (Bearhop *ir kt.* 2002, Navarro *ir kt.* 2009). Sparčiausia medžiagų apykaita pasižymi kepenys, lėčiausia – kaulų audiniai (Hobson ir Clark 1992a). SIA metodas patogus dar ir tuo, kad nemažai mėginių galima paimti paliekant gyvūną gyvą. Naudojami analizei kraujas (Quillfeldt *ir kt.* 2008), nagai (Bearhop *ir kt.* 2003), kiaušinio lukšto membranos (Oppel *ir kt.* 2009), šlapalo rūgštis (Bird *ir kt.* 2008), iškvėpiamas CO₂, išmatos (Podlesak *ir kt.* 2005). Labai dažnai SIA naudojamos plunksnos, kurių izotopinė sudėtis atspindi mitybą šėrimosi ar jauniklių augimo metu (Becker *ir kt.* 2007). Chemiškai inertiškas plunksnas sudarantis keratinas leidžia naudoti analizei senus muziejų rinkinius, kartais daugiau nei 100 m. amžiaus, ir gauti duomenis apie ilgalaikius bendrijų pokyčius (Thompson *ir kt.* 1995, Becker ir Beissinger 2006). Naudojant maišymo modelius (*angl.* mixing models), galima kiekybiškai įvertinti izotopiškai skirtingų elementų dalį racione (Phillips ir Gregg 2003, Phillips *ir kt.* 2005, Schmidt *ir kt.* 2007, Layman *ir kt.* 2012). Analizėje naudojamų izotopų didesnis skaičius leidžia vertinti daugiau (vienetu daugiau nei izotopų skaičius) tokių raciono dalių (Phillips 2001, Moreno *ir kt.* 2010). SIA taip pat leidžia kiekybiškai įvertinti klasikiais mitybos tyrimo metodais gautų rezultatų patikimumą (Hobson *ir kt.* 1994, Hobson 2009). Izotopiškai maisto šaltiniai taip pat skiriasi įvairaus druskingumo vandens telkiniuose, tokiu būdu galima įvertinti skirtingų vandens telkinių svarbą paukščių mitybai (Bearhop *ir kt.* 1999, Fry 2002, Russel *ir kt.* 2003a). SIA metodu taip pat galima tirti individualius mitybos skirtumus ir atskirų individų

specializaciją (Bearhop *ir kt.* 2006, Anderson *ir kt.* 2009, Jaeger *ir kt.* 2009). SIA metodas leidžia kiekybiškai įvertinti raciono sudėtį, o tai yra labai svarbu vertinant žuvilesių paukščių poveikį žuvų populiacijoms (Hobson 2009), tačiau daryta palyginti nedaug tyrimų su kormoranais. C ir N izotopų diskriminacijos faktoriai yra nustatyti plunksnoms, kepenims ir raumenims (Mizutani *ir kt.* 1990, Mizutani *ir kt.* 1992, Hobson 2009). Didžiojoje Britanijoje ir Šiaurės Amerikoje buvo tirtas kormoranų maitinimosi vietų pasirinkimas (Bearhop *ir kt.* 1999, Russell *ir kt.* 2003a, Hebert *ir kt.* 2008).

1.4. Didžiųjų kormoranų dienos maisto suvartojimas

Dienos energijos sąnaudos ir dienos maisto suvartojimas (*angl.* Daily energy expenditure and daily food intake) yra esminiai parametrai vertinant kormoranų poveikį. Šiems parametrams nustatyti naudojama cdaug skirtingų metodų, kartu vertinant asimiliacijos efektyvumą ir maisto energinę vertę (Ridgway 2010). Centrinės Europos vandenyse žiemojančių kormoranų dienos suvartojimas, nustatytas naudojant žymėto vandens metodą, siekė 539 g (Keller ir Visser 1999). Skaičiuojant dienos maisto poreikį pagal laiko ir energijos biudžetą, nustatyta, kad per dauginimosi laikotarpį inkubacijos periodu dienos suvartojimas siekė 238 g, maitindamas 2 jauniklius, kormoranas vidutiniškai suvartojo 423 g (Gremillet *ir kt.* 1995). Šis tyrimas buvo vykdytas Šiaurės Vokietijos Baltijos pajūryje esančioje kormoranų kolonijoje, taigi sąlygomis, artimomis esančioms Lietuvoje. Respirometriniu metodu laboratorijos sąlygomis nustatytas dienos suvartojimas, apskaičiuotas pagal rekomenduojamą asimiliacijos efektyvumo koeficientą 0,8 ir vidutinę žuvų energinę vertę $5,42 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$ (Carss *ir kt.* 1997), siekė 494 g (Schmid *ir kt.* 1995, Ridgway 2010). Apskaičiuotas dienos suvartojimas pagal rekonstruotą žuvų masę atrajose siekė nuo 350 iki 512 g ir buvo vidutiniškai mažesnis, nei nustatytas kitais metodais (Dirksen *ir kt.* 1995, Engström ir Jonsson 2003, Privileggi 2003, Seiche 2003, Stempniewicz *ir kt.* 2003a, Wolter ir Pawlizki 2003, Ridgway 2010). Kadangi nėra tiksliai žinoma, ar kormoranai atryja vieną

atrają per parą, bet to, galimos paklaidos apskaičiuojant žuvų masę, rekomenduojama naudoti kitais metodais apskaičiuotą maisto suvartojimą per dieną (Carss *ir kt.* 1997, McKay *ir kt.* 2003a). Per dieną suvartojamo maisto kiekiai, nustatyti skaičiuojant laiko ir energijos biudžetą ir naudojant lizduose įrengtas automatines svarstyklas, buvo panašūs, tuo tarpu matuojant skrandžio temperatūrą buvo nustatomas mažesnis dienos maisto poreikis (Gremillet *ir kt.* 2000). Vidutinis jauniklių dienos maisto suvartojimas per visą buvimo lizde laikotarpį, nustatytas naudojant po lizdu sumontuotas svarstyklas, siekė 408 g (Carpentier ir Marion 2003), panašus kiekis buvo apskaičiuotas naudojant energinį modelį ir siekė 386 g (Platteeuw *ir kt.* 1995).

Kadangi kormoranų plunksnos nardant sušlampa ir prastai apsaugo nuo šilumos praradimo, dėl žemos vandens temperatūros ir didelio nėrimo gylio energiniai poreikiai maitinimosi metu gali padidėti iki 258 % (Gremillet ir Wilson 1999, Enstipp *ir kt.* 2006). Dėl šios priežasties kormoranams yra ypač svarbus grobio prieinamumas. Ypatingos struktūros plunksnos panėrus leidžia išlaikyti tokį oro kiekį, kuris minimalizuoja plūdrumą (tuo pačių ir energines nėrimo sąnaudas) ir užtikrina minimalius šilumos nuostolius (Gremillet *ir kt.* 1998b, Gremillet *ir kt.* 2005a). Kormoranai taip pat sugeba termoreguliacijai panaudoti šilumą, išsiskiriančią virškinimo metu (Enstipp *ir kt.* 2007a). Didieji kormoranai gaudymo efektyvumu žymiai lenkia kitus vandens paukščius, pvz., sugaunamos žuvies kiekis per 1 minutę, praleistą po vandeniu, siekia nuo 9–15 g (Gremillet 1997) iki daugiau nei 41 g, maitinantis esant mažam žuvų gausumui (Gremillet *ir kt.* 2004). Tuo tarpu pingvinų nustatytas efektyvumas siekė mažiau nei 2 g. Panašus buvo ir apskaičiuotas Grenlandijoje žiemojančių kormoranų maitinimosi efektyvumas – 41 g/min (Enstipp *ir kt.* 2007c). Be to, kormoranų dienos maisto poreikis yra mažesnis nei kitų žuvilesių paukščių nesušlampančiomis plunksnomis, pvz., panašios kūno masės šiaurinio padūkėlio (*Morus bassanus*) maisto suvartojimas per dieną yra apie du kartus didesnis (Gremillet *ir kt.* 1999b).

1.5. Didžiųjų kormoranų populiacinis sproginimas

Didžiojo kormorano *P. c. sinensis* porūšis XX amžiaus viduryje buvo prie išnykimo ribos. Dėl naikinimo, taip pat buveinių nykimo, XIX a. daug kur išnyko, XX a pirmojoje. pusėje jų buvo išlikę tik Nyderlanduose, vakariniame arealo pakraštyje; populiacija per šį laikotarpį niekada nesiekė 4000 porų (Van Eerden ir Gregersen 1995). Amžiaus viduryje populiaciją veikė ir pesticidai, ypač DDT. Šešto dešimtmečio pradžioje buvo likę tik apie 4000 perinčių paukščių porų, daugiausia Vokietijoje, Lenkijoje ir Nyderlanduose (Bregnballe 1996). Kormoranų populiacija ėmė augti 70-ųjų pradžioje pradėjus saugoti, taip pat apribojus pesticidų naudojimą.

Baltijos jūros regione kormoranai buvo išnaikinti XIX a. (Ivanauskas 1938, Samusenko 2008, Herrmann *ir kt.* 2011). Vėl pradėjo perėti 1938 m. Danijoje, 1948 m. Švedijoje. Iki XX a. 8-o dešimtmečio vidurio populiacijos, daugiausia dėl DDT ir polichlorintų bifenilų (PCB) poveikio, kito mažai, vėliau, uždraudus DDT naudojimą, sparčiai gausėjo. Per 80-uosius populiacija išaugo apie 8 kartus, 2009 m. Baltijos jūros baseine perėjo apie 165 000 porų. Pastaruosius keletą metų pietinėje Baltijos regiono dalyje kormoranų populiacija yra stabili, centrinėje ir ypač šiaurinėje dalyse gausėja (Herrmann *ir kt.* 2011). *P. c. carbo* porūšio kormoranų gausumas nuo XX a. vidurio kito nežymiai, prieaugis per metus siekė apie 3 % (Van Eerden *ir kt.* 1995). Nuo 1997 m. didysis kormoranas išbrauktas iš Paukščių Direktyvos I priedo, taigi Europos Sąjungos šalys narės neprivalo jų apsaugai steigti saugomų teritorijų. Pažymėtina, kad Šiaurės Amerikoje gyvenančio kuoduotojo kormorano populiacinio sproginimo laikas ir priežastys yra panašūs kaip ir didžiojo kormorano *P. c. sinensis* porūšio (USFWS 2003).

Didžiųjų kormoranų populiacijos žymus augimas šiuo metu vyksta šiaurės rytų kryptimi (Raltijos šiaurės regionas), taip pat Ukrainoje ir Pietų Rusijoje (Kirikova *ir kt.* 2007, Nemtzov 2008, Samusenko 2008, Herrmann *ir kt.* 2011). Didžiųjų kormoranų populiacijos dydžio Europoje vertinimas skiriasi priklausomai nuo metodų. Europinė *P. c. sinensis* populiacija pagal 2006 m.

perinčių paukščių apskaitas buvo 320 000 perinčių porų, *P. c. carbo* porūšio buvo 57 000 perinčių porų (Bregnballe *ir kt.* 2011). Bendras didžiųjų kormoranų skaičius kartu su nesubrendusiais individais Europoje 2007 m. siekė 1,2 milijono (Wetland International Cormorant Research Group 2008). Europos žvejų mėgėjų aljanso (EAA) vertinimu, 2006 m. vasarą kormoranų skaičius siekė 450 000 perinčių porų ir apie 2,2–2,3 mln. paukščių (Kohl 2010).

Kormoranų populiacijos taip pat augimas sutapo su eutrofikacijos, tuo pačiu ir vandenų produktyvumo, didėjimu. Tokiuose vandenyse ichtiocenozė kaitos kryptis yra nestabilių žuvų bendrijų, kuriose vyrauja smulkios, trumpaamžės, anksti subręstančios, tokios kaip pūgžlys, ešerys, stinta (*Osmerus eperlanus*) ir (arba) karpinės žuvys, pavyzdžiui kuoja ir karšis, link (De Nie 1995). Kormoranų gausumas Šveicarijos ežeruose stipriai teigiamai koreliuoja su ešerių ir karpinių žuvų, ypač kuoju, gausumu (Suter 1995b). Sėkminga kormoranų adaptacija dėl žmogaus veiklos kintančiomis sąlygomis buvo pastaraisiais dešimtmečiais paplitęs grupinis maitinimosi būdas, kai drumstuose eutrofiniuose vandenyse su negausia povandenine augalija gaudomos nedidelės besibūriuojančios žuvys, tokios kaip kuojos, ešeriai, stintos (De Nie 1995, Veldkamp 1995b). Stambių plėšrių žuvų pergaudymas dėl intensyvios verslinės žvejybos irgi įtakojo smulkių žuvų gausėjimą – tai dar vienas veiksnys, palankus kormoranų gausėjimui (De Nie 1995, Van Eerden *ir kt.* 1995).

Ashmole (1963) iškėlė hipotezę, kad jūrinių paukščių kolonijų dydis reguliuojamas dauginimosi laikotarpių, išnaudojus maistu resursus arti kolonijos – pasiekti toliau esančius resursus reikia daugiau energijos sąnaudų ir atitinkamai mažėja kolonijos produktyvumas. Yra atlikta tik keletas tyrimų, patvirtinančių, kad aplink dideles paukščių kolonijas susiformuoja tokia sumažėjusių maisto išteklių teritorija – Ashmole halas (Gaston *ir kt.* 2007). Eksperimentinėmis sąlygomis buvo nustatytas slenkstinis 2 g m^{-3} žuvų tankis, kai ausuotųjų kormoranų aukos sugavimo sėkmingumas neproporcingai mažėja (Enstipp *ir kt.* 2007b). Tik vienas tyrimas parodė, kad tokiu būdu gali

būti reguliuojamos ir kormoranų kolonijos: buvo nustatytas žuvų gausumo mažėjimas artėjant prie ausuotųjų kormoranų kolonijos (Birt *ir kt.* 1987). Arčiau prie Katy Rybackie kormoranų kolonijos esančioje Aistmarių dalyje žuvų gausumas buvo nustatytas mažesnis nei labiau nutolusioje akvatorijoje, tačiau aukštas kolonijos produktyvumas rodė, kad maisto išteklių nebuvo ribojančių veiksniu (Stempniewicz *ir kt.* 2003a). Frederiksen ir Bregnballe (2000) produktyvumo mažėjimą, jaunų paukščių grįžimo į koloniją sumažėjimą ir mirtingumo padidėjimą senoje kolonijoje aiškina galimu maisto išteklių sumažėjimu arti kolonijos esančiuose vandenyse. Iš kitos pusės, didieji kormoranai yra efektyviausi žinomi jūriniai plėšrūnai (17–41 g sugautų žuvų per minutę panėrus) ir netgi maitindamiesi skurdžiuose poliariniuose vandenyse pasižymimi dideliu kolonijų produktyvumu (Gremillet *ir kt.* 2004).

Juodkrantės apylinkėse kormoranai žinomi nuo XIX a. pradžios. Kelis kartus jų bendros su pilkaisiais garniais (*Ardea cinerea*) kolonijos išnyko dėl žmonių persekiojimo, paskutinė, buvusi maždaug dabartinės kolonijos vietoje, išnyko apie 1887 m. Tuo pačiu laikotarpiu minimos ir kormoranų kolonijos Nemuno žemupyje (Gražulevičius ir Elertas 2005). Lietuvoje didieji kormoranai, iki tol stebėti praskrendantys, vėl pradėjo perėti 1986 m. (Stanevičius ir Paltanavičius 1997), Juodkrantės kolonijoje – 1989 m. (Jusys 1997). Lietuvoje perinčių kormoranų skaičius sparčiai augo iki 2003 metų ir pasiekė apie 4000 perinčių paukščių porų, iš kurių apie 3000 peri Juodkrantės kolonijoje (Dagys *ir kt.* 2007). Žinomos 13 kormoranų kolonijų prie vidaus vandens telkinių, perinčių paukščių skaičius jose skirtingais metais kito, o dalyje jų, matyt dėl žmonių baidymo, jau nebeperi (Ložys ir Dagys 2008).

1.6. Žmogaus konfliktai su kormoranais ir poveikis žuvų bendrijoms

Nuo praeito amžiaus 8-ojo dešimtmečio vidurio apie 100 kartų išaugusi didžiųjų kormoranų populiacija sukėlė daug konfliktų su žvejais mėgėjais ir verslininkais, žuvų augintojais, aplinkosaugininkais bei miškininkais. Dauguma konfliktų kyla dėl žuvininkystės nuostolių (Carss 2003).

Kormoranus žvejai dažnai laiko vienu iš svarbiausių mažėjančių žuvų išteklių kaltininku (Bell 2004), nors neretai kitų žuviesių paukščių poveikis irgi būna didelis. Ijselmeerio ežere (Nyderlandai) kormoranams teko 40 % visų žuviesių suvartotų žuvų (Mous *ir kt.* 2003), 2001 Kuršių mariose jie atitinkamai suvartojo apie 50 % (Žydelis ir Kontautas 2008).

Kaip ir daugelio plėšrūno ir aukos tyrimų atveju, kormoranų biologija yra gerai žinoma, tai gal būt geriausiai ištirta laukinių paukščių rūšis Europoje; mityba taip pat žinoma, kaip ir jos tyrimo metodų paklaidos. Deja, mažai žinoma apie kormoranų poveikį žuvų populiacijoms, taip pat mažai žinoma apie poveikį visai žuvų bendrijai mastu (ICES 2009). Dažnai kormoranų poveikio vertinimui trūksta patikimų duomenų apie žuvų populiacijas, neretai yra sudėtinga tiksliau įvertinti suvartojimą. Vandens telkiniai dažnai yra sudėtingos atviros sistemos, žuvų populiacijas taip pat veikia ir kiti veiksniai, tokie, kaip žvejyba, buveinių kitimas, kiti plėšrūnai (Mous *ir kt.* 2003, Stempniewicz *ir kt.* 2003a, Stempniewicz *ir kt.* 2003b, Harris *ir kt.* 2008).

Žymesnį poveikį kormoranai gali daryti mažuose ar dirbtiniuose vandens telkiniuose, kuriuose neretai žuvims trūksta natūralių slėptuvių (Britton *ir kt.* 2003, Davies *ir kt.* 2003). Didelę žalą kormoranai daro žuvininkystės tvenkiniuose tiek tiesiogiai išgaudydami žuvis, tiek sulėtėjęs jų augimui dėl sužeidimo ir streso (Dobrowolski ir Dejrowski 1997, Werner 2000, Taylor ir Dorr 2003). Papildomos išlaidos taip pat patiriamos siekiant apsaugoti žuvis baidant kormoranus, darant slėptuves (Mckay *ir kt.* 2003b, Russell *ir kt.* 2003c, Seiche 2003, Shy *ir kt.* 2003). Kai kuriais atvejais kormoranai gali daryti poveikį retų ar nykstančių žuvų populiacijoms (Winfield *ir kt.* 2003).

Kormoranų mityboje vyrauja smulkios žuvys, dažniausiai mažesnės nei leidžiami versliniai dydžiai, todėl tiesioginė konkurencija su versline žvejyba yra nedidelė (Andersen *ir kt.* 2007), nors gali suvartoti didelius kiekius verslinių žuvų rūšių (Eschbaum *ir kt.* 2003). Kormoranai taip pat laikomi Europinių ungurių, vienos iš vertingiausių verslinių žuvų Europoje, svarbiu natūraliu priešu, labai apytiksliais skaičiavimais suvartodami apie trečdalį verslinių laimikių kiekį (ICES 2007). Tačiau didelė dalis kormoranų mitybos

tyrimų rodo, kad unguriai sudaro tik nedidelę dalį (Dirksen *ir kt.* 1995, Keller 1995, Carss ir Marquiss 1997, Martucci 1997, Noordhuis *ir kt.* 1997, Van Eerden ir Zijlstra 1997, Carpentier *ir kt.* 2003, Privileggi 2003, Russell *ir kt.* 2003b, Wziatek *ir kt.* 2003, Carpentier *ir kt.* 2009). Kormoranų mitybos žymesnę dalį unguriai gali sudaryti įžuvinamuose vandens telkiniuose (Knoesche 2003), taip pat jų dalis būna didesnė maitinantis pavieniui (Kieckbusch ir Koop 1997). Mažiau ungurių kormoranai pagauna drumstuose eutrofikuojuose vandens telkiniuose, kur svarbią dalį sudaro grupinė mityba (Van Dobben 1952, Van Dobben 1995).

Didelė dalis kormoranų poveikio tyrimų išgaudomą žuvų biomą vertina kaip prarastus išteklius (Ross ir Johnson 1997, Diamond *ir kt.* 2003, Stefens 2010). Modeliuojant žuviesių paukščių poveikį žuvų ištekliams, jis žymiai išauga maitinantis jaunomis žuvimis, su sąlyga, kad ne su paukščiais susijęs mirtingumas yra nedidelis (Cairns 1992), tai būdinga akvakultūros vandens telkiniams ir paprastai nebūdinga natūraliuose telkiniuose. Iš kitos pusės, gausias jaunas žuvimis labiau veikia nuo tankio priklausoma mirtingumo kompensacija (Simmonds *ir kt.* 2000, Rose *ir kt.* 2001, Engström ir Jonsson 2003, Irwin *ir kt.* 2009). Dalton *ir kt.* (2009) nustatė, kad 70 % ausuotųjų kormoranų sukkelto silkinės perpelės (*Alosa pseudoharengus*), svarbios kormoranų raciono žuvies, mirtingumo buvo kompensuotas. Vandens telkiniuose, esančiuose netoli didelių kolonijų, kormoranų suvartojamų žuvų kiekis gali būti pakankamai didelis (daugiau nei 20 kg ha⁻¹), žymiai viršijantis verslinius laimikius (Wolter ir Pawlizki 2003).

Kormoranų daroma žala gali būti ne tik tiesioginė, prarandant jų sugautas žuvis, bet ir netiesioginė. Dalis žuvų, ypač didesnės, lieka sužeistos, dėl to padidėja infekcijos tikimybė ir mirtingumas, sulėtėja augimas (Suter 1995a, Suter 1997, Adamek *ir kt.* 2007, Kortan *ir kt.* 2008). Nors natūraliuose vandens telkiniuose yra žinomi atvejai, kai nemaža dalis juose gyvenančių žuvų turėjo kormoranų sužeidimų žymių – iki 16 % (Suter 1995a), stebint povandenine kamera nustatyta tik 0,4 % atvejų, kai po kormorano atakos pabėgo sužeista žuvis (Gremillet *ir kt.* 2006). Loch Leveno ežere (Škotija) 21,5 % ešerių turėjo

kormoranų sužeidimų žymes, tuo tarpu tarp 256 pagautų margujų upėtakių (*Salmo trutta fario*) sužalotas aptiktas tik vienas (Wright 2003).

Esant kormoranams, žuvys gali keisti elgseną, šviesiu paros metu vengdamos atvirų vietų (Russell *ir kt.* 2003d). Plėšrūnų pavojus sumažina žuvų maitinimosi efektyvumą, dėl to sulėtėja augimas (Allouche ir Gaudin 2001). Eksperimentiškai buvo parodyta, kad esant plėšriems paukščiams, sumažėja žuvų gausumas (mirtingumas dėl paukščių išėdimo nebuvo kompensuotas) ir vidutinis dydis (Steinmetz *ir kt.* 2003). Tačiau tokie eksperimentai galimi tik nedideliuose telkiniuose ir rezultatų tinkamumas didesnėse ir labiau sudėtingose sistemose gali būti ribotas (Harris *ir kt.* 2008). Iš kitos pusės, slėptuvių buvimas, tame tarpe ir dirbtinių, gali žymiai sumažinti kormoranų išgaudomų žuvų kiekį (Russell *ir kt.* 2008).

Kormoranai gali taip pat daryti nuostolius gaudydami žuvis gaudyklėse, taip pat sumažėjus vertei dėl sužalojimų ar įsipainiojus išbaidytoms žuvisms į gaudyklės tinklus (Craven ir Lev 1987, Bildsoe *ir kt.* 1998, Bregnballe 1999).

Žuvys į plėšrūnų poveikį reaguoja įvairiais būdais, tokiais kaip spartesnis augimas, siekiant greičiau „peraugti“ labiausiai plėšrūnų veikiamą ilgio grupę, taip pat su elgsena susijusiais prisitaikymais (Wals *ir kt.* 1990). Dažnai žuvys laikosi būriais, sutrikdydamos plėšrūnus, kuriems būna sunkiau išsirinkti auką (Gremillet *ir kt.* 2006). Plėšrūnai taip pat gali veikti netiesiogiai, keisdami konkurencinius santykius aukos populiacijoje. Eksperimentinėje sistemoje su šapalais (*Leuciscus cephalus*) ir imituotais plėšriais paukščiais, augimas ne tik sulėtėjo, bet ir žymiai sumažėjo augimo skirtumai tarp žuvų (Allouche ir Gaudin 2001).

Pažymėtina, kad įveisiamos žuvys yra labiau veikiamos plėšrūnų, nes nepakankamai prisitaikiusios jų vengti (Simmonds *ir kt.* 2000, USFWS 2003). Loch Leven ežere (Škotija) žiemojantys kormoranai išgaudė apie 30 % įžuvinamų upėtakių (Stewart *ir kt.* 2005), bet nenustatyta koreliacija tarp kormoranų skaičiaus ir žvejų mėgėjų pagautų žuvų dydžio, bendro kiekio ir sugavimų pastangai (Wright 2003). Anglijoje ir Velse vykdytas tyrimas taip pat neparodė ryšio tarp kormoranų ir žvejų mėgėjų laimikių vandens

telkiniuose, įžuvintuose vaivorykštiniais upėtakiais (*Oncorhynchus mykiss*) (Callaghan *ir kt.* 1998). Švedijoje pastebėtas lašišų (*Salmo salar*) ir šlakių (*Salmo trutta trutta*) sumažėjimas sutapo su kormoranų populiacijos gausėjimu, bet tyrimas naudojant ženklintas žuvis parodė tik nežymų poveikį šlakiams (Boström *ir kt.* 2009). Vetemaa *ir kt.* (2010) netoli nuo kormoranų kolonijos esančioje įlankoje prie Hiiumaa salos nustatė kuojų ir ešerių gausumo sumažėjimą, kuris gali būti siejamas su kormoranų poveikiu. Žuvų gausumo mažėjimas, stebėtas žymiai didesnėje teritorijoje, gali būti siejamas su tuo, kad tirta įlanka yra svarbi šių žuvų nerštavietė, dėl to kormoranų poveikis gali būti žymiai didesnis. Taip pat nustatyta, kad tuo pačiu laikotarpiu žymiai pagausėjo pūgžlių.

Padidėjęs kai kurių žuvų mirtingumas nustatytas arti ausuotųjų kormoranų kolonijų (Rustem *ir kt.* 2005), taip pat stebėtas poveikis išuvinant jaunikiams (Blackwell *ir kt.* 1997, Derby ir Lovvorn 1997a, USFWS 2003). Ontarijo ežere (JAV) mažažiočio upėtakinio ešerio (*Micropterus dolomieu*) gausumo mažėjimas sutapo su kormoranų gausėjimu ir mirtingumo padidėjimas paukščių veikiamose amžiaus grupėse nustatytas pakankamai didelis, kad sukeltų šiuos pokyčius (Lantry *ir kt.* 1999). Kormoranų poveikis žuvų populiacijoms gali būti stipresnis, kai mityboje vyrauja žuvis kritiniu joms laikotarpiu, pavyzdžiui, neršto metu (Johnson *ir kt.* 2002). Tačiau daugelio tyrimų atvejų žymesnis poveikis nebuvo stebėtas arba buvo nepakankamai patikimų duomenų apie kormoranų poveikį (Ross ir Johnson 1997, Trapp *ir kt.* 1997, Glahn *ir kt.* 1998, Taylor ir Dorr 2003, Diana *ir kt.* 2006, Dalton *ir kt.* 2009). Nustatytas panašus ausuotųjų kormoranų suvartojamų suaugusių ešerinių žuvų kiekis kaip ir sugaunamų žvejų mėgėjų Oneidos ežere (Š. Amerika) turėjo mažą poveikį pastarųjų laimikiams, bet, tyrėjų nuomone, potencialiai gali sumažinti laimikius ateityje (VanDeValk *ir kt.* 2002). Hurono ežere (JAV) ausuotieji kormoranai tik anksti pavasarį suvartodavo didesnę kiekį geltonųjų amerikinių ešerių (*Perca flavescens*), svarbaus verslinės ir mėgėjiškos žvejybos objekto, ir galimai darė minimalų poveikį jų populiacijai (Belyea *ir kt.* 1997). Minesotos valstijoje išanalizavus 40 metų laikotarpio,

apimančio periodus prieš ir po kormoranų ekspansijos, svarbių verslinei ir mėgėjiškai svarbių žuvų gausumą, nenustatyta nė vienos iš trijų tirtų žuvų rūšių (*Sander vitreus*, *S. canadense*, *Perca flavescens*) gausumo sumažėjimo, nors suvartojimas siekė apie 14 kg ha⁻¹ (Heinrich 2008). Esant mažo plekšniažuvių gausumo Vadenos jūroje (Nyderlandai) laikotarpiams, nustatytas didelis kormoranų poveikis pirmamečiams jaunikiams – iki 49,5 % bendro mirtingumo, tuo tarpu įprastais metais poveikis buvo žymiai silpnesnis (Leopold *ir kt.* 1998). Kormoranų poveikis žuvų populiacijoms gali būti žymesnis nedideliuose vandens telkiniuose, pvz., lašišinėms žuvims upių aukštupiuose (Staub *ir kt.* 1998).

Dideli aukšto produktyvumo eutrofiniai vandens telkiniai, tokie kaip Kuršių marios, dažnai yra svarbūs verslinei ir mėgėjiškai žūklei ir tuo pačiu ypač tinkami didelėms kormoranų kolonijoms įsikurti. Todėl su kormoranais susiję konfliktai juose yra ypač aktualūs ir ten yra vykdyta nemažai kormoranų poveikio tyrimų. Ijselmeerio ežero sistema (Nyderlandai), kurio apylinkėse perintys kormoranai XX a. viduryje sudarė didžiąją dalį *P. c. sinensis* populiacijos, yra viena iš labiausiai tyrinėtų. Buvo tirta tiek mitybos sudėtis, tiek suvartojimas bei vertintas poveikis (Van Dobben 1952, Platteeuw ir Van Eerden 1995, Van Dobben 1995, Van Eerden ir Voslamber 1995, Mous 2000, Mous *ir kt.* 2003, Van Eerden *ir kt.* 2003). Aistmarės, esančios pietryčių Baltijoje, – kitas didelis ir svarbus verslinės žvejojimo telkinys, prie kurio yra viena didžiausių Europoje (neskaitant esančių Ukrainoje prie Juodosios jūros) kormoranų kolonija. Aistmarės turi nemažą panašumą su Kuršių mariomis – jos susisiečia su jūra, vykdoma intensyvi verslinė žvejojimo, taip pat plinta invazinis juodažiotis grundalas (*Negobius melanostomus*). Kormoranų mitybos tyrimai vykdyti kolonijoje prie Katy Rybackie, buvo įvertintas žuvų suvartojimas, (Bzoma *ir kt.* 2003, Martyniak *ir kt.* 2003, Stempniewicz *ir kt.* 2003a, Stempniewicz *ir kt.* 2003b, Bzoma 2004). Ymsen ežere (Švedija) buvo palygintas žuvų gausumas, biomasė ir versliniai laimikiai prieš įsikuriant kormoranams ir jų populiacijai pasiekus stabilų dydį. Nors kormoranų suvartojimas buvo palyginti didelis ir siekė 12,8 kg ha⁻¹ per metus (versliniai

laimikiai siekė $8,6 \text{ kg ha}^{-1}$), nebuvo stebėta nei žuvų gausumo, nei biomasės, nei verslinių laimikių pokyčio. Pažymėta, kad išliko akivaizdžiai stabili pūgžlių, svarbiausios kormoranų mityboje žuvies, populiacija, tai rodo aukštą šios rūšies potencialą atlaikyti didelį plėšrūnų poveikį (Engström 2001a, Engström 2001b, Engström ir Jonsson 2003). Prancūzijoje tirtas kormoranų poveikis žuvų populiacijoms Grand-lieu ežere, prie kurio įsikūrusi didžiausia kormoranų kolonija šalyje (Carpentier *ir kt.* 2003, Carpentier *ir kt.* 2009).

Atskiras kormoranų poveikio aspektas – mityba invazinėmis žuvų rūšimis. Jos gali sudaryti kormoranų mitybos žymią dalį, tuo pačiu mažiau veikiant vietines žuvų rūšis. Ontarijo ežere (Š. Amerika) per 8 metus (1999–2007) invazinių žuvų (silkinės perpelės ir juodažiočio grundalo) dalis ausuotojo kormorano mityboje išaugo nuo 27,1 iki 87 % (Johnson *ir kt.* 2000, Johnson ir McCullough 2008). Panaši situacija stebima ir Erio ežere, kur per 10 metų po juodažiočio grundalo pirmo pastebėjimo 1996 m. jis tapo svarbia kormoranų mitybos dalimi (Bur *ir kt.* 2007). Gausios svetimžemės žuvis, būdamos nauju, neretai lengvai pasiekiamu grobiu, taip pat gali būti veiksniumi, įtakančiu žuvilesių paukščių gausėjimą (Jakubas 2004, Bzoma ir Meissner 2005).

Paukščių ir žuvų sąveikoje svarbią reikšmę turi parazitai (Barber 2003). Kormoranų mityboje nemažą dalį gali sudaryti ligotos ar parazitų pažeistos žuvis, dėl lėtesnio judėjimo ar specifinės elgsenos tapusios lengviau pagaunamomis (Van Dobben 1952, Barber 2003, Koel *ir kt.* 2010). Kaspinoočio *Ligula intestinalis* užkrėstos žuvis kormoranų mityboje aptinkamos didesniu dažniu nei mitybiniuose vandens telkiniuose. Van Dobben (1952) aptiko 6,5 % užkrėstų kuojų Ijselmeerio ežerio, tuo tarpu kormoranų atrytų kuojų tarpe tokiu pasitaikė 15–30 %. Daugelio parazitų (taip pat ir *Ligula intestinalis*) žuvis yra tarpiniai šeimininkai, o galutiniai būna žuvilesiai paukščiai, tarp jų ir kormoranai. Kormoranai, būdami labai mobilūs, atliekantys ilgas migracijas tarp žiemojimo ir dauginimosi vietų ir besimaitinantys įvairiuose vandens telkiniuose, taip pat gali būti parazitų platintojai (Wlasow *ir kt.* 1998). 2 naujų parazitų rūšių, nematodos *Contraecaecum rudolphii* ir kaspinoočio *Paradilepis scolecina*, aptiktų Kuršių

marių žuvyse per pastarąjį dešimtmetį, atsiradimas gali būti siejamas su kormoranų ekspansija (Chukalova 2008). Mažai yra žinoma apie su žuvimis patekusių parazitų neigiamą poveikį kormoranams, paprastai jis yra nežymus. Stipresnis poveikis pastebėtas tik silpnesniems paukščiams trūkstant maisto, taip pat didesnis kiekis stambių parazitų gali užkimšti jauniklių žarnyną (Barber 2003).

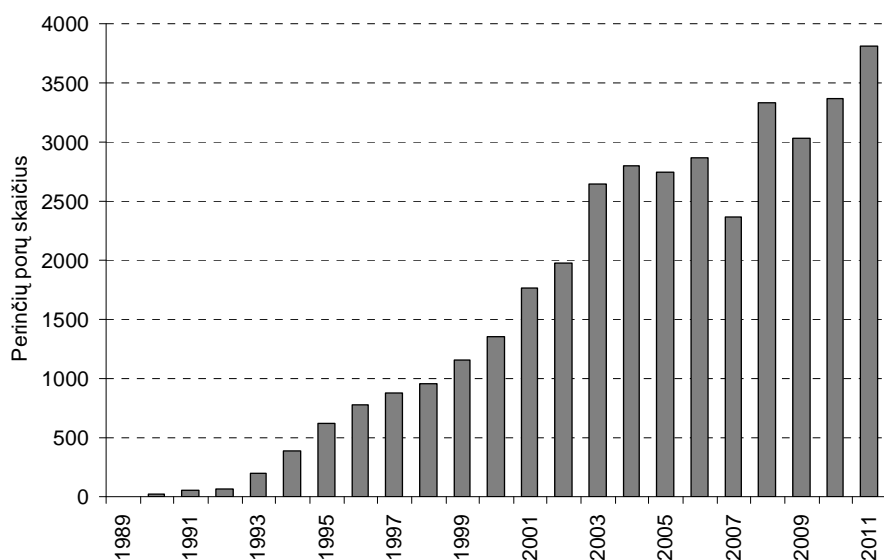
2. Tyrimo vieta

2.1. Juodkrantės kormoranų kolonija

Didžiųjų kormoranų mityba buvo tiriama didžiausioje Lietuvos kolonijoje Kuršių nerijoje. Bendra su pilkaisiais garniais kolonija yra įsikūrusi pušų sengirėje piečiau Juodkrantės. Kormoranai peri pušyse, tik nedaugelis eglėse ir ąžuoluose. Kormoranai, perintys bendroje su garniais kolonijoje prie Juodkrantės minimi jau 19 a. pradžioje, o apie 1887 m. dėl žmonių persekiojimo išnyko (Gražulevičius ir Elertas 2005). Vėl perėti Juodkrantės kolonijoje kormoranai pradėjo 1989 m. (Stanevičius ir Paltanavičius 1997). Iki 2003 m. kolonija augo labai sparčiai, kol dydis pasiekė 2700 perinčių paukščių porų. Vėliau kolonijos dydis stabilizavosi, tam įtakos galėjo turėti nuo 2004 m. taikomi paukščių reguliavimo metodai – baidymas perėjimo metu spalvotais balionais, fejerverkais (Dagys *ir kt.* 2006, Knyva ir Rumbutis 2010). Didžiojo kormorano mitybos tyrimo laikotarpiu 2005–2010 m. perinčių porų skaičius kolonijoje svyravo apie 3000 (nuo 2362 iki 3367), tačiau 2011 m. jų skaičius išaugo iki 3808 – tai didžiausias užregistruotas Juodkrantės kolonijoje kormoranų skaičius per visą kolonijos gyvavimo laikotarpį (Ložys ir Dagys 2008, J. Zarankaitė 2012, Kuršių nerijos nacionalinis parkas, *asm. pr.*) (2 pav.). 2011 m. kolonijos užimamas plotas siekė 13,6 ha (Motiejūnaitė 2011).

Nuo kolonijos iki Kuršių marių yra apie 200 m, atstumas iki Baltijos jūros siekia apie 800 m. Kormoranų maitinimosi atstumas paprastai siekia iki 35 km (Gremillet *ir kt.* 1999a, Paillisson *ir kt.* 2004), taigi Kuršių mariose apima

maždaug Lietuvai priklausančią jų dalį. Juodkrantės kolonijoje perinčių kormoranų mitybai pasiekiamoje teritorijoje taip pat yra Kintų žuvininkystės tvenkiniai, dalis Nemuno deltos, keli mažesni į marias įtekantys upeliai bei kanalai. Kormoranai maitindamiesi paprastai neria iki 20 m. gylio (Van Eerden *ir kt.* 1995), tokio gylio akvatorija Baltijos jūros priekrantėje ties Kuršių nerija apima iki 2–3 km pločio priekrantės zonos juostą.



2 pav. Perinčių didžiųjų kormoranų porų skaičiaus dinamika Juodkrantės kolonijoje 1989–2011 m. (Ložys ir Dagys 2008, J. Zarankaitė 2012, *asm. pr.*).

2.2. Kuršių marios ir Baltijos jūros priekrantė

Kuršių marios yra sekli (vidutinis gylis 3,8 m), gėlavandenė lagūna, jos plotas yra 1,584 km² (Žaromskis 1996), iš jų 413 km² priklauso Lietuvai. Į marias įteka Nemunas, kuris atneša didžiąją dalį maisto medžiagų. Nuo Baltijos jūros skiria siaura, apie 2 km pločio Kuršių nerija. Per marių šiaurinėje dalyje esantį sąsiaurį galima druskėto vandens prietaka, laikinai (iki 2 mėnesių per metus) pakelianti vandens druskingumą ties Juodkrante virš 5 ‰ (iki 7 ‰) (Aplinkos ministerijos Jūrinių tyrimų centras 2009). Nuo 1981 m. Lietuvai

priklausančioje Kuršių marių šiaurinėje dalyje druskingumo pokytis siekė nuo 12,5 iki 29 %. Tai siejama su hidrometeorologinių sąlygų pokyčiais, įtakojamais globalios klimato kaitos, taip pat su Klaipėdos uosto giliniu (Aplinkos ministerijos Jūrinių tyrimų centras 2007). Žvejai verslininkai, žvejojantys marių šiaurinėje dalyje, dėl jūrinio vandens poveikio siekia gauti kompensaciją, tačiau detalesni moksliniai poveikio verslinių žuvų gausumui tyrimai vykdomi nebuvo. Be to, skirtingos žuvų rūšys nevienodai reaguoja į druskingumo pokytį (Ložys 2003).

Kuršių marios yra didelio produktyvumo eutrofinis vandens telkinys, žuvų biomasė 2010 m. siekė iki 231 kg ha⁻¹ (Repečka 2010). Kuršių marios yra svarbus verslinės ir mėgėjiškos žvejybos vandens telkinys. Lietuvai priklausančioje marių dalyje po Nepriklausomybės atgavimo 1990 m. verslinę žvejybą vykdė 70–80 įmonių, daugiausia nedidelių. Nuo 2009 m. įgyvendinus ES remiamą vidaus vandenų žvejybos laivų perorientavimą į kitą nei žvejybą veiklą, iš žvejybos pasitraukė 18 įmonių ir buvo žymiai sumažintos įrankių kvotos, ypač marių šiaurinėje dalyje. 2004–2008 versliniai laimikiai siekė vidutiniškai 1220 t arba 27–33 kg ha⁻¹ per metus, 2009–2010 m. sumažėjo iki 905 t arba 22 kg ha⁻¹ per metus. Sumažinus verslinės žvejybos intensyvumą, nuo 2009-ųjų metų stebimas daugumos žuvų rūšių gausumo padidėjimas (Repečka 2010).

Baltijos jūros priekrantėje (iki 20 m gylio) verslinė žvejyba po Nepriklausomybės atgavimo atsinaujino 1992 m. pradėjus steigti privačioms žvejybos įmonėms ir jos intensyvumas iki 2001 m. didėjo. 2000–2007 m. žvejojo 100–110 įmonių, vidutiniškai per metus laimikiai siekė 437 t. Nuo 2007 m. vykdoma ES remiama programa, kuria siekiama sumažinti priekrantės verslinės žvejybos intensyvumą. Iki 2013 m. planuojama žvejybos pajėgumus sumažinti 50 %. Kuršių nerijos jūros priekrantėje verslinės žvejybos intensyvumas žymiai mažesnis nei šiauriau Klaipėdos esančiuose vandenyse. Nors ji sudaro apie pusę Lietuvos priekrantės, jai tenka tik kiek daugiau nei penktadalis visų žvejybos pastangų (2007 m.) (Lietuvos žuvininkystė. Dokumentai, faktai, skaičiai 1918–2005 metai 2007, Lietuvos žuvininkystės

sektorius 2007-2013 metų veiksmų programa 2007, Raudonikis *ir kt.* 2009a, Raudonikis *ir kt.* 2009b).

2003 m. duomenimis (Repečka 2003a), Lietuvos Baltijos jūros ekonominėje zonoje ir Kuršių mariose užregistruotos 78 žuvų ir nėgių rūšys. Dar keturios rūšys buvo aptiktos po 2003 m. – ragys (*Trigloporus quadricornis*), jūrų liežuvis (*Solea solea*), raudonasis jūrgaidis (*Aspitrigla cuculus*) ir paprastasis vilkešeris (*Dicentrarchus labrax*) (Bacevičius ir Karalius 2008, Ložys 2008, Bacevičius 2009, Bagdonas *ir kt.* 2011). Žuvys priklauso trims pagrindinėms ekologinėms grupėms. Baltijos jūroje aptiktos 33 jūrinės žuvys, iš kurių 11 buvo sugautos ir Kuršių mariose. Iš užregistruotų 37 gėlavandenių žuvų rūšių, 35 buvo aptiktos Kuršių mariose, 20 – Baltijos jūroje. Tiek jūroje, tiek mariose aptinkamos 11 diadrominių žuvų ir nėgių rūšių. 33 jūroje ir 35 mariose sugaunamos žuvų rūšys laikomos įprastomis. Verslinę reikšmę turi 19 jūroje ir 27 mariose sugaunamos žuvų ir nėgių rūšys (Repečka 2003a). Pastaruosius 10 metų tiek Kuršių mariose, tiek Baltijos jūros priekrantėje plinta invazinis juodažiotis grundalas. Baltijos jūroje vietomis jis tapo vyraujančia žuvimi, Kuršių mariose jau pagaunamas Rusijai priklausančioje centrinėje dalyje (Rakauskas *ir kt.* 2008, D. Daunys 2011, Klaipėdos universitetas, *asm. pr.*, T. Golubkova 2011, AtlantNIRO, *asm. pr.*, R. Repečka 2011, Gamtos tyrimų centras, *asm. pr.*).

Svarbiausios verslinės žuvys Baltijos jūros priekrantėje yra menkė (*Gadus morhua*), stinta, strimelė (*Clupea harengus*) ir upinė plekšnė (*Platichthys flesus*), mažesnę laimikių dalį sudaro otai (*Psetta maxima*), žiobriai (*Vimba vimba*), sterikai. Kuršių mariose svarbiausios verslinės žuvys yra karšis, sterkas, kuoja, stinta (didesnė dalis sužvejojama Nemuno žemupyje). Unguriai taip pat pagal vertę sudaro svarbią žvejybos dalį, tačiau pastaruoju metu jų laimikiai mažėja. Kiek mažesnę laimikių dalį pagal vertę sudaro pastaruoju metu pagausėjęs žiobris. Svarbiausios mėgėjiškos žvejybos žuvys Kuršių mariose yra ešeris ir stinta.

Kuršių marių žuvų biomasė Lietuvos akvatorijoje daugiamečių ichtiologinių tyrimų duomenimis nuo 1992 m. didėja, išskyrus šiaurinę dalį,

kur nežymiai sumažėjo. Taip pat būdingi žymūs žuvų gausumo ir biomasės svyravimai. Didžiausią žuvų biomasės dalį sudaro karšis ir kuoja, jų bendra dalis siekia 60 %. Kitos svarbios bendrijos žuvys – ešerys, plakis (*Blicca bjoerkna*), pūgžlys, sterkas ir žiobris (Repečka 2010). Kuršių marių žuvų bendrijos struktūrai būdingi žymūs sezoniniai skirtumai, susiję su diadrominių žuvų ir nęgių migracija, sezonine gėlavandenių žuvų migracija į jūrą (Ložys 2003), taip pat žuvų migracijomis pačiose mariose tarp pietinės ir šiaurinės akvatorijų.

3. Medžiaga ir metodai

3.1. Mitybos tyrimas

3.1.1. Atrajų analizė

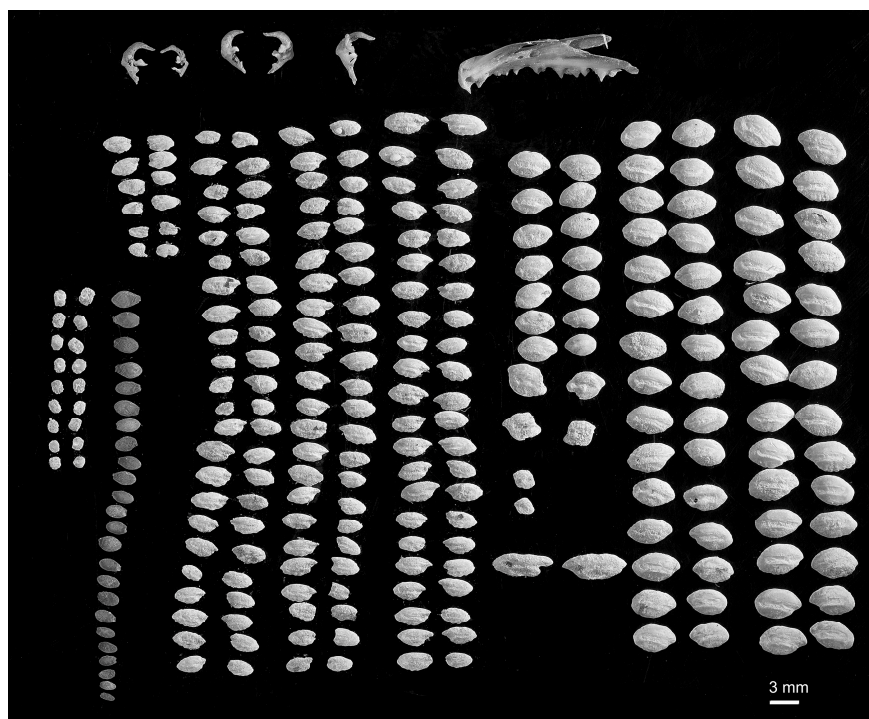
Kormoranų raciono sudėtis buvo tiriama analizuojant kormoranų atrajas pagal standartinę metodiką (Carss *ir kt.* 1997). Tyrimas buvo vykdomas 2005–2010 m. Juodkrantės kormoranų kolonijoje nuo perėjimo laikotarpio pradžios kovo mėnesio pabaigoje iki rugpjūčio mėnesio pradžios, kol paukščiai palieka koloniją. 2005–2007 m. laikotarpiu atrajos buvo renkamos kas 2–4 savaitės, surinkta ir išanalizuota 220 mėginių. 2008–2010 m. tyrimui naudotos kormoranų atrajos buvo renkamos kas 10 dienų, iš viso per šį laikotarpį buvo surinkta 812 atrajų (14 iš jų neturėjo žuvų skeleto liekanų ir raciono sudėties tyrimui nebuvo naudojamos). Šviežios, pilnos atrajos buvo renkamos nuo žemės po kormoranų lizdais, sudedamos į plastikinius maišelius ir laikomos užšaldytos –20°C temperatūroje. Laboratorijoje atrajos kiekviena atskirai buvo sudėtos į 2 % neutralaus biologinio ploviklio (Farnos L 5002) tirpalą ir laikomos 2–4 dienas. Gleivėms ištirpus, nesuvirškintos žuvų skeleto dalys buvo perkoštos per 0,3 mm akies dydžio tinklėlį ir perskalautos šaltu vandeniu. Identifikavimui naudojamos žuvų skeleto dalys, nariuotakojų liekanos ir moliuskų kriauklės buvo išrinktos ir išdžiovintos. Žuvų rūšys buvo

identifikuojamos naudojant stereomikroskopą (Leica WILD M3Z, Olympus SZ51) pagal išlikusias nesuvirškintas charakteringas skeleto dalis – otolitus (*sagittae*), žandikaulius, karpinės žuvis – ir pagal kramtomuosius gumburėlius bei ryklėdančius (3 pav.). Rūšys buvo identifikuotos naudojantis žuvų skeleto būdingų dalių kolekcija, surinkta 2006–2010 m. ichtiologinių tyrimų metu. Iš viso kolekcijoje yra surinktos 43 žuvų, gyvenančių Kuršių mariose ir Baltijos jūroje ar auginamų tvenkiniuose, charakteringos skeletų dalys. Be kolekcijos, rūšies identifikavimui taip pat buvo naudojami literatūros šaltiniai (Härkönen 1986, Leopold *ir kt.* 2001). Žuvų skaičius buvo nustatytas pagal didžiausią kairės arba dešinės pusės kaulų ar kitų neporinių kaulų skaičių kiekvienai rūšiai. Otolitai, kurių ilgis skyrėsi daugiau kaip 0,2 mm, buvo vertinami kaip priklausantys skirtingiems individams.

Kormoranų maistui suvartotų žuvų ilgis ir masė buvo paskaičiuoti pagal skeleto dalių (otolitu, kramtomųjų gumburėlių, ryklėdančių ir žandikaulių) ir žuvis ilgio bei svorio alometrines priklausomybes. Skeleto dalių ilgis buvo matuojamas 0,1 mm tikslumu pagal Leopold *ir kt.* (2001). Siekiant kompensuoti otolitu ilgio sumažėjimą dėl apvirškinimo, buvo įvertinamas jo suirimas lyginant su panašaus dydžio otolitais iš turimos kolekcijos. Lyginant buvo remiamasi tuo, kad labiau suyra atsikišusios otolitu dalys, pvz., rostrumas, ir labiau sumažėja ilgis, o plotis išlieka mažiau pakitęs. Suirimo laipsnis buvo vertinamas vizualiai, lyginant apvirškintų ir sveikų otolitu žinomų struktūrų (pvz., paviršiaus vagelių, iškilimų) dydį ir formą remiantis Härkönen (1986) otolitu atlase rekomenduojama metodika. Išoriniai morfologiniai požymiai ir bendra otolito forma yra geras suirimo laipsnio indikatorius (Tollit *ir kt.* 1997). Mažai apvirškintiems otolitams buvo taikomas ilgio korekcijos koeficientas 1,1 (Engström ir Jonsson 2003)..Daugumos žuvų ilgio ir svorio skaičiavimui buvo naudotos pagal turimą kolekciją nustatytos, taip pat ir literatūros šaltiniuose nurodytos alometrinės priklausomybės (1 lent.) (Härkönen 1986, Leopold *ir kt.* 1998, Leopold *ir kt.* 2001).

Vandens telkinys, kuriame maitinasi kormoranai, buvo nustatomas pagal atrajose identifikuotų žuvų ekologinę grupę (jūrinės, gėlavandenės,

diadrominės) ir jų gausumą Kuršių mariose bei Baltijos jūroje (Virbickas 2000, Gaigalas 2001, Repečka 2003a). Taip pat buvo identifikuojamos būdingų šiems vandens telkiniams vėžiagyvių ir moliuskų kriauklių liekanos, aptiktos atrajose, kur greičiausiai pateko kaip kormoranų mitybos žuvų maisto objektas (Bubinas ir Ložys 2000, Virbickas 2000, Rakauskas *ir kt.* 2008). Jūrų gilės (*Balanus improvisus*), smėlinės mijos (*Mya arenaria*), makomos (*Macoma balthica*), valgomosios širdukės (*Cerastoderma edule*) ir valgomosios midijos (*Mytilus edulis*) liekanų turinčios atrajos buvo priskirtos jūrinei mitybai, dreisenos (*Dreissena polymorpha*), žirniukinių (Sphaeriidae) ir pilvakojų moliuskų (Gastropoda) – Kuršių marių mitybai (Gurskas 2010).



3 pav. Vienoje kormorano atrajoje aptiktos žuvų rūšies identifikavimui ir dydžio vertinimui naudojamos nesuvirškintos skeleto liekanos (otolitai, ryklėdančiai, apatinis žandikaulis, kramtomieji gumburėliai).

Kormoranų raciono sudėtis išreiškiama pagal maisto objektų masę ir skaičių, kadangi šie vertinimo būdai atspindi skirtingus kormorano mitybos ir

poveikio žuvų bendrijoms aspektus. Sudėtis pagal skaičių leidžia įvertinti poveikį mirtingumui, mitybos selektyvumą pagal žuvų rūšį ir dydį; sudėtis pagal masę svarbi vertinant suvartojimą, poveikio stiprumą, konkurenciją su versline žvejyba.

Kormoranų raciono sudėties kitimui laike buvo palyginta raciono svarbiausių žuvų dalis pagal skaičių ir masę 2005–2010 m., taip pat raciono sudėtis pavasario (kovo – gegužės mėn.) ir vasaros (birželio – rugpjūčio mėn.) sezonais. Taip pat buvo palyginta jūrinių žuvų dalis mityboje skirtingais metais bei sezonais. Kormoranų mitybos selektyvumo pagal žuvų dydį vertinimui buvo palyginta skirtingų ilgio grupių svarba racione pagal skaičių ir masę. Taip pat buvo nustatytos didžiausios pagal ilgį ir masę kormoranų atrajose identifikuotos žuvys. Pagal svarbiausių kormoranų raciono žuvų rūšių, kuojos, ešerio ir pūgžlio, augimo tyrimo duomenis, buvo įvertintas jų pasiskirstymas racione pagal amžines grupes. Kormoranų mitybos selektyvumas pagal žuvų rūšį ir kuojos, ešerio bei pūgžlio ilgį buvo vertinamas 2008–2010 metais naudojant Jacobs selektyvumo indeksą (Jacobs 1974):

$$D = (r - p) / (r + p - 2rp)$$

kur r yra atitinkamos ilgio grupės ar žuvies rūšies dalis mityboje ir p – ilgio grupės ar rūšies dalis bendrijoje. Selektvumo indeksas D gali būti nuo -1 (visiškas vengimas) iki $+1$ (visiškas pasirinkimas). Žuvų bendrijos Kuršių mariose sudėtis buvo tiriama vasaros laikotarpiu mokslinėse žvejybose naudojant selektyvinius 14-17-21,5-21-30-33 mm akies dydžio statmuosius tinklaičius. Selektvumo tyrime naudoti žvejybų duomenys tiek erdvinio poveikio tyrimo, tiek monitoringo akvatorijose, tiek žvejybų, kurios vyko tuo pačiu laikotarpiu tais pačiais įrankiais ir kitose akvatorijose (ties Ventės ragu). Iš viso buvo naudoti 69 mokslinių žvejybų duomenys. Kormoranų mitybos selektvumo tyrimui analizuota vasaros periodo raciono sudėtis. Kadangi naudoti tinklai negaudo mažiausių kormoranų maisto sudėtyje identifikuotų žuvų, selektvumo analizėje naudoti didesni nei 10 cm ilgio ešeriai ir kuojos

bei didesni nei 8 cm pūgžliai. Kormoranų ir verslinės žvejybos tiesioginės konkurencijos įvertinimui buvo analizuotas žvejybos 40 ir 45 mm tinklais selektyvumas pagal kuojų ir ešerų ilgį naudojant 2005 – 2010 m. Kuršių mariose vykdytų ichtiologinių tyrimų duomenis.

1 lentelė. Žuvų ilgio (TL) ir žuvų skeleto dalių ilgio (otolito (*sagittae*) ilgis OL, otolito plotis OP, kramtomojo gumburėlio ilgis GL, ryklėdančio ilgis RL, apatinio žandikaulio (*mandibula*) ilgis ML) bei ilgio ir svorio alometrinės priklausomybės. Publikuotos priklausomybės paimtos iš: *Leopold *ir kt.* 2001, **Leopold *ir kt.* 1998, ***Härkönen 1986 (* ir**** skaičiuota FL).

Rūšis	Priklausomybė	R^2	Ilgų intervalas (TL, cm)	<i>n</i>
Atlantinė silkė (<i>Clupea harengus</i>)	4,3814·OL+2,4813	0,5377	14,6–26,7	118
	0,0111·TL ^{2,8414}	0,8985	14,6–26,7	119
Perpelė (<i>Alosa fallax</i>)	5,5075·OL ^{1,5659}	0,9472	14,7–49	27
	0,0071·TL ^{3,0432}	0,9968	14,7–49	29
*Bretlingis (<i>Sprattus sprattus</i>)	6,87·OL			87
	0,0018·FL ^{3,5}		6,8–15	85
***Šlakis (<i>Salmo trutta trutta</i>)	107,9·OL–87,7	0,941		
	1,034·OL ^{4,095}	0,973		
Stinta (<i>Osmerus eperlanus</i>)	0,2529·OL ² +2,1554·OL+1,7001	0,9758	6–24,1	183
	0,0035·TL ^{3,1484}	0,989	6–24,1	183
Europinis ungurys (<i>Anquilla anquilla</i>)	16,703·OL+0,6633	0,6427	26,8–83,5	93
	0,0012·TL ^{3,0952}	0,9042	26,8–83,5	93
Lydeka (<i>Esox lucius</i>)	3,5623·OL ^{1,3106}	0,9871	16–51	9
	0,0086·TL ^{2,9983}	0,9983	7,4–32,4	6
Kuoja (<i>Rutilus rutilus</i>)	7,1295·OL–0,6866	0,932	4,5–36,2	933
	5,1344·GL ^{0,7172}	0,998	4,5–33,6	262
	1,7002·RL+0,7075	0,977	4,5–26,2	36
	0,005·TL ^{3,2962}	0,9913	4,5–36,2	937
Plakis (<i>Blicca bjoerkna</i>)	7,661·OL–2,2352	0,8915	2,5–29,8	368
	6,2668·GL ^{0,7552}	0,7881	2,5–27,8	303
	2,1702·RL–0,3522	0,9838	2,5–24,8	18
	0,0083·TL ^{3,1182}	0,9951	2,5–29,8	370
Karšis (<i>Abramis brama</i>)	6,3011·OL ^{1,1266}	0,8957	11,6–57	327

Rūšis	Priklausomybė	R^2	Ilgų intervalas (TL, cm)	n
	3,8476·GL+5,902	0,8525	12,7–33,3	303
	2,3085·RL+2,2244	0,9259	12,7–23,8	18
	0,0061·TL ^{3,1886}	0,9804	11,6–57	328
Žiobris (<i>Vimba vimba</i>)	9,4099·OL–3,4965	0,9087	8,6–35,5	108
	5,8018·GL ^{0,8335}	0,9032	8,6–30,1	87
	0,0066·TL ^{3,1249}	0,9861	8,6–35,5	108
Sidabrinis karosas (<i>Carassius gibelio</i>)	4,9371·OL–0,6327	0,9051	5,2–21	31
	3,3936·GL ^{1,0084}	0,9345	5,2–21	29
	0,0146·TL ^{3,097}	0,9789	5,2–21	31
Meknė (<i>Leuciscus idus</i>)	8,2074·OL–5,1246	0,9679	9,4–31,9	30
	2,8538·GL+4,1697	0,9194	9,4–30,5	22
	1,7267·RL+0,1121	0,9893	9,4–30,7	20
	0,0065·TL ^{3,1974}	0,9918	9,4–31,9	29
Raudė (<i>Scardinius erythrophthalmus</i>)	5,2662·OL ^{1,0899}	0,9337	10–28	31
	4,2396·GL ^{0,8291}	0,9386	10–28	30
	0,0045·TL ^{3,3922}	0,9932	10–28	31
Gružlys (<i>Gobio gobio</i>)	7,1588·OL+1,1969	0,9292	5,4–15,8	27
	2,5512·PhL+0,0619	0,9366	5,4–15,8	17
	0,0102·TL ^{2,995}	0,9771	5,4–15,8	27
Lynas (<i>Tinca tinca</i>)	4,2539·OL ^{1,5501}	0,9723	8,6–37,4	17
	0,0102·TL ^{3,1301}	0,9941	8,6–37,4	17
Paprastasis karpis (<i>Cyprinus carpio</i>)	7,2629·OL–6,7693	0,9166	8,1–24	7
	2,809·GL+1,0492	0,9482	8,1–24	7
	****0,016739·OL ^{2,987}			
Juodasis amūras (<i>Mylopharyngodon piceus</i>)	11,329·OL–9,0281	0,9729	9,3–35,5	16
	2,9053·GL–2,727	0,9887	9,3–35,5	16
	1,7164·RL–1,8193	0,9925	9,3–28,5	12
	0,0081·TL ^{3,066}	0,9953	9,3–35,5	16
Aukšlė (<i>Alburnus alburnus</i>)	7,0272·OL–0,489	0,9343	6,5–17,5	57
	6,8774·GL ^{0,7733}	0,7432	6,5–16,8	44
	2,3727·RL ^{1,0473}	0,9386	6,5–17,5	49
	0,0069·TL ^{3,0426}	0,8842	6,5–17,5	58
Strepetys (<i>Leuciscus leuciscus</i>)	5,6841·OL ^{1,171}	0,9396	5,6–16,7	16
	4,3761·GL ^{1,1762}	0,9179	5,6–16,7	14
	0,0067·TL ^{3,1251}	0,9825	5,6–16,7	16
Salatis (<i>Aspius aspius</i>)	11,46·OL–9,3822	0,9911	7,4–32,4	6
	0,0086·TL ^{2,9983}	0,9983	7,4–32,4	6
Ožka (<i>Pelecus cultratus</i>)	7,5117·OL+5,2624	0,7936	7,1–19,2	31

Rūšis	Priklausomybė	R ²	Ilgų intervalas (TL, cm)	n
***Atlantinė menkė (<i>Gadus morhua</i>)	0,0004·TL ^{3,7691}	0,9167	7,1–19,2	31
	9,883·OL ^{1,439}	0,949		
	0,006855·OL ^{4,435}	0,949		
Vėgėlė (<i>Lota lota</i>)	2,8671·OL ^{1,1387}	0,9398	11,6–34,7	15
	0,0099·TL ^{2,9151}	0,9814	11,6–34,7	15
Gyvavedė vėgėlė (<i>Zoarcis viviparus</i>)	9,7988·OL ^{0,9427}	0,7355	13–31,2	30
	17,94·OP–1,3381	0,7925	13–31,2	30
	0,0056·TL ^{2,907}	0,8305	18,9–31,2	29
Builis (<i>Myoxocephalus scorpius</i>)	4,0964·OL–2,8942	0,7882	10–30,2	75
	0,0177·TL ^{3,0739}	0,9627	10–30,2	75
Pūgžlys (<i>Gymnocephalus cernuus</i>)	1,83·OL ^{1,0709}	0,9091	3,4–17,4	882
	0,0146·TL ^{2,9144}	0,9599	3,4–17,4	883
Ešerys (<i>Perca fluviatilis</i>)	2,3474·OL ^{1,1479}	0,981	3,7–35	1046
	0,0078·TL ^{3,1797}	0,9938	3,7–35	1048
Sterkas (<i>Sander lucioperca</i>)	2,4054·OL ^{1,2453}	0,9785	4,8–58,8	173
	*0,65+1,15·ML			
	0,0055·TL ^{3,1277}	0,9961	4,8–58,8	174
Mažasis tobis (<i>Ammodytes tobianus</i>)	7,2503·OL–4,2884	0,9282	10–22,9	30
	0,0036·TL ^{2,9068}	0,9068	10–22,9	30
Juodažiotis grundalas (<i>Neogobius melanostomus</i>)	2,5804·OL ^{1,1695}	0,9668	3,4–20	193
	0,0085·TL ^{3,2602}	0,9904	3,4–20	193
**Grundalai <i>Pomatoschistus</i> sp.	3,386·TL ^{1,1262}	0,95		636
	0,0113·TL ^{2,8799}	0,98		331
***Juodasis grundalas (<i>Gobius niger</i>)	42,037OP–8,927	0,978		
	0,225·OP ^{4,197}	0,988		
Upinė plekšnė (<i>Platichthys flesus</i>)	0,2087·OL ² +3,3919·OL+0,1165	0,9525	8–58,8	135
	0,0123·TL ^{2,9235}	0,994	2,1–24,2	135
Otas (<i>Psetta maxima</i>)	4,709·OL+0,7947	0,9568	7,1–19,2	31
	0,0277·TL ^{2,8436}	0,9819	7,1–19,2	31

3.1.2. Stabiliųjų izotopų analizė

Kormoranų atrajose dažniausiai aptinkamų žuvų (3 lent.) SIA mėginiai buvo surinkti 2009–2010 m. Kuršių mariose ir Baltijos jūros priekrantėje. Kiekvienos žuvies rūšies vienoje ilgio grupėje buvo imami ne mažiau kaip 3 mėginiai po 3 žuvis kiekviename. Analizei buvo paimtas raumuo aukščiau

stuburo ties nugaros peleku. Mėginiai buvo iš karto užšaldomi ir laikomi -20°C temperatūroje. Laboratorijoje mėginiai buvo džiovinami 60°C temperatūroje iki pastovios masės ne trumpiau kaip 24 val. Sausi mėginiai buvo sutrinami agato trintuvėje iki smulkių miltelių, pasverti po $1\pm 0,1$ mg ir sudėti į alavo kapsules. Iš viso buvo analizuota 17 žuvų rūšių 118 mėginių. Kormoranų SIA buvo naudojamos jaunikių sparno dengiamosios plunksnos. Mėginiai buvo renkami 2010 m. birželio mėn. 15–16 ir liepos mėn. 1 d. kormoranų kolonijoje – apsiplunksnavę jaunikliai buvo paimti iš lizdo arba pagauti iškritę. Paėmus plunksnas jaunikliai buvo paleisti arba atgal įkelti į lizdą. Iš viso buvo paimtos 5 jaunikių plunksnos, taip pat buvo paimtos po lizdais rastų 9 žuvusių jaunikių plunksnos. Liepos 8 d. buvo paimti 23 pirmamečių jau išskridusių jaunikių plunksnų mėginiai. Kormoranai buvo pagauti patrankine gaudykle įprastoje jų poilsio vietoje Avikalnio rage (apie 0,7 km nuo kolonijos). Šis laikotarpis sutampa su kormoranų jaunikių išskridimu iš lizdų, be to, jie dar kurį laiką grįžta į koloniją nakvoti (Dagys *ir kt.* 1994). Plunksnos buvo laikomos -20°C temperatūroje. Laboratorijoje buvo nuplautos 0,25 mol NaOH tirpalu, praskalautos distiliuotu vandeniu ir išdžiovintos iki pastovaus svorio 50°C temperatūroje (Bearhop *ir kt.* 1999). Iš kiekvienos plunksnos vėtyklės vidurinės dalies žirkėmis buvo iškirptos ir susmulkintos šoninės šakelės, pasvertos po $1\pm 0,1$ mg ir sudėtos į alavo kapsules. Stabiliųjų izotopų santykio pokytis, lyginant su standartu $\delta^{13}\text{C}$ ir $\delta^{15}\text{N}$, taip pat C ir N kiekis mėginiuose buvo nustatyti nuolatinio srauto izotopų santykio masės spektrometrijos metodu (ANCA SL 20-20, PDZ Europa) Kalifornijos universitete, Davis, (Stable Isotope Facility, UC Davis, USA). Kaip standartas angliai naudotas Vienos PeeDee Belemnitas ir atmosferinis N_2 azotui. Izotopų santykis išreikštas skirtumo nuo etaloninės medžiagos tūkstantosiomis dalimis (‰):

$$\delta X = [R_{\text{mėginys}}/R_{\text{standartas}} - 1] \cdot 1000,$$

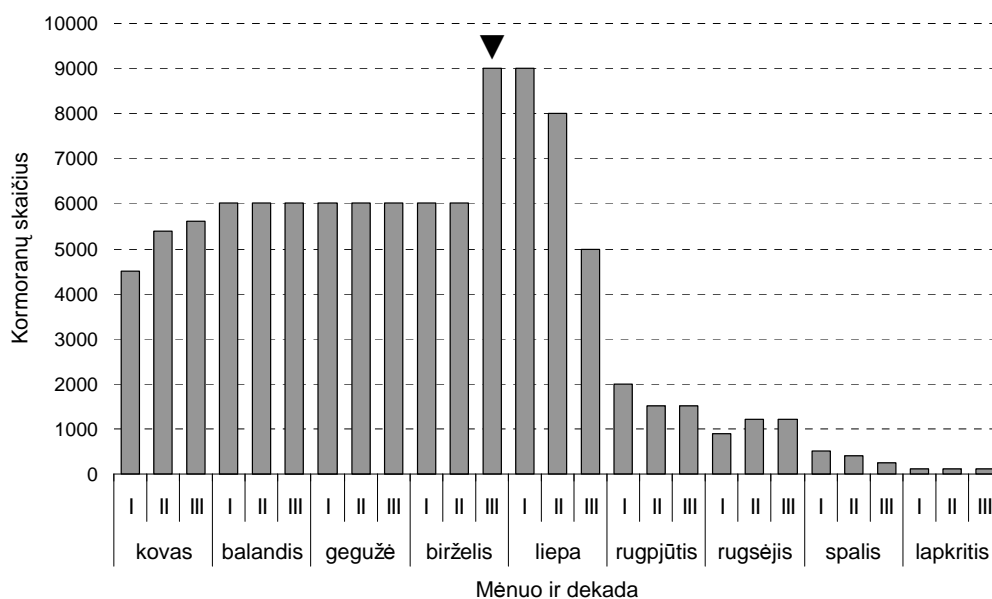
kur X yra ^{13}C arba ^{15}N , R atitinkamai izotopų santykis $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ir $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$.

Maisto šaltinių proporcijų racione vertinimui buvo taikytas linijinis maišymo modelis. Jis leidžia tiksliausiai įvertinti maisto šaltinių, kurių skaičius yra vienetu didesnis nei analizėje naudojamų izotopų skaičius, dalis (Phillips 2001, Layman *ir kt.* 2012). Izotopiškai skirtingų kormoranų maisto šaltinių proporcijų apskaičiavimui naudotas IsoError maišymo modelis (*mixing model*) (Phillips ir Gregg 2003). Modeliavimui buvo naudotas 1,4 ‰ $\delta^{13}\text{C}$ izotopinės diskriminacijos faktorius plunksnose (Hobson 2009). Skirtumo tarp mėginių, surinktų kolonijoje ir patrankine gaudykle statistinio reikšmingumo įvertinimui buvo taikomas Mann-Whitney U testas. Lipidų poveikio $\delta^{13}\text{C}$ vertinimui buvo apskaičiuotas C:N masių santykis. Nustatytas žuvų raumens mėginių C:N masių santykis nė vieno mėginio neviršijo 3,5, vidutiniškai siekė $3,3 \pm 0,1$. $\delta^{13}\text{C}$ normalizuotas nebuvo, kadangi toks C:N santykis atitinka nedidelį lipidų kiekį mėginyje (<5 %) ir poveikis $\delta^{13}\text{C}$ yra nežymus (Post *ir kt.* 2007, Logan *ir kt.* 2008, Abrantes *ir kt.* 2012). Palyginimui su atrajų analizės rezultatais buvo naudoti gegužės mėnesį ir birželio mėn. pradžioje surinkti mėginiai (n=75).

3.1.3. Suvartojimo vertinimas

Bendras kormoranų suvartojimas buvo vertinamas padauginus jų suvartojamą dienos maisto kiekį iš „paukščių dienų“ skaičiaus (kormoranų skaičius kiekvieną dieną per visą sezoną). Pagal jūrinės ir mitybos mariose dalį, buvo įvertintas suvartojimas Baltijos jūroje ir Kuršių mariose. Taip pat, atsižvelgiant į sezoninę mitybos kaitą, įvertintas kormorano raciono svarbiausių žuvų suvartojimas. Kormoranų skaičius vertintas pagal Juodkrantės kolonijoje perinčių paukščių apskaitas (Ložys ir Dagys 2008, J. Zarankaitė 2012, *asm. pr.*). Įvertintas per tyrimo laikotarpį kormoranų perėjimo vidutinis sėkmingumas Juodkrantės kolonijoje siekė 2,5 išaugintus jauniklius lizde (Dagys *ir kt.* 2007, J. Zarankaitė 2012, *asm. pr.*). Vertinant suvartojimą pagal atskiras žuvų rūšis ir dydį, buvo laikoma, kad jauniklių maisto sudėtis nesiskyrė nuo suaugusių paukščių. Kormoranų maisto sudėtis išskridus iš kolonijos buvo vertinama kaip esančių kolonijoje vasaros laikotarpiu.

Kormoranų skaičiaus dinamika sezono eigoje ir fenologija vertinti pagal paukščių apskaitas ir daugiamečius stebėjimus (Dagys *ir kt.* 2004, J. Zarankaitė 2012, *asm. pr.*). Kormoranai į Juodkrantės koloniją pradeda grįžti kovo pradžioje ir maksimalų skaičių pasiekia balandžio pradžioje. Kiaušinius peri 28–30 d., jaunikliai ritasi gegužės mėnesio pradžioje. Lizde tėvų maitinami išbūna apie 50 dienų. Nuo liepos vidurio kormoranai pradeda palikti koloniją ir išsisklaido didesnėje teritorijoje. Kormoranų skaičius tolydžio mažėja iki spalio mėnesio, vėliau sparčiai sumažėja jiems išmigruojant į žiemavietes ir mėnesio pabaigoje lieka tik nedidelis skaičius paukščių (4 pav.).



4 pav. Kormoranų skaičiaus dinamika Kuršių mariose metų eigoje, 2004 m. (adaptuota iš Dagys *ir kt.* 2004). ▼ Jauniklių išskridimas iš kolonijos.

Vertinant bendrą žuvų suvartojimą Kuršių mariose, buvo laikoma, kad marių pietinėje pakrantėje ties Deimenos upės žiotimis perinčių kormoranų kolonijoje sezoninė gausumo dinamika buvo tokia pat, kaip Juodkrantės kolonijoje, kadangi atstumas nedidelis ir klimatinės sąlygos yra panašios. Rusijai priklausančioje Kuršių marių pakrantėje esanti kolonija išikūrė ir

pradėjo augti anksčiau nei Juodkrantės, todėl tikėtina, kad šios dvi kolonijos gali būti skirtingose stadijose. Nesant tyrimų, vertinant suvartojimą buvo laikoma, kad perėjimo sėkmingumas siekė nuo 2 iki 2,5 jauniklių lizde, atitinkantis stabilios ir augančios kolonijos produktyvumą (Wetland International Cormorant Research Group 2008). Kadangi ši kolonija yra įsikūrusi apie 30 km atstumu nuo jūros, buvo laikoma, kad kormoranai maitinasi Kuršių mariose.

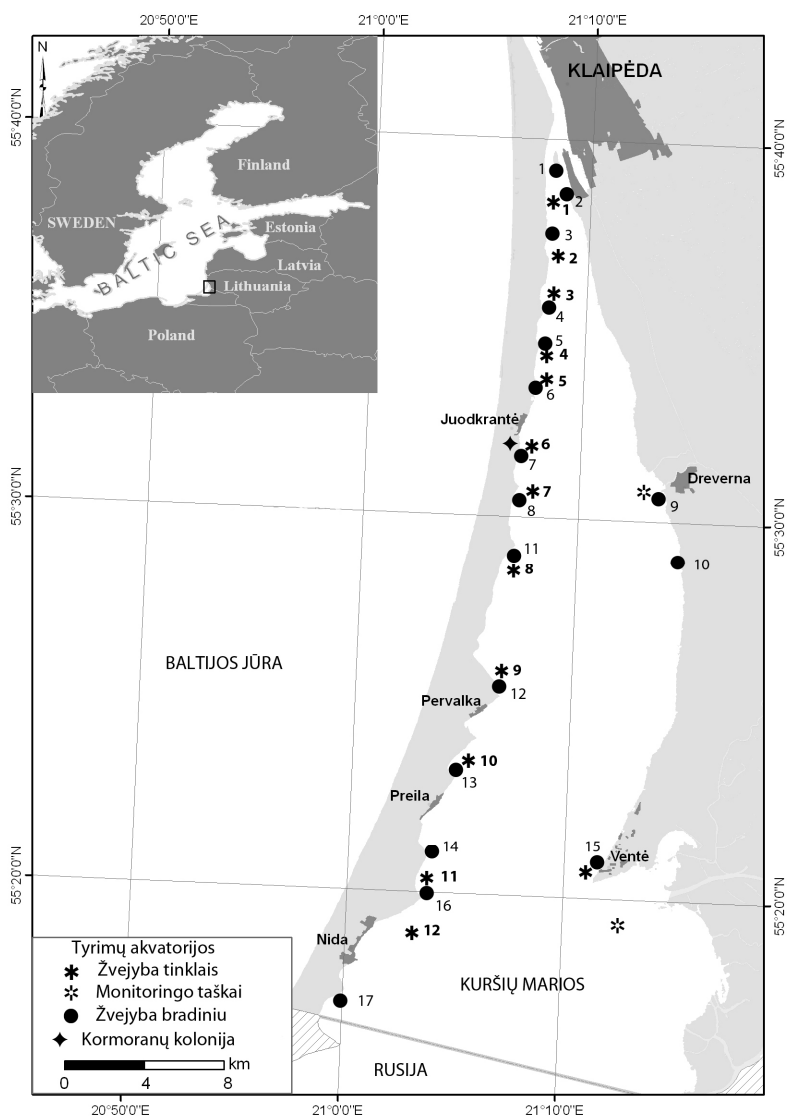
Suvartojimo vertinimui naudotas vidutinis suaugusio kormorano dienos maisto suvartojimas 494 g (Ridgway 2010, Schmid *ir kt.* 1995), nustatytas respirometriniu metodu laboratorijos sąlygomis pagal rekomenduojamus asimiliacijos efektyvumo koeficientą 0,8 ir vidutinę žuvų energinę vertę 5,42 kJ·g⁻¹ (Carss *ir kt.* 1997). Jauniklių suvartojimo vertinimui naudotas vidutinis dienos maisto suvartojimas per visą buvimo lizde laikotarpį, nustatytas naudojant po lizdu sumontuotas svarstyklės, siekė 408 g (Carpentier ir Marion 2003).

3.2. Ichtiologinis tyrimas

3.2.1 Kuršių marių žuvų gausumo ir biomasės tyrimas

Kormoranų ilgalaikio poveikio žuvų populiacijoms vertinimui naudoti Kuršių marių žuvų bendrijos monitoringo duomenys. Monitoringas buvo vykdomas kasmet nuo 1993 m. pagal standartinę metodiką (Thoresson 1993) dviejose akvatorijose priešais Atmatos žiotis ir ties Dreverna (5 pav.) liepos mėnesio antroje pusėje. Kiekvienoje akvatorijoje vykdytos mokslinės žvejybos dviejose stotyse 3–5 naktis. Naudotas 1,8 m aukščio kaproninių žiauninių statomųjų tinklaičių rinkinys, akies dydis (nuo mazgo iki mazgo) 17, 21,5, 25 ir 30 mm. Pagautos žuvys buvo išmatuojamos 1 mm tikslumu (bendras ilgis TL ir standartinis ilgis SL) bei pasveriamos 1 g tikslumu. Žuvų gausumui ir biomasei išreikšti naudojamas standartizuotas rodiklis – laimikiai pastangai – standartiniu tinklų rinkiniu per naktį vienoje stotyje sugautų žuvų skaičius arba biomasė (*angl.* Catch Per Unit Effort, CPUE). Tiriant kormoranų poveikį

erdviniam žuvų pasiskirstymui, vykdytos mokslinės žvejybos Kuršių marių vakariniame pakraštyje 12-oje skirtingu atstumu (iki 23 km) nutolusių nuo kormoranų kolonijos akvatorijų (5 pav.). Tyrimas vykdytas 2009 m. (liepos mėn. 10–31 d.) ir 2010 m. (liepos mėn. 22–25 d.). Žvejybose buvo naudotas šešių skirtingos akies dydžio kaproninių žiauninių tinklaičių rinkinys – 14-17-21,5-25-30-33 mm. Visos pagautos žuvys buvo matuojamos ir sveriamos (1 mm ir 1 g tikslumu).



5 pav. Ichtiologinių tyrimų akvatorijos Kuršių mariose.

Juodažiočių grundalų plitimas Kuršių mariose buvo tiriamas 2007–2010 m. liepos – rugsėjo mėn. Tyrimas buvo vykdomas 17-oje akvatorijų nuo Kiaulės nugaros salos marių šiaurinėje dalyje iki Parnidžio rago piečiau Nidos bei Ventės rago Lietuvai priklausančios teritorijos pietinėje dalyje (5 pav.). Mokslinės žvejybos buvo vykdomos jaunikliniu bradiniu, kurio išmatavimai yra: sparno aukštis 1,2, ilgis 8 m (akies dydis 10 mm) ir 7 m (akies dydis 6 mm; bendras vieno sparno ilgis 15 m); maišo angos aukštis 1,2 m, maišo ilgis 3 m, akies dydis 3 mm. Apžvejojamas plotas buvo 1000 m². Buvo įvertinta kiekvienos žuvų rūšies biomasė ir skaičius. Sugautos žuvys buvo matuojamos (TL) ir pasveriamos.

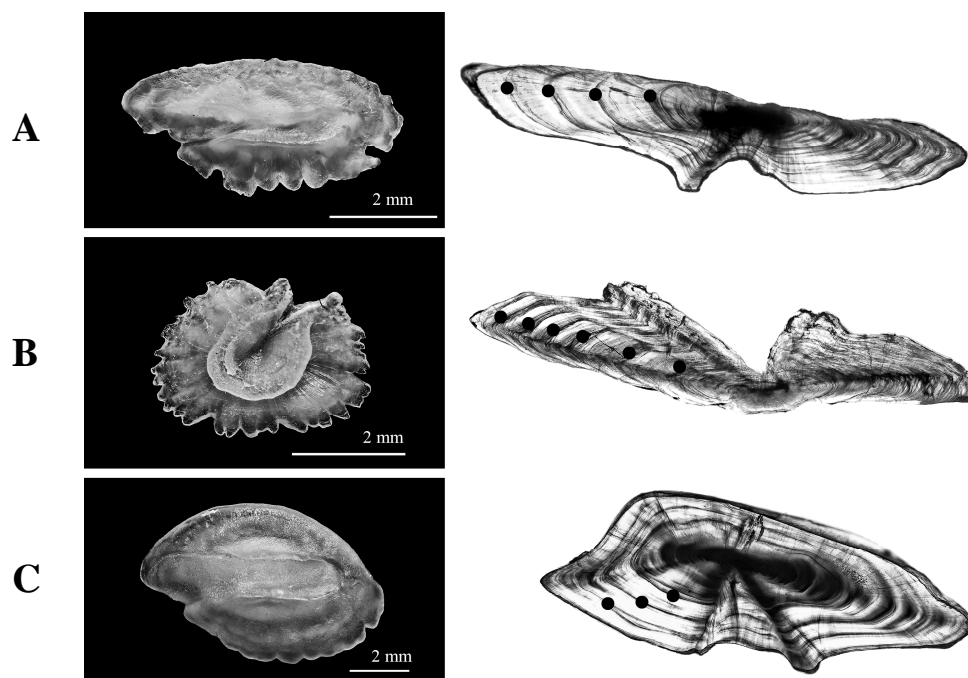
3.2.2. Kuršių marių žuvų populiacinių parametrų tyrimas

Buvo tiriamos svarbiausios kormoranų raciono žuvys – kuoja, ešerys ir pūgžlys. Populiacinių parametrų tyrimui buvo vykdomos mokslinės žvejybos, naudojant selektyvinius statamuosius tinklaičius (tinklo aktyumo dydžiai: 14-17-21,5-25-30-33-38-45-50-60-70 mm). Buvo įvertinamas santykinis gausumas, ilgio klasių pasiskirstymas, lyčių santykis. Žvejybos buvo vykdomos 15-oje akvatorijų, esančių tarp Nidos ir Nemuno avandeltos Kuršių marių pietinėje dalyje iki Alksnynės šiaurinėje dalyje (5 pav.). Iš viso 2009 m. buvo žvejojama 31 kartą, 2010 m. – 23 kartus. Populiacijų amžiaus struktūrai nustatyti ir augimui vertinti 2009 m. buvo paimta 1273, 2010 m. – 932 kuoju, ešerių ir pūgžlių (2 lent.). Kiekvienoje ilgio grupėje (kuojos ir ešerio 2,5 cm, pūgžlio – 1 cm ilgio intervaluose) buvo imama po 25 patinus ir pateles. Visos žuvys buvo matuojamos ir sveriamos (1 mm ir 1 g tikslumu).

Žuvų amžiaus tyrimui laboratorijoje iš surinktų žuvų buvo išimti otolitai (*sagittae*), jie buvo išmatuoti 0,1 mm ir pasverti 0,001 g tikslumu. Amžiui nustatyti buvo ruošiami mėginių blokai, daromi skersiniai pjūviai ir ruošiami mikroskopiniai preparatai bei nustatomas tiriamų žuvų amžius sekančiais etapais:

1. Otolitų liejimas į poliesterinę dervą. Naudotos mėginių įliejimo staklės su kombinuota vizualine sistema (skaitmeninė kamera ir kompiuteris) bei programine įranga Pixelink.
2. Dervos blokų su otolitais pjaustymas su Gennasta GS6D (Australija) – mėginių pjaustymo įrenginiu, skirtu greitam mėginių pjaustymui.
3. Otolitų mėginių analizė: metinių žiedų identifikavimas, individualaus augimo nustatymas. Analizuota mikroskopu OLYMPUS BX41 su skaitmenine video kamera, naudota programinė įranga mėginių vizualiniam apdorojimui bei analizei ImagePro Discovery 5.1.

Metiniai žiedai buvo identifikuojami ir skaičiuojami otolito skersiniame pjūvyje. Žuvies amžius buvo nustatomas kaip skaičius skaidrių juostų, besikaitaliojančių su neskaidriomis tamsiomis zonomis (6 pav.).



6 pav. Ešerio (*Perca fluviatilis*), 4 m. (A), kuojos (*Rutilus rutilus*), 6 m. (B) ir pūgžlio (*Gymnocephalus cernuus*), 3 m. (C) otolitai (*sagittae*) ir jų skersiniai pjūviai. Metiniai žiedai otolitų skerspjūviuose pažymėti juodais taškais.

2 lentelė. Kuojos, ešerio ir pūgžlio populiacijų amžiaus struktūros tyrimui surinkti otolitų mėginiai.

Rūšis	Mėginių skaičius								
	Patelės		Patinai		Jaunikliai		Iš viso		
	2009	2010	2009	2010	2009	2010	2009	2010	
Kuoja	224	173	138	121	131	13	493	307	
Ešerys	246	164	153	98	89		488	262	
Pūgžlys	198	214	92	149	2		292	363	
							Iš viso:	1273	932

3.3. Statistiniai metodai

Statistinėje duomenų analizėje naudotas kritinis p lygmuo 0,05. Vidurkiai pateikti nurodant standartinę nuokrypį (\pm SD), jei nenurodyta kitaip. Raciono žuvų dydžio bei masės apskaičiavimui naudotos tiesinė, polinominė ir laipsninė regresijos. Skirtumų analizei naudoti t testas, vienfaktorinė ANOVA, neparametriniai Mann-Whitney U ir χ^2 testai. Mitybos selektyvumui vertinti naudotas Jacobs selektyvumo indeksas. Ryšių analizei naudota Spearman koreliacija, tiesinė regresija. Ilgalaikių žuvų bendriją veikiančių veiksnių vertinimui taikyta daugiamatė perteklinė analizė (*redundancy analysis*, RDA), bendrijos parametrų duomenims taikyta kvadratinės šaknies transformacija.

4. Rezultatai

4.1. Didžiųjų kormoranų mityba

4.1.1. Raciono sudėtis

Per visą Juodkrantės kolonijoje perinčių didžiųjų kormoranų mitybos tyrimo laikotarpį 2005–2010 m. buvo identifikuotos 34 žuvų rūšys (3 lent.). Taip pat buvo aptikti, bet neidentifikuoti iki rūšies grandalai *Pomatoschistus*

sp., kurių Baltijos jūros priekrantėje ties Lietuva žinomos dvi rūšys (smėlinis grundalas (*Pomatoschistus minutus*) ir paplūdiminis grundalas (*Pomatoschistus microps*)), bei tobiai (Ammodytidae) (Baltijos jūroje aptinkamos dvi rūšys: paprastasis didysis tobis (*Hyperolus lanceolatus*) ir mažasis tobis (*Ammodytes tobianus*)). Trispyglės dyglės (*Gasterosteus aculeatus*) liekanų kormoranų atrajose aptikta nebuvo, keli atryti individai buvo rasti 2010 m. kolonijoje po lizdais. Be gyvenančių Kuršių mariose ir Baltijos jūroje žuvų, kormoranų atrajose taip pat aptiktos dvi akvakultūroje auginamos rūšys – paprastasis karpis ir juodasis amūras (*Mylopharyngodon piceus*). Jų dalis kormoranų mityboje buvo nežymi ir sudarė 0,6 % mitybos pagal skaičių ir masę. 13 rūšių žuvys buvo aptinkamos kormoranų atrajose kiekvienais metais, šios rūšys sudarė 91,9 % kormoranų raciono pagal masę (3 lent.). Racione identifikuotos žuvys priklausė 16 šeimų. Svarbiausios kormoranų racione buvo karpinių ir ešerinių šeimų žuvys, sudariusios atitinkamai 21 % (skirtingais metais buvo 13,2–30,5 %) ir 62,1 % (49–71,6 %) raciono pagal skaičių bei 47,3 % (31,3–55,8 %) ir 38 % (28,4–52,1 %) pagal masę. Kitų šeimų tarpe gausumu išsiskyrė stintinės (Osmeridae), pagal skaičių sudariusios 8,8 % (3–22,2 %) kormoranų raciono, kitų šeimų žuvys nei pagal skaičių, nei pagal masę nesiekė 4 %. Be žuvų, kormoranų atrajose buvo aptikta 4 rūšių vėžiagyvių liekanų: smėlinės krevetės (*Crangon crangon*), jūrų tarakono (*Saduria entomon*), apželtkojo krabo (*Eriocheir sinensis*) ir rainuotojo vėžio (*Orconectes limosus*).

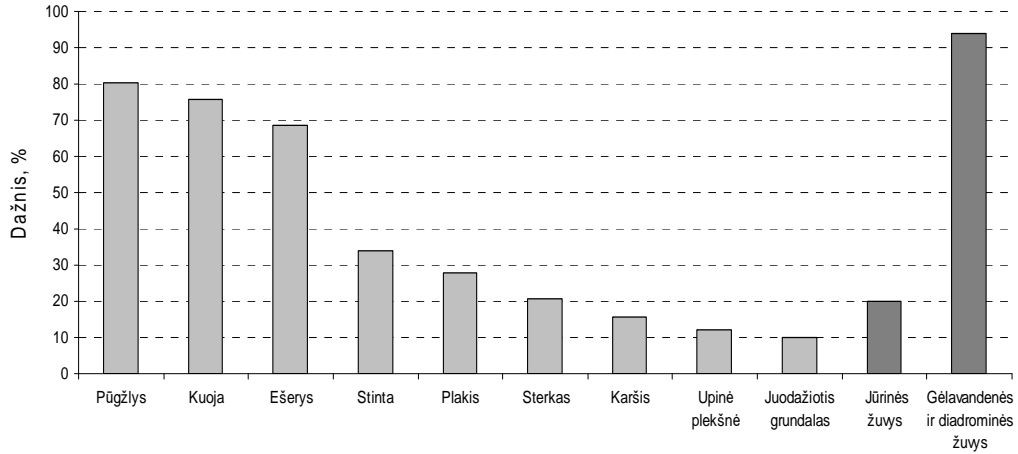
Kormorano raciono trijų žuvų rūšių vidutinis sutinkamumo dažnis atrajose per visą mitybos tyrimo laikotarpį buvo didesnis nei 60 %: pūgžlio 80,4 %, kuojos 75,9 % ir ešerio 68,5 % (7 pav.). Dar 5 rūšių žuvys buvo aptiktos dažniau nei 10 % atrajų: stinta (34 %), plakis (27,8 %), sterkas (20,6 %), karšis (15,8 %) ir upinė plekšnė (12 %). Per tyrimo laikotarpį didėjo juodažiočio grundalo sutinkamumo atrajose dažnis. Jis vidutiniškai buvo 9,9 %, o skaičiuojant periodui nuo pirmo aptikimo 2007 m., sutinkamumo dažnis siekė 14,9 % atrajų (6,7–25 %).

Analizuojant atrajas, iš viso buvo identifikuota 28180 žuvų. Identifikuotų žuvų skaičius vienoje atrajoje buvo nuo 1 iki 162, vidutiniškai 27,7 žuvys. Pagal skaičių

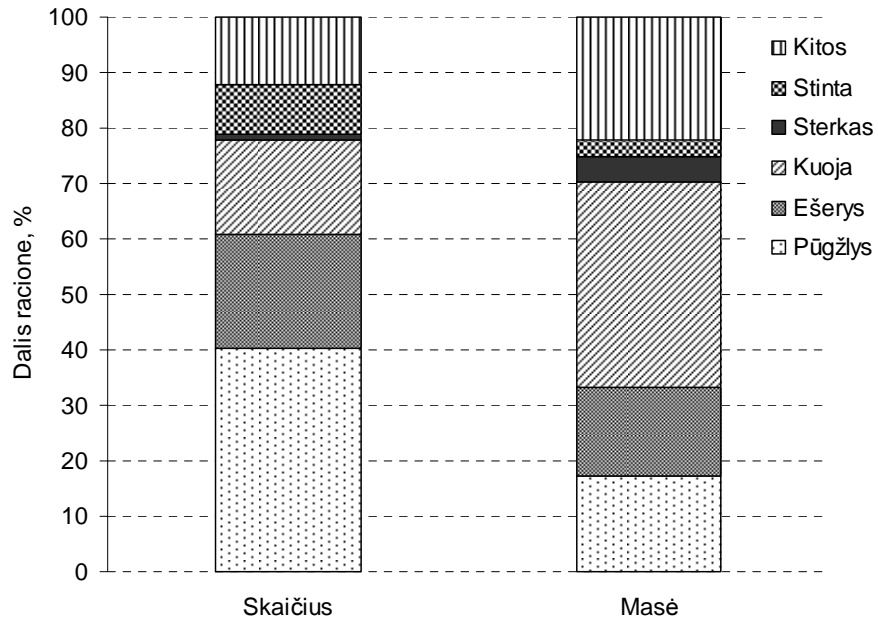
(8 pav.) kormorano racione gausiausios buvo 3 rūšių žuvis: pūgžlys – 40,4 %, ešeris – 20,5 % ir kuoja – 16,9 %, jų bendra dalis racione sudarė 77,7 %. Iš likusių žuvų kiek gausesnė buvo tik stinta, jos dalis racione pagal skaičių buvo 8,8 %. Likusių žuvų tarpe nė vienos rūšies dalis pagal skaičių nesiekė 4 %.

Pagal masę (8 pav.) kormorano racione didžiausią dalį sudarė 3 rūšių žuvis: kuoja sudarė 37 %, ešeris – 16,2 %, pūgžlys – 17,2 %. Bendra šių žuvų dalis racione sudarė 70,3 %. Tarp kitų mitybos žuvų rūšių sterko dalis pagal masę siekė 4,6 %, kitų rūšių buvo mažesnė nei 4 %.

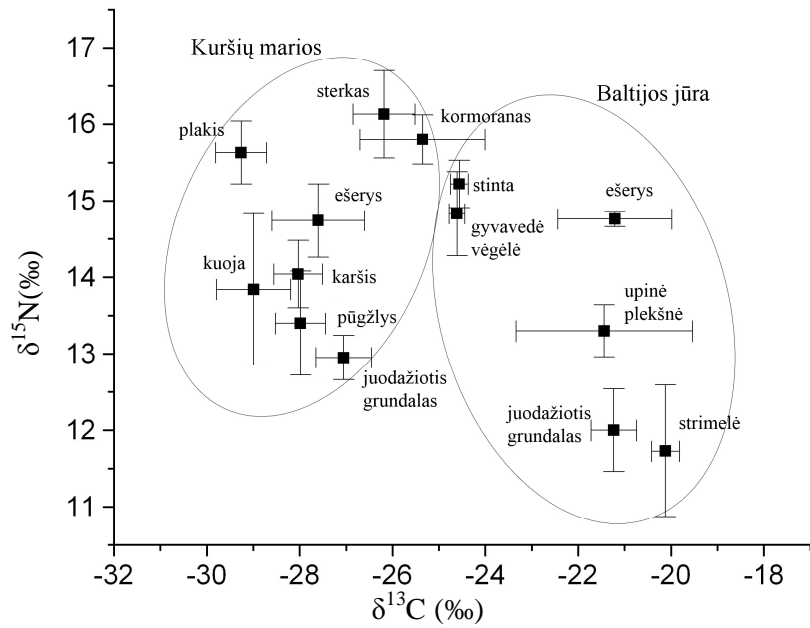
Juodkrantės kolonijoje perinčių kormoranų atrajose jūrinių žuvų (3 lent.) liekanų vidutinis sutinkamumo dažnis per tyrimo laikotarpį siekė 20,1 %, gėlavandenių bei diadrominių žuvų – 94 % (7 pav.). Jūrinių žuvų vidutinė dalis kormoranų racione pagal masę siekė 9,4 %. 2010 m. metais atlikta žuvų stabilizotopų $\delta^{13}\text{C}$ ir $\delta^{15}\text{N}$ analizė parodė, kad pagal $\delta^{13}\text{C}$ Baltijos jūros žuvis patikimai skyrėsi nuo Kuršių marių (Mann-Whitney U testas, $p < 0,001$) (9 pav.). Kormoranų plunksnų mėginiai, surinkti kolonijoje ir gaudant patrankine gaudykle, statistiškai reikšmingai nesiskyrė nei pagal $\delta^{13}\text{C}$, nei pagal $\delta^{15}\text{N}$ (Mann-Whitney U testas, atitinkamai $p = 0,10$ ir $p = 0,32$), modeliavimui buvo naudoti visų mėginių analizės duomenys. Palyginus su tuo pačiu metu kolonijoje prie Drūkšių ežero surinktais mėginiais, plunksnos skyrėsi pagal $\delta^{15}\text{N}$: Juodkrantėje pokytis buvo $-15,8 \pm 0,32$, Drūkšiuose – $12,4 \pm 1,54$ (Ž. Pūtys *nepubl. duomenys*). Dviejų šaltinių maišymo modelių naudojant $\delta^{13}\text{C}$ nustatyta jūrinių žuvų dalis kormoranų racione jauniklių maitinimo laikotarpiu gegužės mėnesį ir birželio mėnesio pradžioje siekė $16,5 \pm 4,4$ % ($\pm \text{SE}$). Tuo pačiu laikotarpiu pagal atrajų analizę nustatytą kormoranų raciono sudėtį pagal masę jūrinių žuvų dalis siekė 17,7 %.



7 pav. Didžiojo kormorano raciono svarbiausių žuvų sutinkamumo dažnis kormoranų atrajose Juodkrantės kolonijoje 2005–2010 m.



8 pav. Juodkrantės kolonijoje perinčių didžiųjų kormoranų mitybos svarbiausių žuvų dalis racione pagal skaičių ir masę (2005–2010 m.).



9 pav. Didžiojo kormorano ir svarbiausių jo raciono žuvų izotopinė sudėtis. $\delta^{13}\text{C}$ ir $\delta^{15}\text{N}$ vidurkiai \pm SD.

3 lentelė. Didžiojo kormorano raciono sudėtis Juodkrantės kolonijoje 2005–2010 m. (*identifikuotos atrytos žuvis).

Nr.	Rūšis	Ekologinės grupės: gėlavandenis (F), jūrinis (M), diadrominis (D)	Skaičius	Aptikta						Dalis			Vidutinis		Maksimalus	
				2005	2006	2007	2008	2009	2010	Pagal skaičių	Pagal masę	Sutinkamumo dažnis, %	Ilgis (TL), cm, ±SD	Masė, g, ±SD	Ilgis (TL), cm	Masė, g
Clupeidae			120							0,5	1,5					
1	Atlantinė silkė (<i>Clupea harengus</i>)	M	106	+	+	+	+	+	+	0,5	0,8	4,9	15,6±2,6	29,4±13,3	23,5	87,4
2	Perpelė (<i>Alosa fallax</i>)	D	8	+	+	+	+	+		<0,1	0,6	1,1	29,6±5,8	234,7±127,8	35,7	377,6
3	Bretlingis (<i>Sprattus sprattus</i>)	M	6	+		+		+	+	<0,1	<0,1	0,6	9,4±1,6	6,3±4,1	11,7	12,6
Salmonidae			4							<0,1	<0,1					
4	Šlakis (<i>Salmo trutta trutta</i>)	D	4			+		+		<0,1	<0,1	0,6	17,1±3,4	40,5±22	21,4	70,1
Osmeridae			3401							8,8	2,8					
5	Stinta (<i>Osmerus eperlanus</i>)	D	3401	+	+	+	+	+	+	8,8	2,8	34	8,7±2,6	4,2±4,6	19,7	42
Anquilidae			1							<0,1	<0,1					
6	Europinis ungurys (<i>Anquilla anquilla</i>)	D	1					+		<0,1	<0,1	0,1			39,1	101,5
Esocidae			5							<0,1	<0,1					
7	Lydeka (<i>Esox lucius</i>)	F	5				+		+	<0,1	<0,1	0,3	17,8±6,6	47,6±41	24,8	99,3
Cyprinidae			5574							21	47,3					
8	Kuoja (<i>Rutilus rutilus</i>)	F	4514	+	+	+	+	+	+	16,9	37	75,9	12±5	32,5±52,1	35,1	621,5
9	Plakis (<i>Blicca bjoerkna</i>)	F	425	+	+	+	+	+	+	2	3,5	27,8	12,7±3,9	30,7±35,1	32	409
10	Karšis (<i>Abramis brama</i>)	F	229	+	+	+	+	+	+	0,8	2,9	15,8	16,8±4,9	64,8±60,2	31,5	367
11	Žiobris (<i>Vimba vimba</i>)	D	44	+	+	+	+	+	+	0,2	1,1	3,4	20,6±4,8	98,9±64,6	30,4	283,4
12	Sidabrinis karosas (<i>Carassius gibelio</i>)	F	21			+	+	+		0,1	0,3	1,2	15,1±3,1	73,8±38,3	20,3	164,1
13	Meknė (<i>Leuciscus idus</i>)	F	62	+	+	+	+	+	+	0,2	0,7	4,4	13,9±5,5	46,9±57,2	27,7	266,3
14	Raudė (<i>Scardinius erythrophthalmus</i>)	F	52			+	+	+	+	0,2	0,1	1,2	9,8±3,7	17,6±26,3	20,6	129,5
15	Gružlys (<i>Gobio gobio</i>)	F	65	+	+		+	+	+	0,3	0,2	2,4	9,7±1,8	10,3±6,5	16,2	43
16	Lynas (<i>Tinca tinca</i>)	F	8	+			+	+	+	<0,1	0,4	0,7	24,3±6	263,4±204,4	35,1	699,2
17	Karpis (<i>Cyprinus carpio</i>)	F	10				+	+		<0,1	0,2	0,4	20,3±2,8	141,1±52,8	23,7	214,8
18	Juodasis amūras (<i>Mylopharyngodon piceus</i>)	F	8				+	+		<0,1	0,2	0,3	24,1±3,2	146,5±55,3	28,7	237,7
19	Aukšlė (<i>Alburnus alburnus</i>)	F	85				+	+		0,2	0,1	1,2	9±2,5	6,8±6,1	15,7	29,9

Nr.	Rūšis	Ekologinės grupės: gėlavandenės (F), jūrinės (M), diadrominės (D)	Skaičius	Aptikta						Dalis mityboje, %			Vidutinis		Maksimalus	
				2005	2006	2007	2008	2009	2010	Pagal sėklus	Pagal masę	Sutinkamumo dažnis, %	Ilgis (TL), cm, ±SD	Masė, g, ±SD	Ilgis (TL), cm	Masė, g
20	Strepetys (<i>Leuciscus leuciscus</i>)	F	39				+	+	+	0,1	<0,1	0,6	7,2±2,5	4,4±4,1	12,1	16
21	Salatis (<i>Aspius aspius</i>)	F	4					+	+	<0,1	<0,1	0,2	11±10,2	39,7±75,5	26,1	152,8
22	Ožka (<i>Pelecus cultratus</i>)	F	8	+	+					0,1	0,6	1,9	29,5±5	155,3±77,4	34,6	251,8
	Gadidae		5							<0,1	<0,1					
23	Atlantinė menkė (<i>Gadus morhua</i>)	M	5				+	+	+	<0,1	<0,1	0,1	11±3	13,7±8,9	14,3	25,8
	Lotidae		51							0,2	1,3					
24	Vėgėlė (<i>Lota lota</i>)	F	51	+	+		+	+	+	0,2	1,3	3,2	22,1±7,6	109,8±106,3	40,1	466,3
	Zoarcidae		298							1,6	1,9					
25	Gyvavedė vėgėlė (<i>Zoarces viviparus</i>)	M	298	+	+	+	+	+	+	1,6	1,9	5,6	16,3±3,8	21,5±16,3	31	120,7
	Gasterosteidae		7													
26	*Trispyglė dyglė (<i>Gasterosteus aculeatus</i>)	F (M)	7						+				6,3±0,5	1,7±0,6	6,9	2,6
	Cottidae		5							<0,1	0,3					
27	Builis (<i>Myoxocephalus scorpius</i>)	M	5	+						<0,1	0,3	0,5	15,9±5,2	110,9±97,4	22,1	240
	Percidae		16741							62,1	38					
28	Pūgžlys (<i>Gymnocephalus cernuus</i>)	F	11118	+	+	+	+	+	+	40,4	17,2	80,4	7,8±2,4	7,3±6,3	18,1	67,6
29	Ešerys (<i>Perca fluviatilis</i>)	F	5293	+	+	+	+	+	+	20,5	16,2	68,5	8,6±3,8	13,5±25,3	30	387,5
30	Sterkas (<i>Sander lucioperca</i>)	F	330	+	+	+	+	+	+	1,3	4,6	20,6	16,5±6,5	56,9±80,6	37,1	446
31	Ammodytidae	M	246							0,6	0,2	3,5	10,8±4,5	5,8±12,6	38,5	146,1
	Gobiidae		723			+	+	+	+	1,7	3,2					
32	Juodažiotis grundalas (<i>Neogobius melanostomus</i>)	M (F)	524			+	+	+	+	1,2	3,1	9,9	11,8±3,9	37,9±36,5	23	235
33	<i>Pomatoschistus</i> sp.	M	195	+	+	+	+	+	+	0,5	<0,1	4,2	4,1±0,8	0,7±0,4	7	3
34	Juodasis grundalas (<i>Gobius niger</i>)	M	4				+		+	<0,1	<0,1	0,1	12,5±1,8	31,1±14,9	14,2	48,6
	Pleuronectidae		954							3,1	3,2					
35	Upinė plekšnė (<i>Platichthys flesus</i>)	M	954	+	+	+	+	+	+	3,1	3,2	12	10,5±3,6	16,1±15,2	22,3	107,5
	Scophthalmidae		53							0,2	0,3					
36	Otas (<i>Psetta maxima</i>)	M	53			+	+		+	0,2	0,3	1,1	10,4±1,9	23,6±12,4	14,6	57

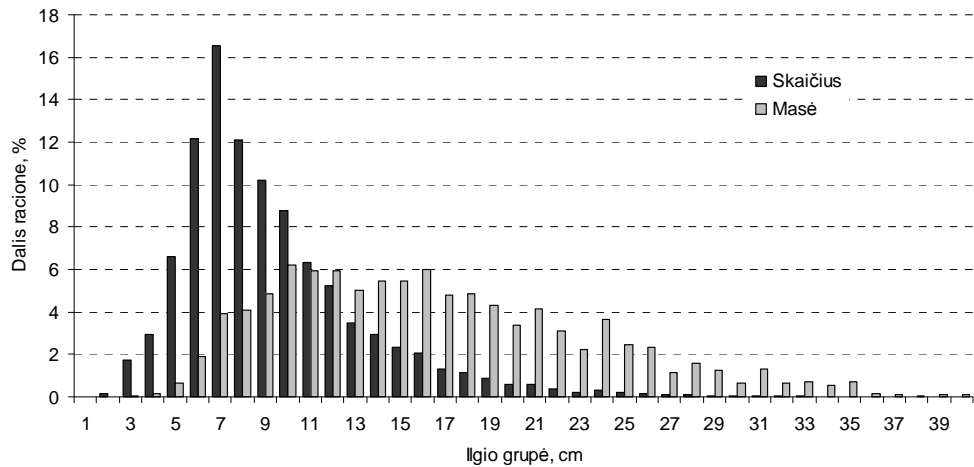
4.1.2.Mitybos selektyvumas pagal žuvų rūšį ir dydį

Per visą tyrimo laikotarpį didžiojo kormorano atrajose identifikuotų žuvų vidutinis ilgis (TL) buvo $9,4 \pm 4,2$ cm, vidutinė masė $15,4 \pm 31,9$ g (\pm SD). Juodkrantės kolonijoje perinčių kormoranų racione vyravo nedidelės žuvis, 82,8 % pagal skaičių priklausė 12 cm ir mažesnio ilgio grupėms, jų dalis racione pagal masę sudarė 33,8 % (10 pav.). Didesnės žuvis buvo svarbesnės kormoranų mityboje, 13 cm ir didesnio ilgio grupių žuvis sudarė 66,2 % raciono pagal masę. 20 cm ir didesnio ilgio grupių žuvis sudarė 3 % raciono sudėties pagal skaičių ir 30,4 % pagal masę. Didžiausios atrajose identifikuotos žuvis buvo 40,1 cm ilgio ir 466,3 g svorio vėgėlė (*Lota lota*), 39,1 cm ir 101,5 g europinis ungurys, 37,1 cm ir 446 g sterkas, 35,1 cm ir 699,2 g lynas (*Tinca tinca*) (3 lent.).

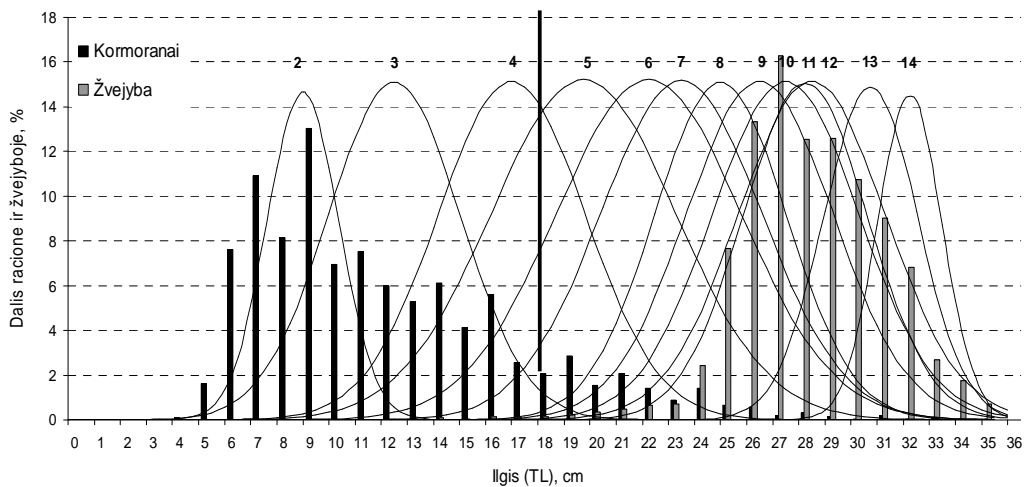
Dauguma žuvų, kuriomis mito kormoranai, buvo jaunos, priklausančios mažoms ilgio grupėms. 83,1 % visų atrajose identifikuotų kuojų priklausė 4–16 cm ilgio grupėms arba 1–4 metų amžiaus grupėms (11 pav.). Sparčiau nei kuojos augančių ešerių tarpe kormoranų racione 2–10 cm ilgio grupėms priklausančios, 1–2 metų amžiaus žuvis sudarė 79,5 % visų atrajose identifikuotų ešerių (12 pav.). Verslinio dydžio (4 lent.) trijų metų ir didesnio amžiaus ešeriai kormoranų mityboje sudarė 2,1 % raciono pagal skaičių, atitinkamai verslinio dydžio kuojos (5 ir daugiau metų) sudarė 12,7 %. Verslinės žvejybos 40 ir 45 mm tinklais ir kormoranų mitybos eksploatuojamų išteklių persidengimas pagal ilgį buvo nežymus. Versliniuose laimikiuose vyravo nuo 25 cm ilgio, 8 m. ir didesnio amžiaus kuojos bei 25 cm ir didesni, 5–6 m. amžiaus ešeriai (11, 12 pav.). Šiais įrankiais sugautuose ešerių laimikiuose didesnės nei 25 cm ilgio žuvis sudarė 80 %, tuo tarpu kormoranų suvartojamų ešerių tarpe – tik 0,2 % pagal skaičių, 4,7 % pagal masę. Atitinkamai tokio paties dydžio kuojos sudarė 90,8 % šiais tinklais sugautuose kuojų laimikiuose, o kormoranų racione – 2 % pagal skaičių, tačiau buvo svarbios pagal masę - sudarė 17 %. Pūgžliai kormoranų racione priklausė visoms ilgio grupėms, vyravo 1–2 m. amžiaus ir 1–9 cm ilgio grupėms

priklausantys pūgžliai, kurie sudarė 73,7 % raciono sudėties pagal skaičių (13 pav.). Kuojos, ešerio ir pūgžlio skirtingų ilgio klasių dažnis 2008–2010 m. kormoranų atrajose ir moksliniuose laimikiuose daugeliu atvejų skyrėsi, šie skirtumai didesni buvo mažiausio ir didžiausio ilgio klasėms. Mažo ilgio klasių (9–10 cm) pūgžliai kormoranų atrajose pasitaikė dažniau nei moksliniuose laimikiuose, išskyrus 2008 m., kai visų mažesnio nei 15 cm ilgio klasių dažnis buvo panašus (Jacobs selektyvumo indeksas nuo $-0,2$ iki $+0,2$) (14 pav.). Selektivumas didesnių pūgžlių ilgio klasėse skyrėsi atskirais metais, bet buvo bendra neigiamo selektyvumo tendencija, ypač didžiausio ilgo atžvilgiu. Ešeriai 10–11 ir 14–17 cm ilgio klasėse kormoranų atrajose pasitaikė dažniau nei moksliniuose laimikiuose, 20–21 cm ir didesnio ilgio grupėse mitybos selektyvumas buvo neigiamas (15 pav.). Kuojos atžvilgiu teigiamas selektyvumas buvo būdingas mažo dydžio klasėse, o 18–19 cm ir didesnio ilgio klasių žuvys kormoranų racione pasitaikė rečiau nei moksliniuose laimikiuose (16 pav.).

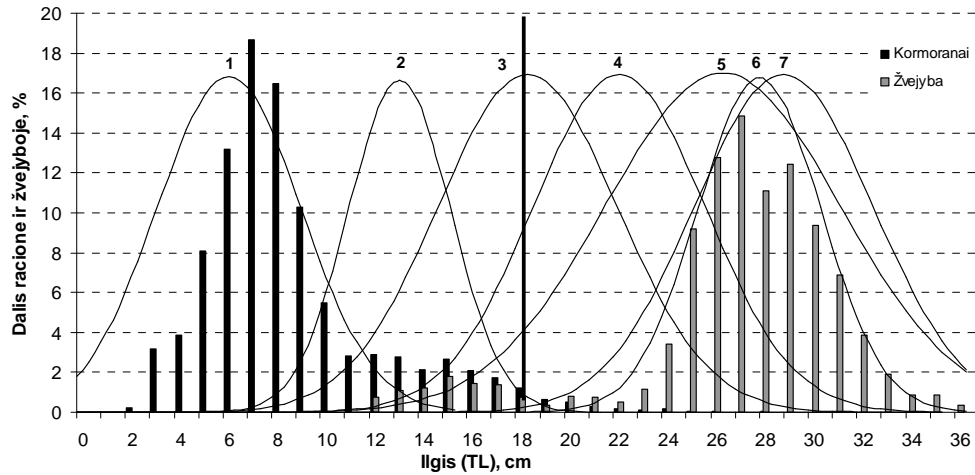
Kormoranų racione ir mokslinių žvejų Kuršių mariose laimikių žuvų rūšinė sudėtis pagal skaičių 2008–2010 m. patikimai skyrėsi ($\chi^2=27,4$, $p<0,0001$, $df=4$). Buvo įvertintas kormoranų mitybos selektyvumas penkių Kuršių marių žuvų rūšių atžvilgiu (5 lent.). Jų dalis kormoranų maisto sudėtyje pagal skaičių tarp Kuršių mariose sugautų žuvų skirtingais metais sudarė 91,8–96,5 %. Mokslinių žvejų laimikiuose jų bendra dalis tuo pačiu laikotarpiu sudarė 93,6–95,7 %. Kormoranų raciono svarbiausių žuvų tarpe didesniu dažniu nei mokslinių žvejų Kuršių mariose laimikiuose pasitaikė ešeriai (išskyrus 2009 m., kai dažnis nesiskyrė), kuojos ir sterka, neigiamas selektyvumo indeksas buvo plakių (išskyrus 2008 m., kai racione dažnis buvo nežymiai didesnis) ir pūgžlių (17 pav., 5 lent.).



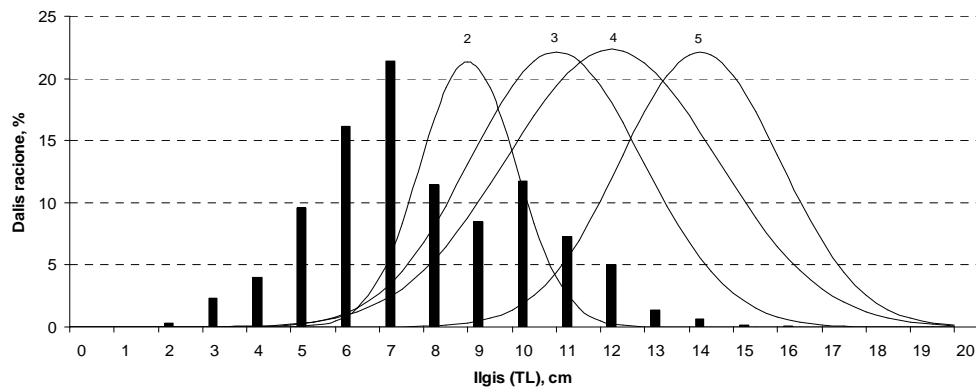
10 pav. Didžiųjų kormoranų atrajose identifikuotų žuvų pasiskirstymas ilgio (TL) grupėse pagal skaičių ir masę.



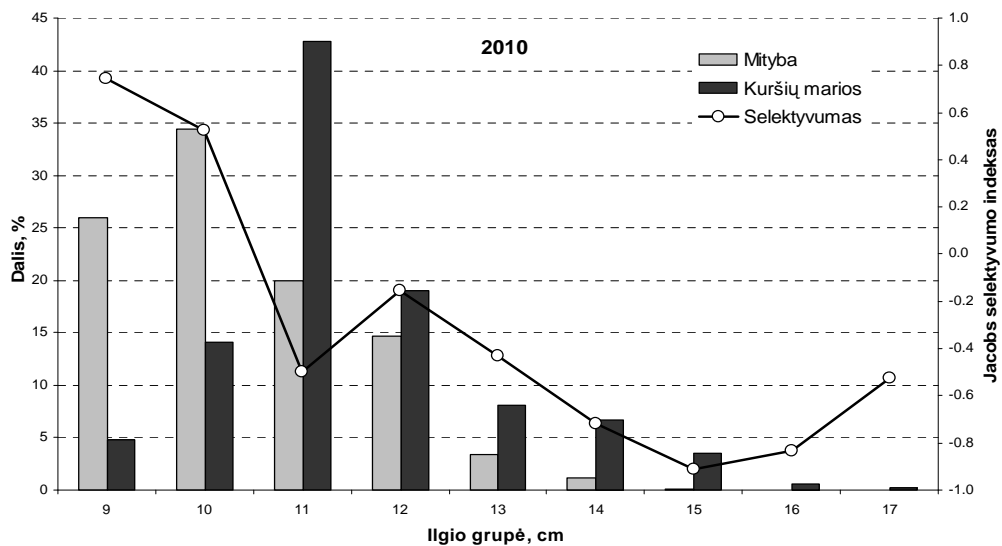
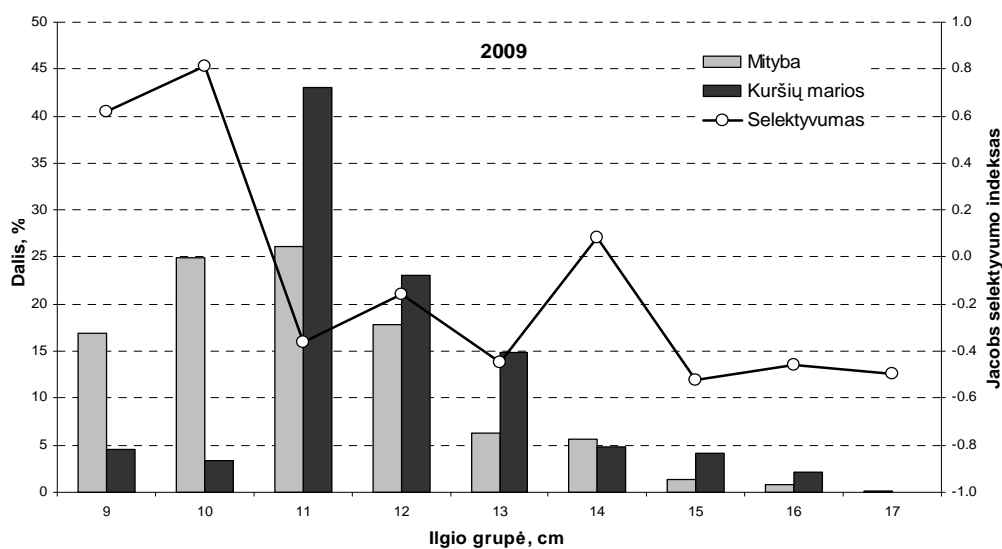
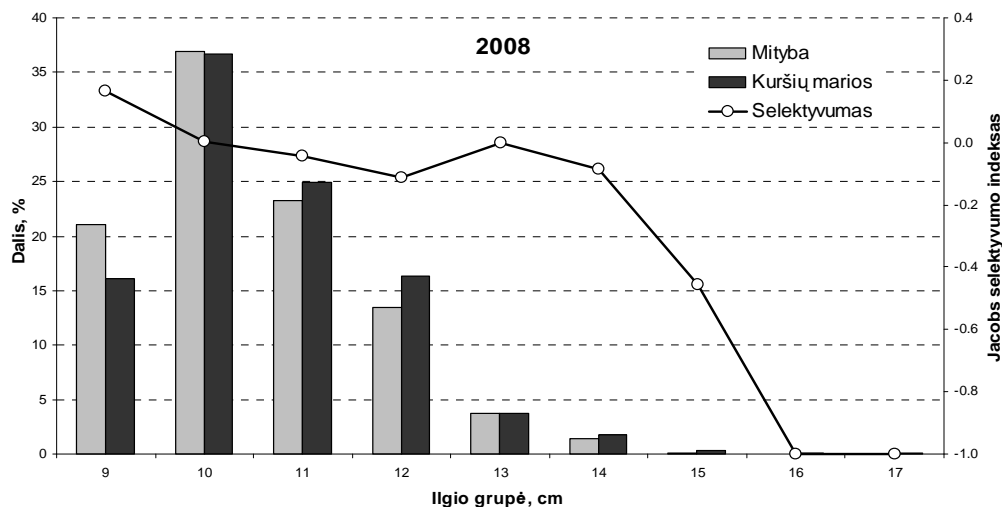
11 pav. Kuojos selektyvumas didžiojo kormorano mityboje ir verslinėje žvejyboje 40–45 mm tinklais pagal ilgį ir amžių 2005–2010 m. (2, 3, 4... – atitinkamo amžiaus ilgio tikimybės tankio kreivės). Vertikali linija žymi minimalų verslinį ilgį (18 cm, TL).



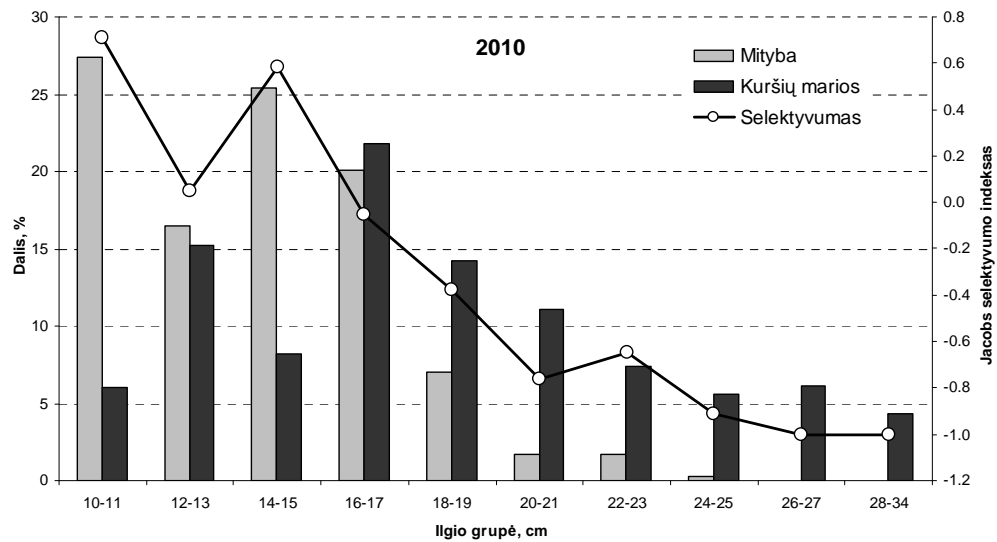
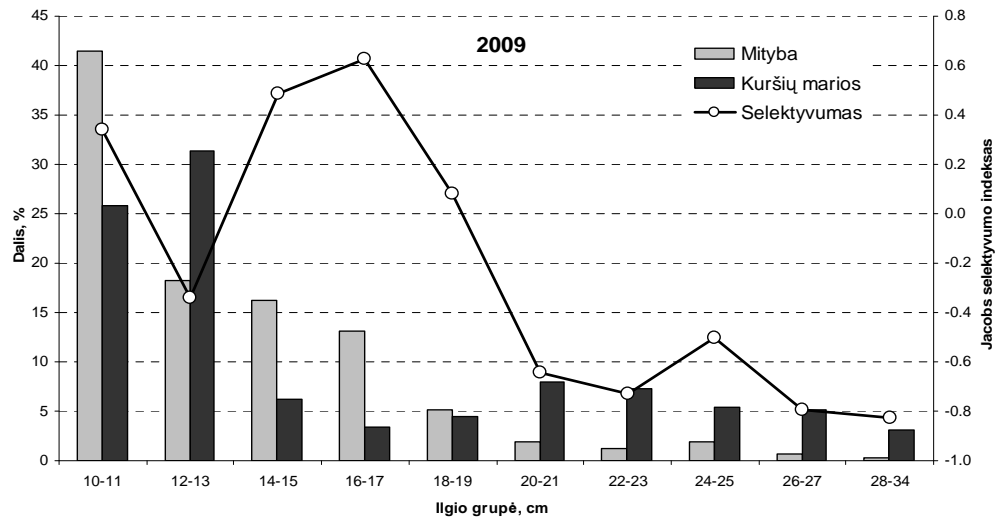
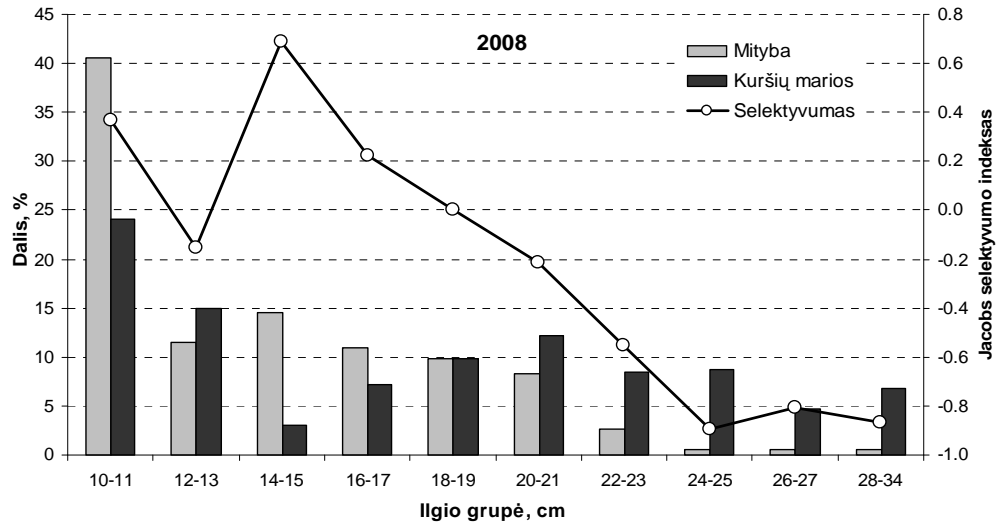
12 pav. Ešerio selektyvumas didžiojo kormorano mityboje ir verslinėje žvejyboje 40-45 mm tinklais pagal ilgį ir amžių 2005–2010 m. (2, 3, 4... – atitinkamo amžiaus ilgio tikimybės tankio kreivės). Vertikali linija žymi minimalų verslinį ilgį (18 cm, TL).



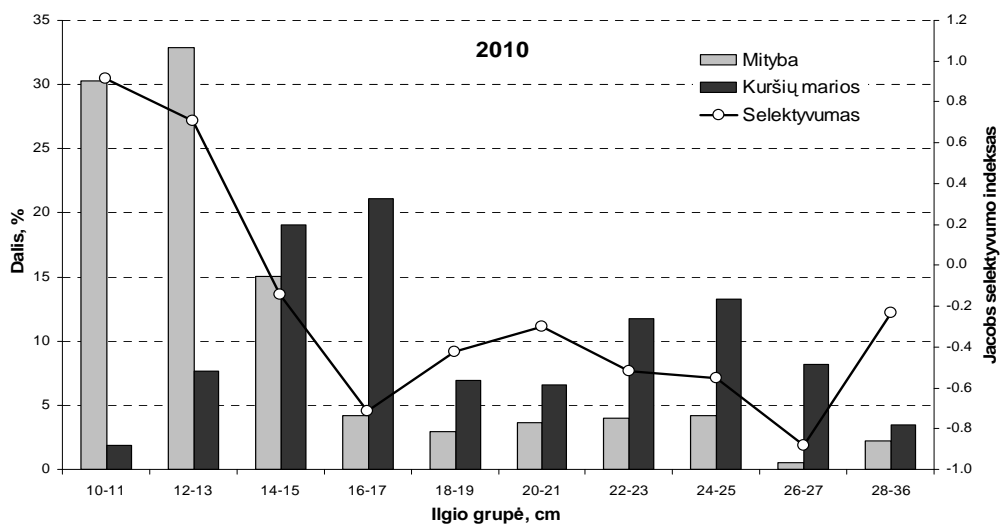
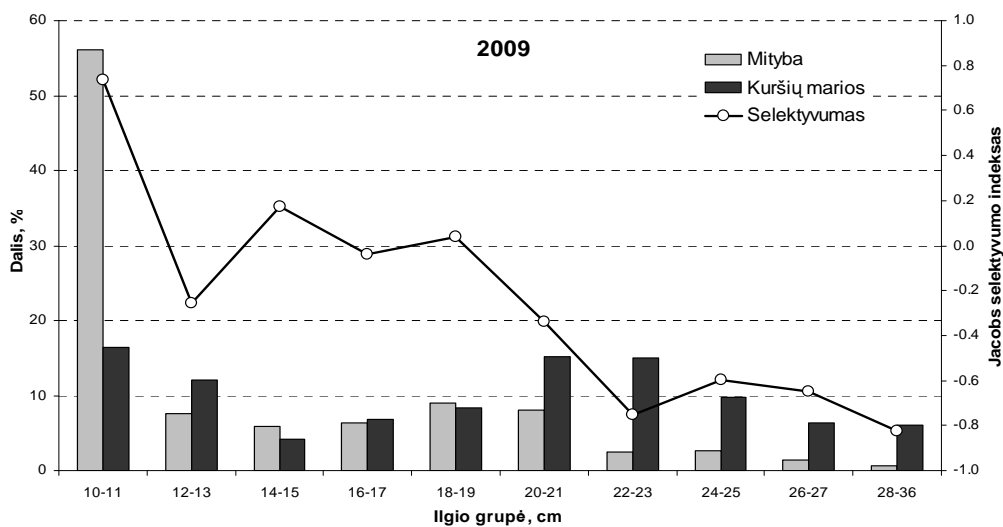
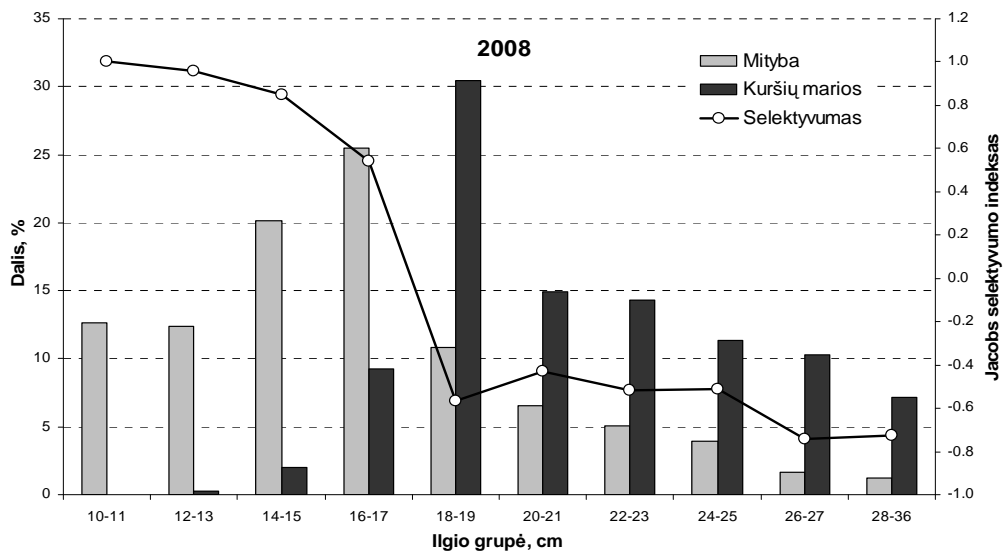
13 pav. Pūgžlio selektyvumas didžiojo kormorano mityboje pagal ilgį ir amžių 2005–2010 m. (2, 3, 4... – atitinkamo amžiaus ilgio tikimybės tankio kreivės).



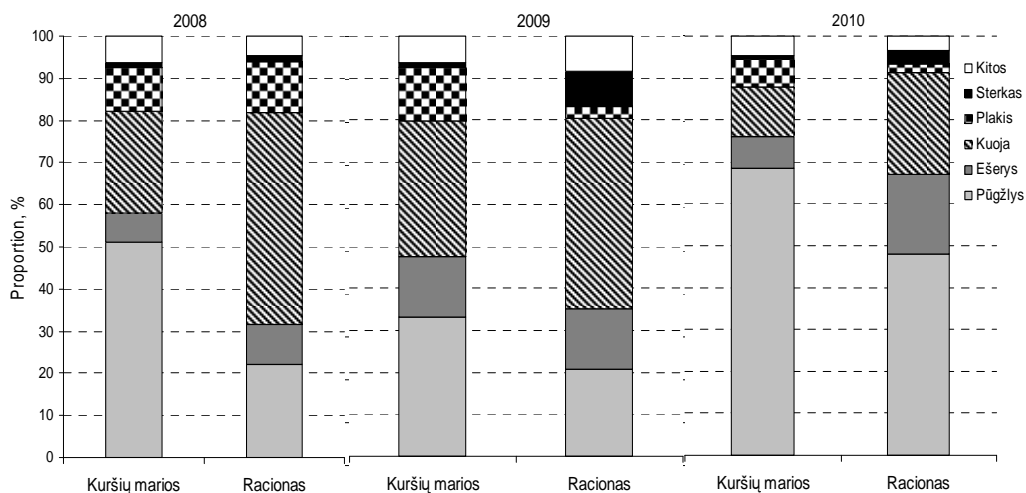
14 pav. Pūgžlių pasiskirstymas ilgio grupėse didžiųjų kormoranų mityboje ir Kuršių mariose bei dydžio selektyvumas mityboje 2008–2010 m.



15 pav. Ešerių pasiskirstymas ilgio grupėse didžiųjų kormoranų mityboje ir Kuršių mariose bei dydžio selektyvumas mityboje 2008–2010 m.



16 pav. Kuojų pasiskirstymas ilgio grupėse didžiųjų kormoranų mityboje ir Kuršių mariose bei dydžio selektyvumas mityboje 2008–2010 m.



17 pav. Didžiojo kormorano raciono ir mokslinių žvejų laimikių sudėtis pagal skaičių 2008–2010 m.

4 lentelė. Didžiojo kormorano racione identifikuotų verslinių žuvų ilgio limitai (TL) pagal Lietuvos verslinės žvejos reglamentavimą, cm (*taikomas tik Baltijos jūroje)

Žuvies rūšis	Žuvies ilgis (TL), cm
Vėgėlė	49
Lydeka	45
Ungurys	45
Sterkas	46
Meknė	45
Karšis	35
Ožka	32
Žiobris	30
Salatis	52
Sidabrinis karosas	22
Upinė plekšnė	21
Kuoja	18
Lynas	30
Raudė	18
Ešerys	18
Stinta	*16

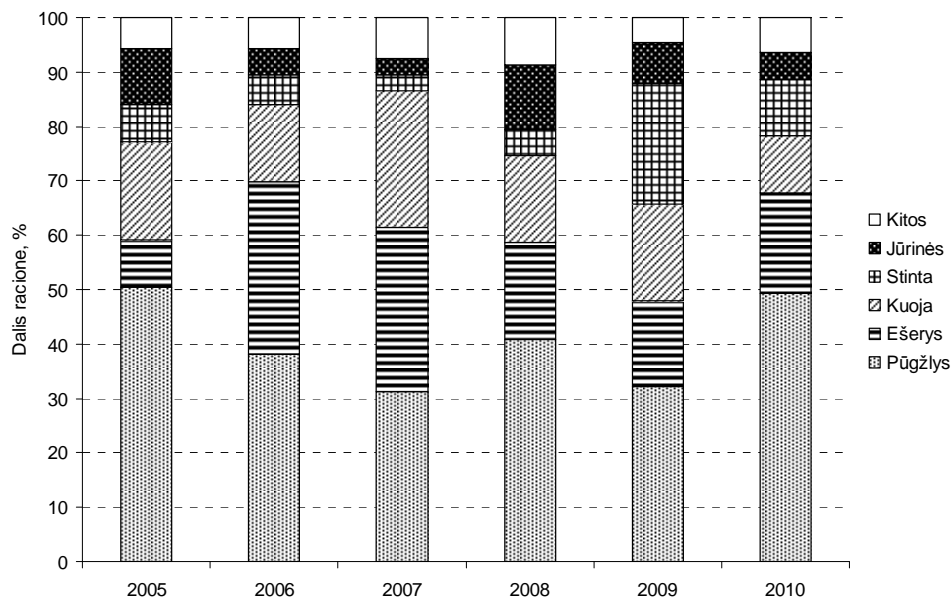
5 lentelė. Žuvų proporcijos pagal skaičių didžiojo kormorano racione ir mokslinių žvejybų Kuršių mariose (KM) laimikiuose 2008–2010 m. (vasara) ir selektyvumas pagal žuvų rūšį. Jacobs selektyvumo indeksas lygus 1 rodo visišką pasirinkimą, –1 rodo visišką vengimą, 0 rodo selektyvumo nebuvimą.

Rūšis	2008			2009			2010			Vidutinis		
	Mityba	KM	Indeksas	Mityba	KM	Indeksas	Mityba	KM	Indeksas	Mityba	KM	Indeksas
Pūgžlys	0,22	0,51	0,57	0,21	0,33	-0,31	0,48	0,68	-0,41	0,30	0,51	-0,41
Ešerys	0,09	0,07	0,16	0,15	0,15	0,00	0,19	0,08	0,48	0,14	0,10	0,22
Kuoja	0,50	0,24	0,52	0,45	0,32	0,27	0,24	0,12	0,42	0,40	0,23	0,39
Plakis	0,12	0,10	0,08	0,03	0,13	-0,67	0,02	0,07	-0,56	0,06	0,10	-0,30
Sterkas	0,02	0,01	0,22	0,08	0,01	0,77	0,03	0,01	0,62	0,04	0,01	0,64

4.1.3. Raciono sudėties kitimas

Per visą didžiųjų kormoranų mitybos tyrimą Juodkrantės kolonijoje 2005–2010 m. raciono sudėtis žymiai kito tiek pagal skaičių, tiek pagal masę (18, 19 pav.). Palyginus raciono sudėties skirtumus tarp atskirų metų, dauguma atvejų jie buvo statistiškai patikimi (6 lent.). Pūgžlių dalis kormoranų racione kito nuo 31,3 iki 50,5 % pagal skaičių ir nuo 8,2 iki 28 % pagal masę. Kuojų dalis racione buvo nuo 10,5 iki 25,1 % pagal skaičių ir nuo 23,2 iki 51,3 % pagal masę. Ešerių dalis kito nuo 8,7 iki 31,6 % pagal skaičių ir nuo 10,2 iki 21,6 % pagal masę. Šių kormoranų raciono svarbiausių žuvų bendra dalis vyravo per visą tyrimo laikotarpį ir svyravo nuo 65,7 iki 86,5 % pagal skaičių ir nuo 61,2 iki 81,1 % pagal masę. Jūrinių žuvų dalis kormoranų racione skyrėsi apie 4 kartus, pagal skaičių jų buvo nuo 3 iki 11,9 %, pagal masę – nuo 3,2 iki 14,3 %. Per tyrimo laikotarpį išsiskyrė 2009–2010 m. periodas, kai jūrinių žuvų dalis kormoranų racione viršijo vidurkį ir siekė 14,3 % pagal skaičių bei

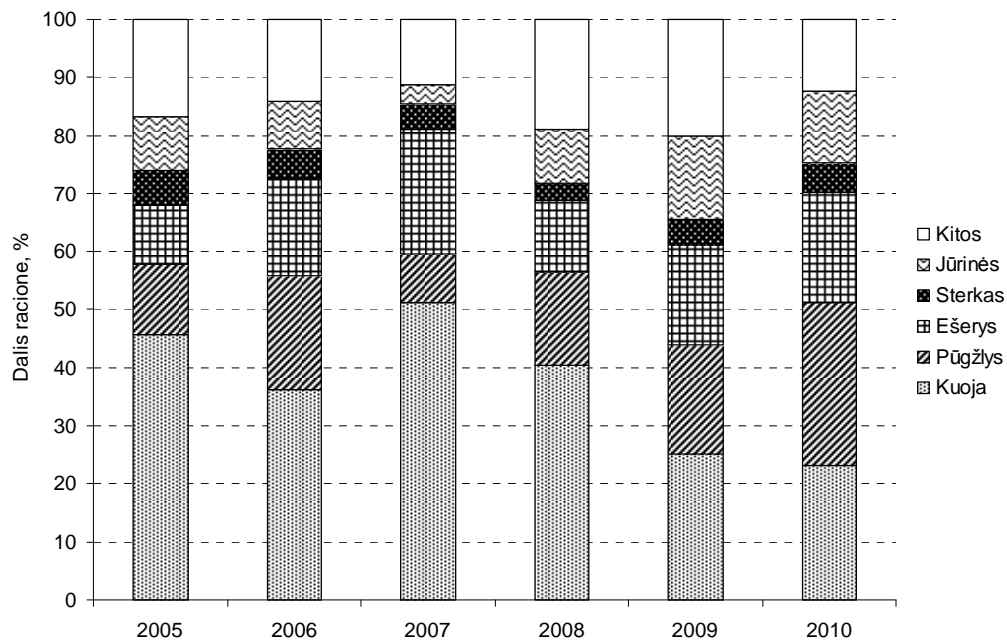
12,3 % pagal masę. Jūrinių žuvų pasitaikymo atrajose dažnis skyrėsi apie du kartus – nuo 13,3 iki 26,8 %.



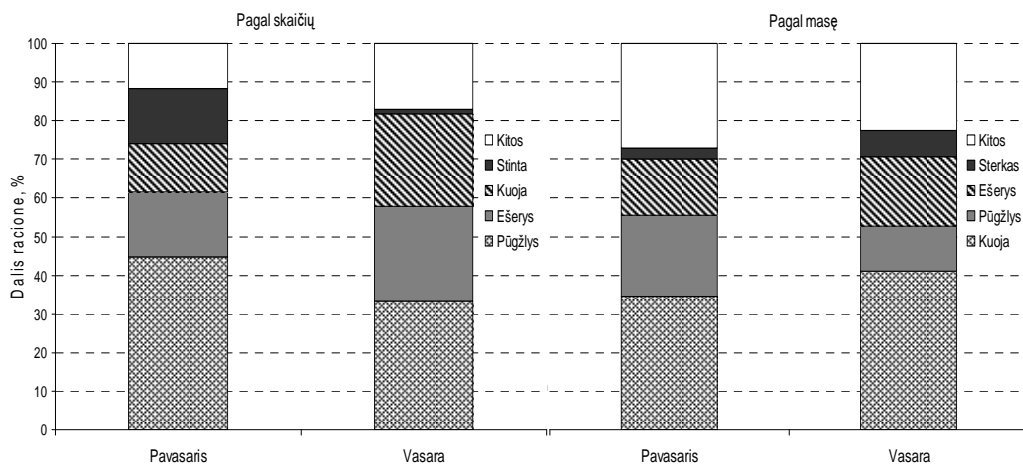
18 pav. Didžiojo kormorano raciono sudėtis pagal skaičių Juodkrantės kolonijoje 2005–2010 m.

Kormoranų raciono sudėtis pavasario ir vasaros sezonais patikimai skyrėsi tiek pagal skaičių ($\chi^2=31,7$, $df=4$, $p<0,0001$), tiek pagal masę ($\chi^2=12,1$, $p=0,0164$, $df=4$) per visą tyrimo periodą 2005–2010 m., išskyrus sudėtį pagal masę 2005 m. ($\chi^2=4$, $p=0,4$, $df=4$) (20 pav.). Pavasario laikotarpiu didesnę dalį racione nei vasarą sudarė pūgžliai (atitinkamai 44,9 % ir 33,5 % pagal skaičių bei 21,3 % ir 11,9 % pagal masę), taip pat žymiai skyrėsi stintos dalis pagal skaičių (14,2 % ir 1,1 %). Vasarą didesnę dalį kormoranų racione sudarė kuojos (12 % ir 24 % pagal skaičių, 34,4 % ir 40,9 % pagal masę), taip pat daugiau nei du kartus didesnę dalį pagal masę sudarė sterikai (2,9 % ir 6,8 %). Ešerių dalis racione vasaros periodu taip pat buvo didesnė, bet skyrėsi mažiau (16,7 % ir 24,2 % pagal skaičių bei 14,5 % ir 17,8 % pagal masę). Jūrinių žuvų dalis kormoranų racione skirtingais sezonais nesiskyrė nei pagal skaičių

($\chi^2=2,3$, $p=0,128$, $df=1$), nei pagal masę ($\chi^2=0,4$, $p=0,525$, $df=1$), išskyrus 2008 m. pagal skaičių ($\chi^2=30,9$, $p<0,0001$, $df=1$) bei pagal masę ($\chi^2=13,7$, $p=0,0002$, $df=1$) ir 2010 m. pagal masę ($\chi^2=15,8$, $p<0,0001$, $df=1$). Šiais atvejais jūrinių žuvų dalis kormoranų racione vasaros laikotarpiu buvo didesnė nei pavasarį.



19 pav. Didžiojo kormorano raciono sudėtis pagal masę Juodkrantės kolonijoje 2005–2010 m.



20 pav. Didžiojo kormorano raciono sudėtis pavasario ir vasaros sezonais pagal skaičių ir masę Juodkrantės kolonijoje 2005–2010 m.

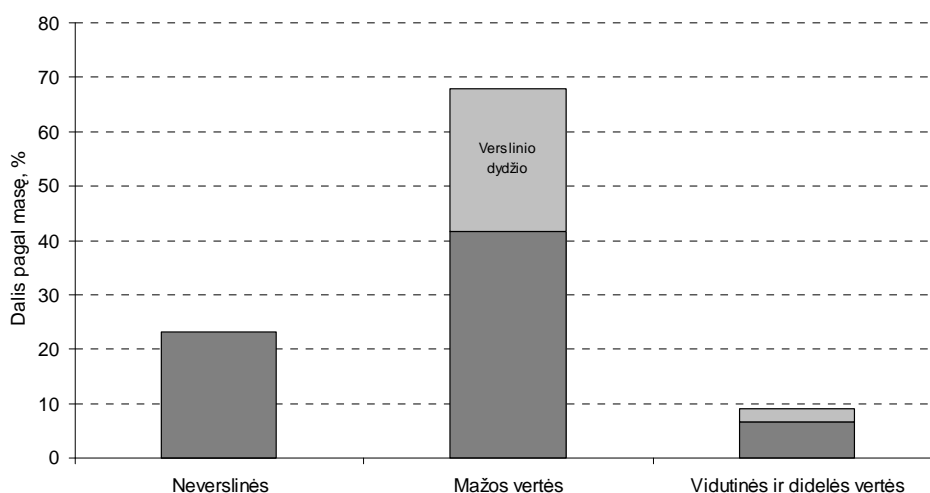
6 lentelė. Didžiojo kormorano raciono sudėties 2005–2010 m. pagal skaičių ir masę palyginimo χ^2 testo rezultatai. Statistiškai patikimi skirtumai paryškinti.

Metai	Sudėtis pagal skaičių (df=4)		Sudėtis pagal masę (df=4)	
	χ^2	p	χ^2	p
2005 / 2006	24,8	<0,0001	8,8	0,0655
2005 / 2007	36,7	<0,0001	18,2	0,0011
2005 / 2008	9,3	0,0545	6,2	0,1868
2005 / 2009	25,6	<0,0001	24,5	<0,0001
2005 / 2010	13,8	0,008	35,1	<0,0001
2006 / 2007	8,4	0,0776	26,2	<0,0001
2006 / 2008	15,7	0,0035	6,2	0,1858
2006 / 2009	30,4	<0,0001	9,4	0,0525
2006 / 2010	15,2	0,0043	10,1	0,0382
2007 / 2008	21,5	0,0003	21,4	0,0003
2007 / 2009	32,8	<0,0001	45,5	<0,0001
2007 / 2010	39,2	<0,0001	52,6	<0,0001
2008 / 2009	22,6	0,0002	12,4	0,0144
2008 / 2010	14,8	0,0052	21,5	0,0003
2009 / 2010	25,2	<0,0001	7,4	0,1142

4.2. Didžiųjų kormoranų suvartota žuvų masė

Didžiųjų kormoranų perinčių porų skaičius Juodkrantės kolonijoje mitybos tyrimo laikotarpiu 2005–2010 m. svyravo nuo 2362 iki 3367 (2 pav.). Vidutiniškai vienam perinčiam kormoranui per laikotarpį nuo parsukridimo į koloniją iki išmigravimo į žiemavietes (kovo–spalio mėn.) teko 188 suaugusio paukščio ir 50 jauniklio (vidutinis perėjimo sėkmingumas 2,5 išauginti jaunikliai lizde) maitinimosi dienų. Per šį laikotarpį vienos poros perinčių kormoranų suvartotų žuvų masė (kartu su išaugintais jaunikliais) siekė 247,1 kg, iš jų vidutiniškai per tyrimo laikotarpį 229,6 kg buvo sugaunama Kuršių mariose. Juodkrantės kolonijoje perinčių kormoranų bendra suvartota žuvų masė 2005–2010 m. siekė nuo 583,7 t iki 824,4 t (vidutiniškai 729,2±86,1 t), tarp jų Kuršių mariose buvo suvartota nuo 568,3 t iki 728,6 t (vidutiniškai 653,3±59,4 t) (7 lent.). Tarp svarbiausių žuvų rūšių daugiausia suvartojo kuojų

(vidutiniškai 270,7 t per metus), pūgžlių (121,8 t), ešerių (117,8 t), šių rūšių bendra suvartota masė siekė 510,2 t, 77,8 % visos suvartotos žuvų masės. Iš kitų žuvų rūšių didesni suvartoti kiekiai buvo sterkių (36,1 t), upinių plekšnių (26,9 t) plakių (25,7 t) ir karšių (20,6 t). Tai pat daug buvo suvartota juodažiočių grundalų; laikotarpiu nuo pirmo aptikimo kormoranų mityboje 2007 m. vidutiniškai suvartojimas siekė 36 t per metus. Likusių rūšių nė vienos per metus suvartota vidutinė masė nesiekė 20 t.



21 pav. Juodkrantės kolonijos didžiųjų kormoranų suvartotų verslinių žuvų dalis pagal masę 2005–2010 m.

Verslinės žuvų rūšys vidutiniškai sudarė 76,9 % visos suvartotų žuvų masės (561,9 t), verslinio dydžio žuvų buvo 26,7 %, daugiausia kuojų (18,8 %) ir ešerių (4,3 %), taip pat stintų (2,4 %) (21 pav.). Didžiąją dalį suvartotų verslinių žuvų (88,4 %) sudarė mažos rinkos vertės (vidutinė didmeninė rinkos vertė iki 3,5 Lt/kg šviežios žuvies) žuvys (8 lent.), daugiausia kuojos, ešeriai ir plakiai. Didelės vertės verslinių žuvų (europinis unгурys, šlakis) kormoranų racione identifikuotos buvo vos kelios žuvys, jų suvartotos masės dalis buvo mažesnė nei 0,05 %. Vidutinės ir didelės vertės žuvų (vidutinė didmeninė rinkos vertė didesnė nei 3,5 Lt/kg) kormoranai per metus vidutiniškai suvartodavo 63 t, daugiausia sterkių ir stintų. Europinio unгурio, vertingiausios

Kuršių marių ir Baltijos priekrantės verslinės žuvies, per visą kormoranų mitybos tyrimo laikotarpį buvo identifikuotas tik vienas mažesnis nei verslinio dydžio individas.

7 lentelė. Juodkrantės kolonijos didžiųjų kormoranų suvartotų žuvų masė (t) 2005–2010 m.

Rūšis	Metai						Vidutiniškai
	2005	2006	2007	2008	2009	2010	
Atlantinė silkė	2,7	10,6	5,0	4,0	6,3	1,6	5,0
Perpelė	13,2	9,2	5,8	1,1	3,5		5,5
Bretlingis	0,2		0,1		0,1	0,1	0,1
Šlakis			1,2		0,1		0,2
Stinta	7,7	16,1	3,6	8,5	52,1	14,1	17,0
Europinis ungurys					0,6		0,1
Lydeka				1,2		0,2	0,2
Kuoja	307,8	255,3	302,9	355,3	207,0	196,0	270,7
Plakis	20,9	30,5	35,9	42,5	9,7	14,4	25,7
Karšis	9,6	7,3	14,6	36,2	20,5	35,6	20,6
Žiobris	12,2	12,1	0,8	9,6	6,5	5,1	7,7
Sidabrinis karosas			1,5	10,3	2,0		2,3
Meknė	4,4	5,1	0,8	5,9	7,3	4,4	4,7
Raudė			0,0	4,0	0,8	1,0	1,0
Gružlys	0,6	3,2		2,3	0,3	1,1	1,2
Lynas	2,2			1,6	8,0	3,8	2,6
Karpis				7,9	1,6		1,6
Juodasis amūras				4,8	1,7		1,1
Aukšlė				0,4	5,1		0,9
Strepetys				0,5	0,2	0,4	0,2
Salatis					0,1	1,0	0,2
Ožka	7,9	13,5				1,1	3,7
Atlantinė menkė				0,0	0,5	0,1	0,1
Vėgėlė	24,2	1,0		10,9	8,3	10,1	9,1
Gyvavedė vėgėlė	41,0	13,8	3,6	15,2	8,3	7,3	14,8
Builis	12,1						2,0
Pūgžlys	89,9	136,1	43,3	109,7	130,1	221,6	121,8
Ešerys	67,7	123,4	124,9	97,8	128,0	164,7	117,8
Sterkas	43,1	36,6	32,7	18,5	38,6	47,0	36,1
Tobiai		0,2	0,0	2,9	4,6	3,8	1,9
Juodažiotis grundalas			1,5	16,7	55,2	70,6	24,0
<i>Pomatoschistus</i> sp.	0,0	0,2	0,0	0,5	0,2	0,1	0,2
Juodasis grundalas				1,0		0,4	0,2
Upinė plekšnė	12,1	32,9	2,0	49,9	41,2	23,2	26,9
Otas			3,5	5,2		3,2	2,0
Iš viso	679,6	707,3	583,7	824,4	748,5	832,0	729,2
Kuršių marios	611,4	649,5	569,2	732,1	641,3	728,0	655,3
Verslinės žuvys	536,0	553,8	535,3	675,2	544,6	526,6	561,9

8 lentelė. Svarbiausių Kuršių marių verslinių žuvų vidutinė rinkos vertė (didmeninė neperdirbtos žuvies, 2007 m.), vidutiniai laimikiai Lietuvos akvatorijoje ir jų vertė 2005–2010 m.

Rūšis	Kaina, Lt/kg	Laimikiai, t	Vertė, tūkst. lt	Dalis žvejojboje pagal vertę, %
Karšis	2,2	350,7	764,5	21,8
Sterkas	8,4	84,7	710,3	20,3
Kuoja	1,8	366,5	667,0	19,0
Ungurys	56,5	8,0	450,3	12,8
Žiobris	2,8	105,7	293,7	8,4
Stinta	4,6	34,8	161,5	4,6
Ešerys	3,0	47,7	142,6	4,1
Lydeka	5,4	19,2	103,7	3,0
Vėgėlė	3,6	14,5	52,8	1,5
Plakis	1,0	29,6	28,1	0,8
Karosas	1,5	15,4	23,4	0,7
Salatis	4,2	2,9	12,2	0,3
Ožka	1,3	9,0	11,5	0,3
Kitos žuvys	3,3	25,6	84,8	2,4
Iš viso		1114,1	3506,3	

Juodkrantės kolonijoje perinčių kormoranų suvartotų žuvų vidutinė biomasė Kuršių marių viename hektare 2005–2010 m. siekė $15,8 \pm 1,4$ kg laikant, kad maitintis skrenda iki 30 km atstumu nuo kolonijos ir jų mitybinė teritorija apytiksliai apima Lietuvai priklausančią marių dalį. Pagal verslinės žvejojbos laimikių statistiką tuo pačiu laikotarpiu versliniai laimikiai Lietuvai priklausančioje Kuršių marių dalyje siekė 26,9 kg/ha (9 lent.). Palyginus su verslinės žvejojbos laimikiais Kuršių mariose, kormoranai suvartojo daugiau ešerių (atitinkamai kormoranų suvartojimas 117,8 t, versliniai laimikiai 47,7 t), santykinai dideli suvartoti kiekiai buvo plakių (25,7 t ir 29,6 t) ir kuojų (270,7 t ir 366,5 t). Kormoranų suvartotų stintų masė siekė beveik pusę verslinių laimikių Kuršių mariose. Kitų verslinių žuvų kormoranų suvartoti kiekiai buvo žymiai mažesni nei versliniai laimikiai. Kormoranų vidutiniškai suvartota žuvų biomasė sudarė 7,1 % visos žuvų biomasės Lietuvai priklausančioje Kuršių

marių dalyje pagal 2008–2010 m. vertinimą (Repečka 2009, 2010). Pūgžlių suvartotos biomasės dalis didžiausia buvo ir siekė 24,9 % visos jų biomasės. Vidurkį taip pat viršijo ešerių ir kuojų suvartojimas ir siekė atitinkamai 11,8 ir 9,1 %.

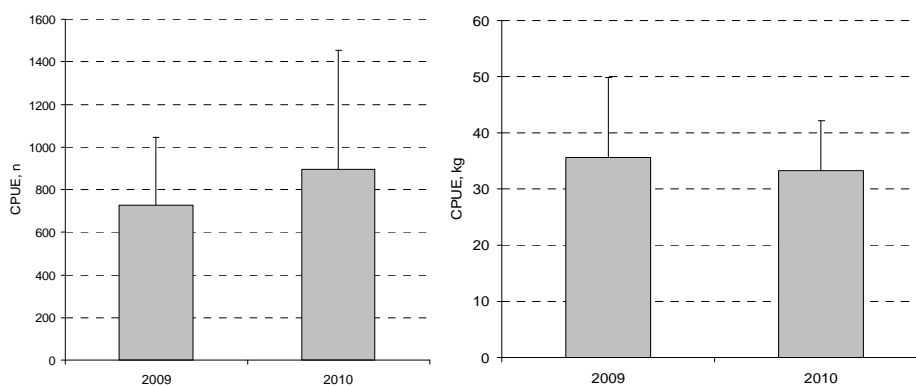
Kormoranų racione identifikuotų dviejų akvakultūroje auginamų rūšių, karpių ir juodųjų amūrų, suvartota žuvų masė buvo nedidelė, vidutiniškai tyrimo laikotarpiu siekė 2,7 t per metus, 0,4 % visos suvartotos žuvų masės.

9 lentelė. Svarbiausių didžiojo kormorano raciono ir verslinių žuvų suvartojimas ir vidutiniai versliniai laimikiai 2005–2010 m. bei vidutinė biomasė 2008–2010 m. (Repečka 2009, 2010) Kuršių marių Lietuvos akvatorijoje.

Rūšis	Kormoranų mityba		Verslinė žvejyba			Biomasė		
	Suvartojimas, t	kg/ha	Laimikiai, t	kg/ha	Kormoranų suvartojimo ir verslinių laimikčių santykis	Biomassė, t	kg/ha	Kormoranų suvartota biomasė, %
Kuoja	270,7	6,5	366,5	8,8	0,7	2964,3	71,8	9,1
Karšis	20,6	0,5	350,7	8,4	0,1	2436,7	59	0,8
Žiobris	7,7	0,2	105,7	2,5	0,1	517,7	12,5	1,6
Sterkas	36,1	0,9	84,7	2,0	0,4	619	15	6,0
Ešerys	117,8	2,8	47,7	1,1	2,5	982	23,8	11,8
Stinta	17,0	0,4	34,8	0,8	0,5	–	–	–
Plakis	25,7	0,6	29,6	0,7	0,9	696	16,8	3,6
Pūgžlys	121,8	2,9	8,7	0,2	14,0	480,7	11,6	24,9
Kitos	35,9	0,9	87,7	2,1	0,4	421,7	10,2	8,8
Iš viso	653,3	15,7	1115,8	26,9	0,6	9118	220,8	7,1

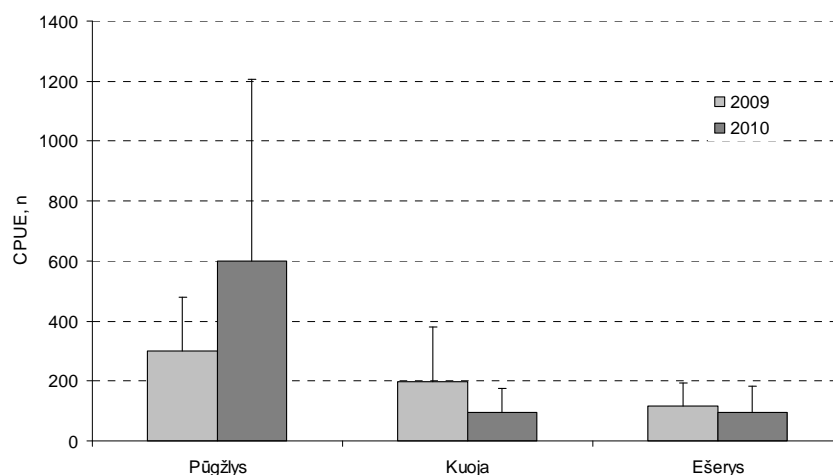
4.3. Didžiųjų kormoranų poveikis erdviniam žuvų pasiskirstymui

Vykdamas kormoranų poveikio erdviniam žuvų pasiskirstymui tyrimą 12-oje akvatorijoje, esančių skirtingu atstumu nuo Juodkrantės kolonijos Kuršių marių vakariniame pakraštyje (5 pav.), žuvų moksliniai laimikiai 2009 ir 2010 m. nesiskyrė statistiškai patikimai nei pagal žuvų gausumą, nei pagal sugavimus pastangai (t testas; $t=0,90$, $p=0,38$ pagal gausumą, $t=0,48$, $p=0,64$ pagal biomase; d.f.=22) (22 pav.). Santykinis gausumas ir biomase (CPUE) buvo $728,2 \pm 315,7$ žuvys ir $35,6 \pm 14,2$ kg žvejybos pastangai 2009 m., $894,6 \pm 559,1$ žuvys ir $33,3 \pm 8,9$ kg 2010 m. Didžiąją mokslinių laimikių dalį sudarė 3 rūšių žuvis – pūgžlys, kuoja ir ešeris (23, 24 pav.), jų bendra dalis pagal gausumą buvo 84,6 % (58,6–96,7 %) ir pagal biomase 73,5 % (43,5–95,6 %) 2009 m. ir atitinkamai 88,4 % (63,5–98,5 %) bei 70,1 % (38–89,1 %) 2010 m. Tyrimo laikotarpiu žymiai kito kuojų ir pūgžlių dalis moksliniuose laimikiuose: kuojų laimikiai sumažėjo (27,1 % ir 10,7 % pagal skaičių, 33,4 % ir 16,8 % pagal masę), pūgžlių padidėjo (41,1 % ir 66,8 % pagal skaičių, 14,8 % ir 29,1 % pagal masę). Ešerių dalis kito mažiau (16,3 % ir 10,8 % pagal skaičių, 25,4 % ir 24,1 % pagal masę). Tyrime naudotų selektyvinių tinklų laimikiuose žuvų ilgiai apėmė didesnę kormoranų raciono žuvų ilgių diapazono dalį, išskyrus smulkias žuvis (25 pav.). Didelės žuvis (≥ 33 cm), sudariusios nedidelę kormoranų raciono dalį, 0,1 % pagal skaičių, (10 pav.), moksliniuose laimikiuose sudarė 0,3 % visų žuvų skaičiaus.



22 pav. Žuvų gausumas ir biomase (CPUE \pm SD) Kuršių mariose 2009–2010 m.

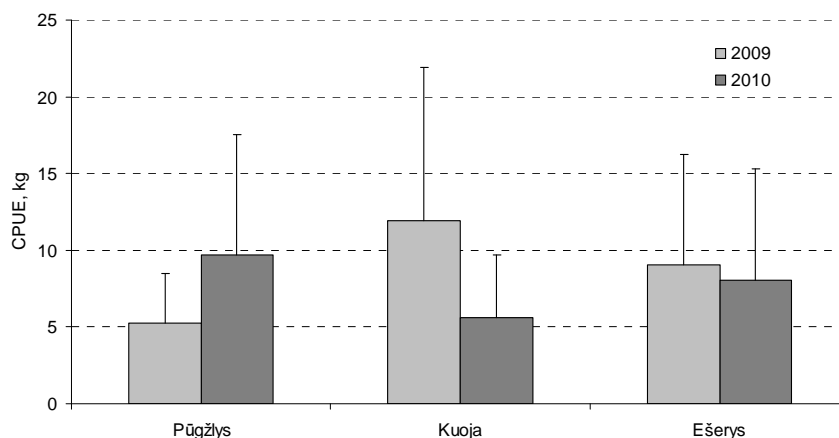
Tyrimo metu tiek 2009, tiek 2010 m. buvo stebėti dideli skirtumai tarp atskirų mokslinių žvejybų akvatorijų pagal bendrą žuvų gausumą (26 pav.) ir pagal biomasę (27 pav.). Dar didesni skirtumai (iki kelių dešimčių kartų) tarp akvatorijų buvo pagal svarbiausių bendrijos žuvų, kuojos, pūgžlio ir ešerio santykinį gausumą (28 pav.). Palyginus mokslinių žvejybų sugavimus tarp skirtingų akvatorijų, abejus tyrimo metus statistiškai patikimai skyrėsi tiek bendras žuvų gausumas, tiek svarbiausių žuvų rūšių gausumas ir sugavimai pastangai. Visų žuvų sugavimai pastangai skirtingais metais tose pačiose akvatorijose nesiskyrė (χ^2 testas; $\chi^2=16,43$, $p=0,126$, $df=11$).



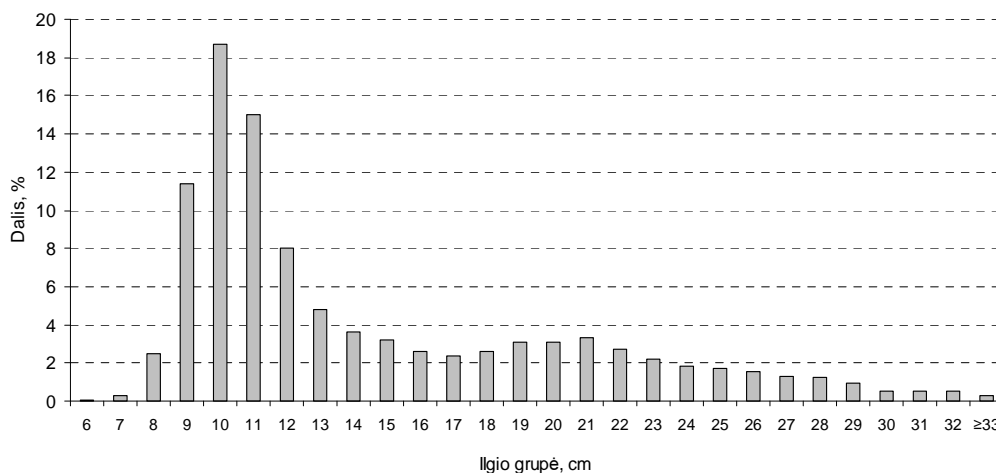
23 pav. Pūgžlio, kuojos ir ešerio gausumas (CPUE \pm SD) Kuršių mariose 2009–2010 m.

Standartizuotas visų žuvų gausumas (CPUE) neigiamai koreliavo su atstumu nuo Juodkrantės kormoranų kolonijos (10 lent.). Neigiamas ryšio pobūdis išliko abejus tyrimo metus, bet 2009 m. buvo stipresnis (Spearman'o koreliacija, $r=-0,73$). 2009 m. su atstumu nuo kolonijos neigiamai koreliavo ir sugavimai pastangai, taip pat ir pūgžlio, ešerio bei kuojos gausumas ir sugavimai pastangai (29, 30 pav.). 2010 m. bendro žuvų ir kuojų gausumo ir sugavimų pastangai ryšys su atstumu nuo kolonijos buvo silpnas, pūgžlio išliko neigiama koreliacija kaip ir 2009 m. Ešerio gausumo ir sugavimų ryšio su

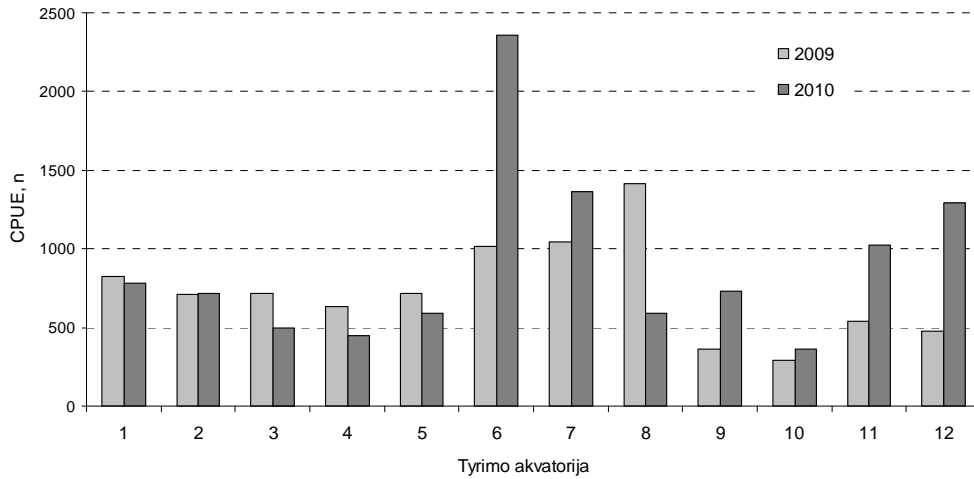
atstumu nuo kolonijos pobūdis 2010 pakito ir koreliavo teigiamai (atitinkamai $r=0,52$ bei $r=0,22$). Panašiai, tačiau silpniau, pakito kuojų gausumas ir biomasė. Tiriant žuvų gausumo ir biomasės ryšį su atstumu nuo kormoranų kolonijos, tik trim atvejais koreliacija buvo statistiškai reikšminga ($p<0,05$) – 2009 m. neigiamai koreliavo visų žuvų gausumas ir biomasė, taip pat neigiamai koreliavo kuojų gausumas.



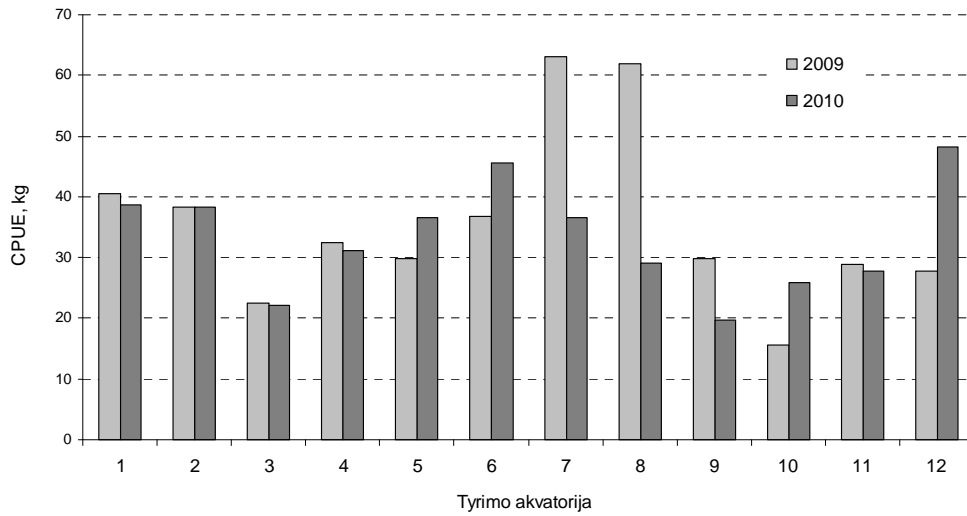
24 pav. Pūgžlio, kuojos ir ešerio biomasė (CPUE±SD) Kuršių mariose 2009–2010 m.



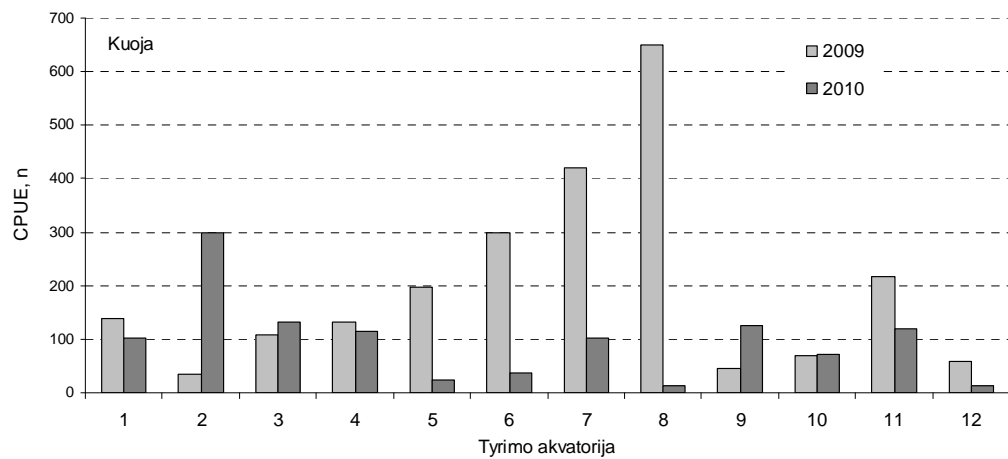
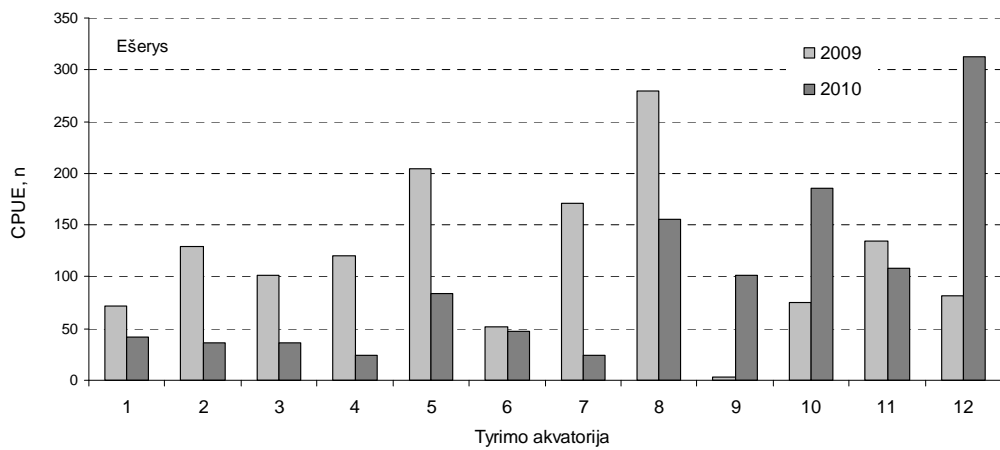
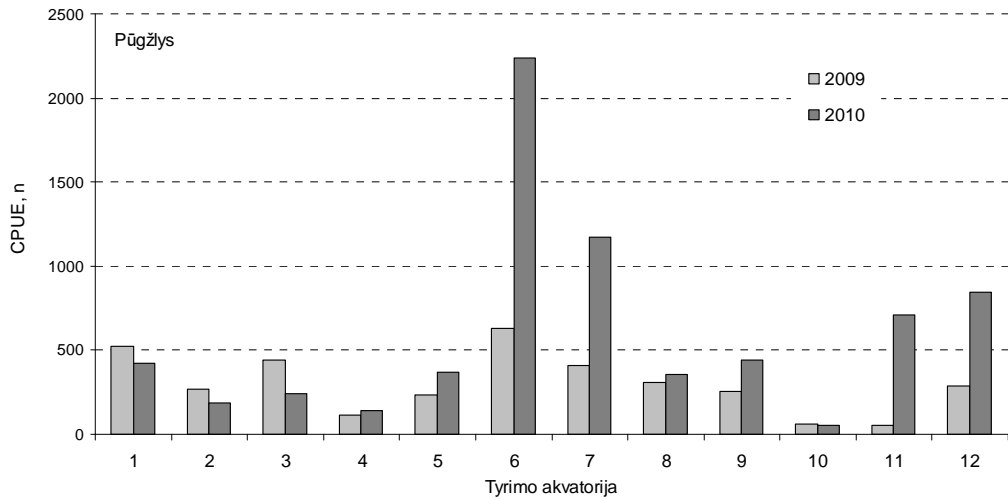
25 pav. Žuvų pasiskirstymas ilgio (TL) grupėse pagal skaičių mokslinių žvejybų 14–33 mm tinklais laimikiuose Kuršių mariose 2009–2010 m.



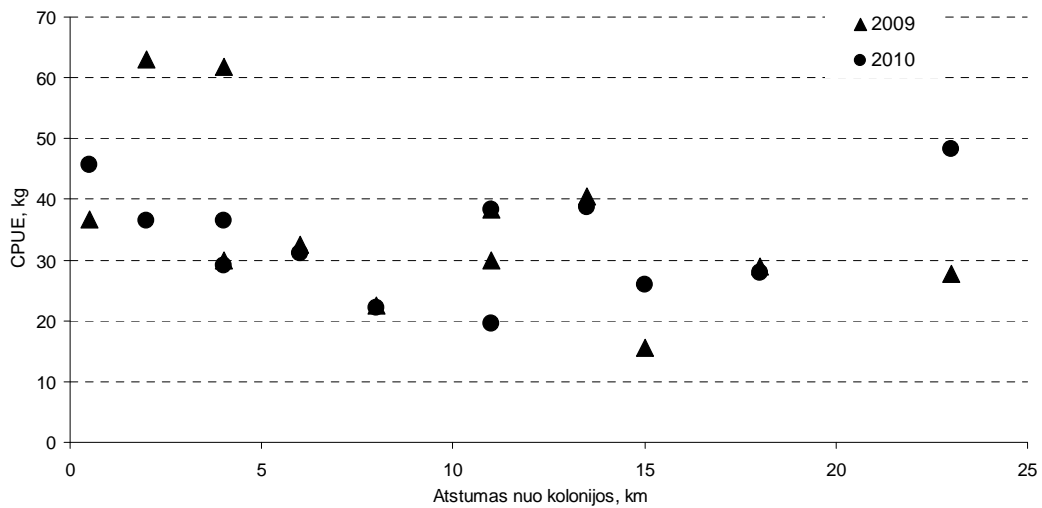
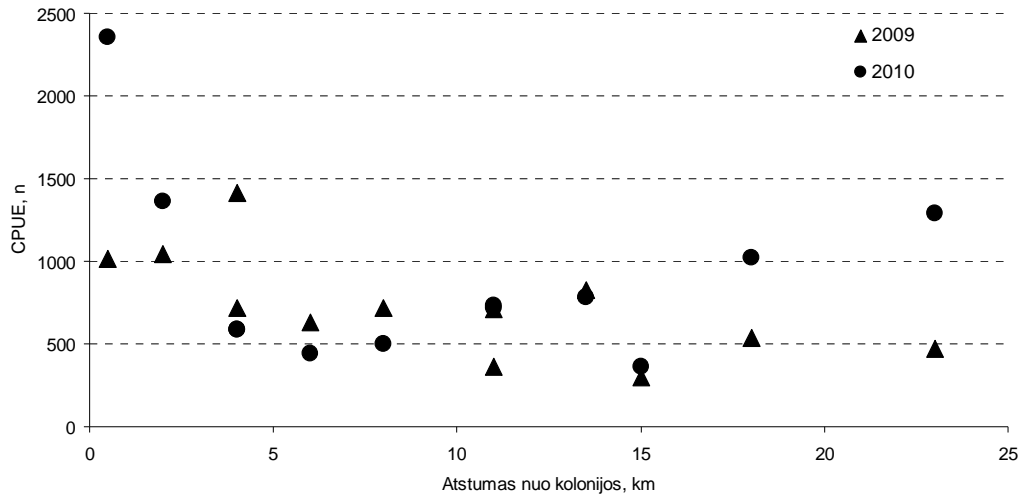
26 pav. Žuvų gausumas (CPUE) mokslinių žvejybų akvatorijose Kuršių mariose (5 pav.) 2009–2010 m.



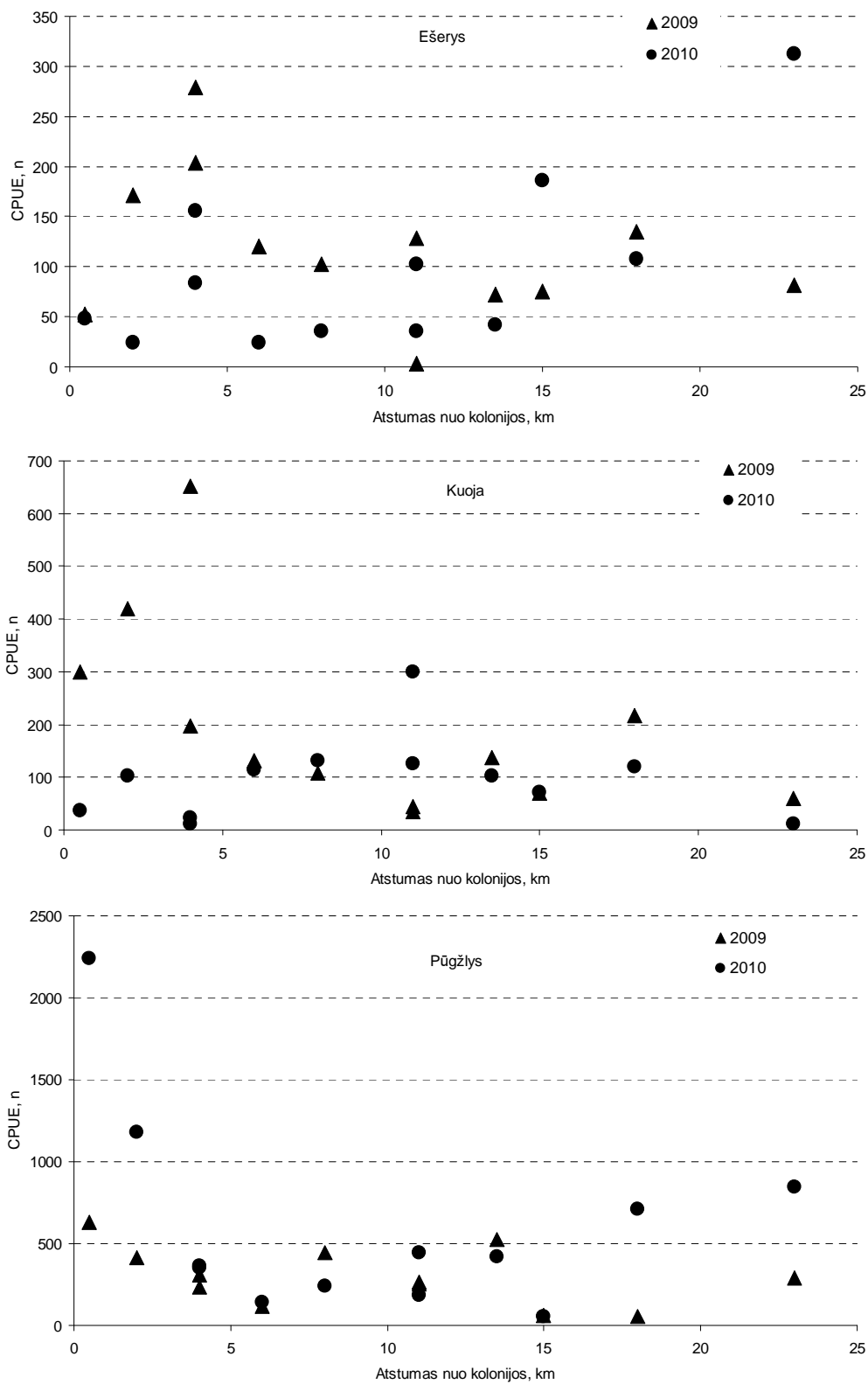
27 pav. Žuvų biomasė (CPUE) mokslinių žvejybų akvatorijose Kuršių mariose (5 pav.) 2009–2010 m.



28 pav. Pūgžļu, ešeriu ir kuoju gausumas (CPUE) moksliniu žvejybu akvatorijose Kuršiu mariose (5 pav.) 2009–2010 m.



29 pav. Žuvų gausumas ir biomasė (CPUE) Kuršių mariose skirtingu atstumu nuo Juodkrantės kormoranų kolonijos esančiose akvatorijose 2009–2010 m.



30 pav. Ešerio, kuojos ir pūgžlio gausumas (CPUE) priklausomai nuo atstumo iki Juodkrantės kormoranų kolonijos 2009–2010 m.

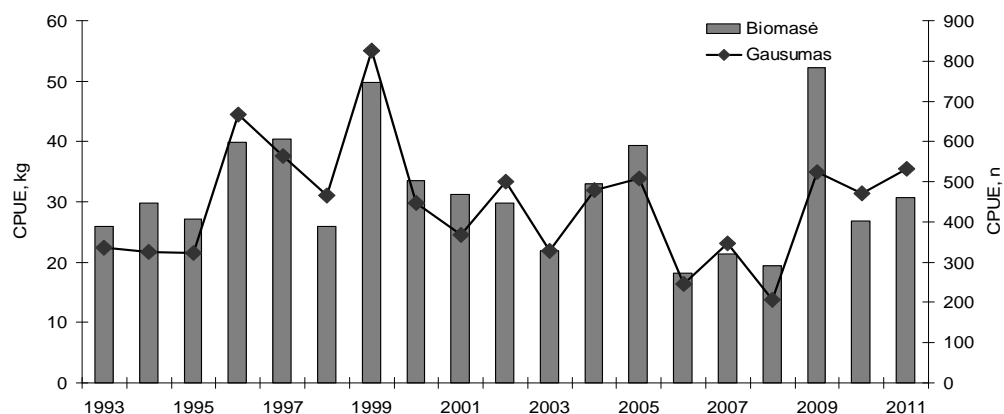
10 lentelė. Spearman‘o koreliacijos tarp atstumo nuo Juodkrantės kormoranų kolonijos ir žuvų biomasės bei gausumo Kuršių mariose 2009–2010 m. Statistiškai reikšmingos reikšmės ($p < 0,05$) paryškintos.

	2009		2010	
	Gausumas	Biomasė	Gausumas	Biomasė
Visos	-0,73	-0,59	-0,11	-0,09
Ešerys	-0,28	-0,19	0,52	0,22
Kuoja	-0,59	-0,51	0,16	0,27
Pūgžlys	-0,45	-0,36	-0,18	-0,24

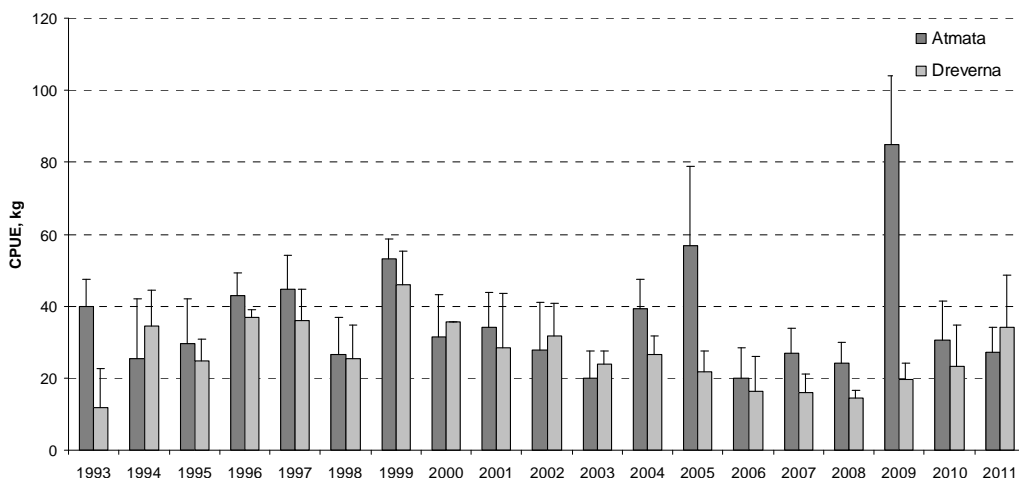
4.4. Ilgalaikis kormoranų poveikis žuvų populiacijoms ir jų bendrijai Kuršių mariose

Per visą žuvų bendrijos Kuršių mariose monitoringo laikotarpį 1993–2011 m. žuvų biomasė ir gausumas moksliniuose laimikiuose nepakito (tiesinė regresija; biomasė: $r^2 = -0,05$, $F = 0,17$, $p = 0,68$; gausumas: $r^2 = -0,05$, $F = 0,13$, $p = 0,73$), tačiau buvo žymūs svyravimai (31 pav.). Biomasė per šį laikotarpį skirtingais metais skyrėsi daugiau nei 3 kartus, CPUE varijavo nuo 18,1 kg iki 52,2 kg. Dar labiau kito žuvų gausumas – nuo 206 iki 826,9. Tiek žuvų biomasė, tiek gausumas monitoringo Atmatos akvatorijoje buvo didesni nei Drevernos ir skyrėsi statistiškai patikimai (ANOVA; biomasė: $F_{2,38} = 573,4$, $p < 0,01$, gausumas: $F_{2,38} = 618,3$, $p < 0,01$) (32 pav.). Atmatos akvatorijoje žuvų biomasė ir gausumas žvejybos pastangai buvo atitinkamai $35,6 \pm 17,7$ kg ir 478 ± 230 vnt., Drevernos akvatorijoje atitinkamai siekė $25,9 \pm 12,9$ kg ir 394 ± 230 vnt. Abiejose monitoringo akvatorijose kuoja, ešerys ir pūgžlys sudarė didžiąją biomasės dalį laimikiuose, ties Atmata šių rūšių dalis buvo $65,6 \pm 17,4$ %, ties Dreverna – $77,1 \pm 13,1$ %. Bendra žuvų biomasė ir gausumas Atmatos ir Drevernos akvatorijose taip pat nekito (tiesinė regresija; $p > 0,5$) (32 pav.). Taip pat nekito ir svarbiausių žuvų rūšių biomasė, išskyrus kuojų biomasę ties Atmata – ji didėjo, tačiau nežymiai (tiesinė regresija; $r^2 = 0,04$, $F = 7,17$, $p < 0,01$) (33 pav.). Tiek bendras žuvų gausumas ir biomasė (tiesinė regresija; $p > 0,47$), tiek kormoranų raciono svarbiausių žuvų - kuojos, ešerio

bei pūgžlio - biomasės (tiesinė regresija; $p > 0,19$) abiejose monitoringo akvatorijose nebuvo susijusios su kormoranų skaičiaus didėjimu. 2000–2008 m. laikotarpiu (iki verslinės žvejybos intensyvumo sumažėjimo) buvo stebimas bendros žuvų biomasės mažėjimas monitoringo laimikiuose (tiesinė regresija; $r^2 = 0,04$, $F = 6,3$, $p = 0,01$). Tuo pačiu metu žymiai didėjo kormoranų skaičius Juodkrantės kolonijoje – nuo 1361 iki 3336 perinčių porų (2 pav.). Bendros ir kormoranų raciono svarbiausių žuvų biomasės kitimo Kuršių marių monitoringo laimikiuose 1993–2010 m. ir ryšio su kormoranų gausumu bei verslinės žvejybos poveikiu perteklinės analizės (RDA) rezultatai parodė, kad nei kormoranų skaičius, nei verslinės žvejybos intensyvumas neturėjo žymesnio poveikio (34 pav.). Kartu šie veiksniai paaiškino 17 % žuvų biomasės kitimo monitoringo laimikiuose ($p = 0,001$).

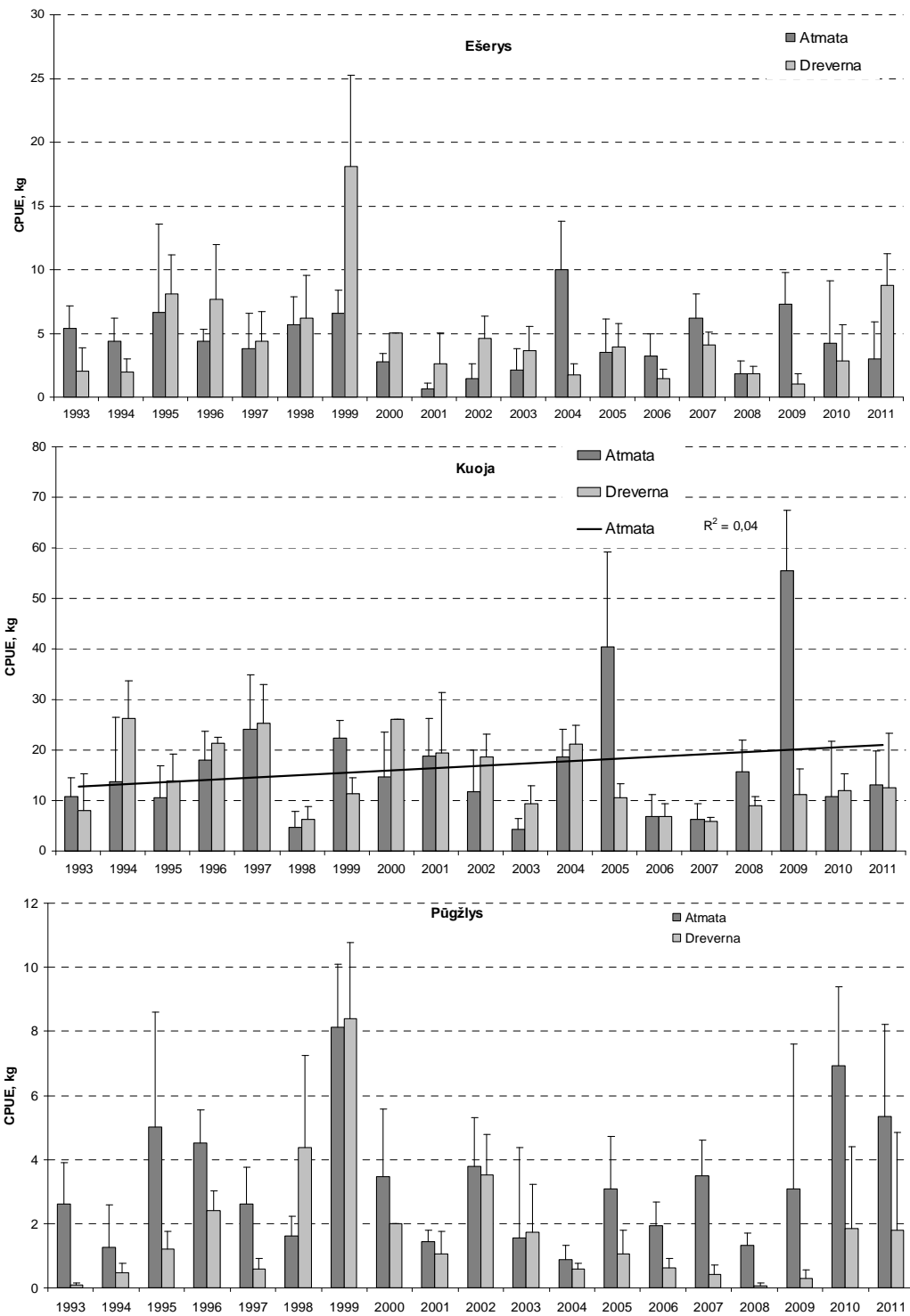


31 pav. Žuvų biomasė ir gausumas (CPUE) Kuršių mariose pagal monitoringo laimikius 1993–2011 m.

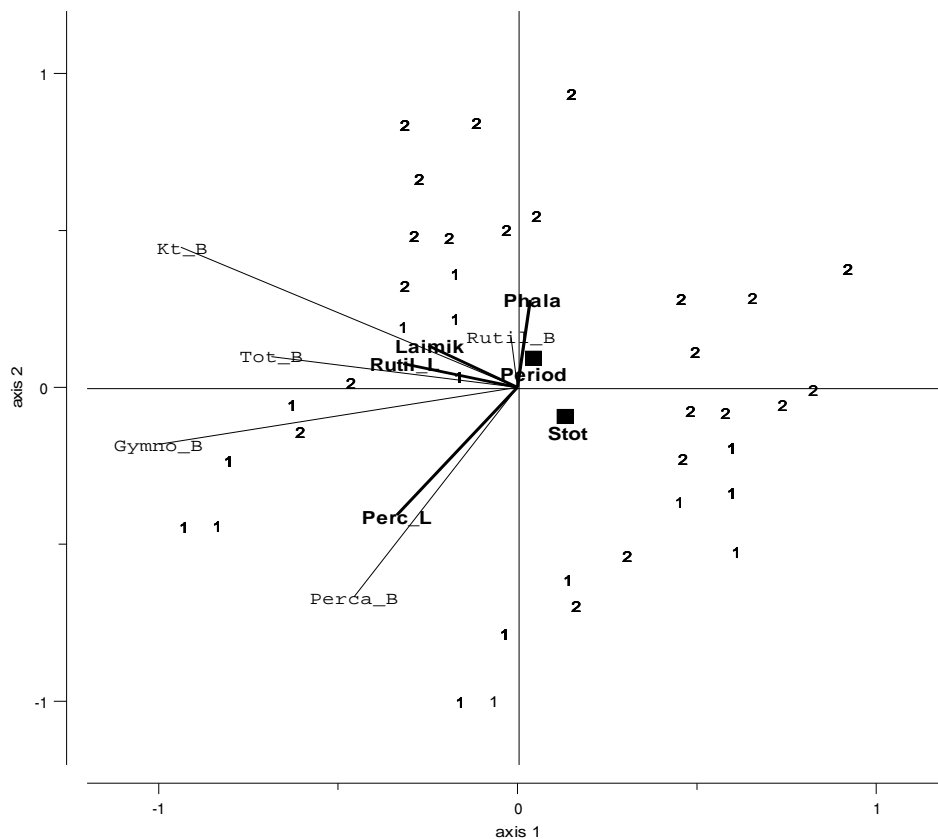


32 pav. Žuvų biomasė (CPUE±SD) Atmatos ir Drevernos monitoringo akvatorijose 1993–2011 m.

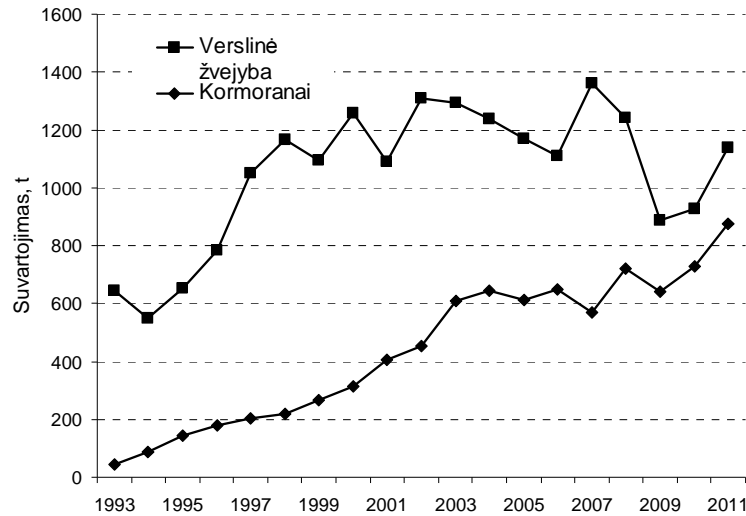
Perinčių kormoranų porų skaičius Juodkrantės kolonijoje nuo 1993 iki 2011 m. išaugo nuo 195 iki 3808 (2 pav.). Kormoranų suvartojamų žuvų biomasė Kuršių mariose didėjo nuo 45 t 1993 m. iki 729 t 2010 m. Kormoranų suvartojamos žuvies kiekis kito panašiai kaip ir verslinės žvejybos laimikiai (išskyrus 2009–2010 m.) ir padidėjo per tą patį laikotarpį daugiau kaip 600 t (35 pav.). Tuo pačiu laikotarpiu verslinės žvejybos laimikiai didėjo nuo 549–652 t 1993–1995 m. iki vidutiniškai 1230 t 2000–2008 m., nuo 2009 m., iš verslinės žvejybos pasitraukus daliai įmonių, sumažėjo maždaug ketvirtadaliu. Vidutiniai kuojų versliniai laimikiai Lietuvai priklausančioje dalyje 1993–2011 m. sudarė 382,8 t, o visose mariose – 736,8 t. Ešerių versliniai laimikiai tuo pačiu laikotarpiu atitinkamai buvo 46,3 ir 110,6 t (36 pav.).



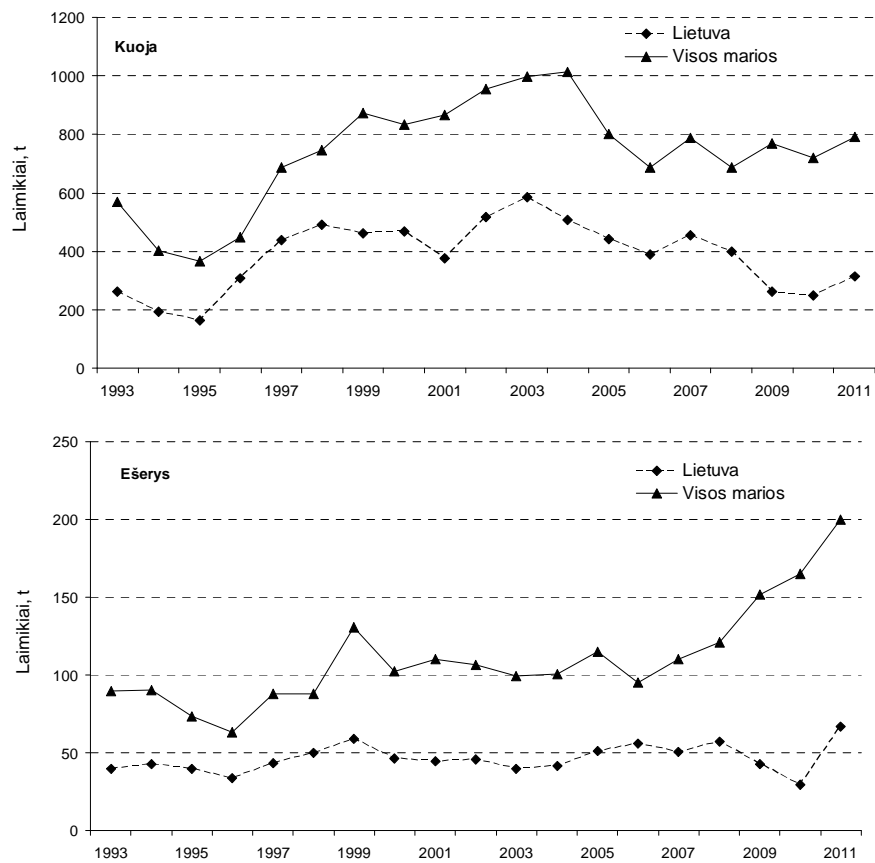
33 pav. Ešerio, kuojos ir pūgžlio biomasė (CPUE±SD) Atmatos ir Drevernos monitoringo akvatorijose 1993–2011 m. Pavaizduotos statistiškai reikšmingos tiesinės regresijos ($p < 0,05$).



34 pav. Žuvų biomasės (*Gymno_B* - pūgžlio, *Perca_B* - ešerio, *Rutil_B* - kuojos, *Kt_B* - kitų žuvų ir *Tot_B* - bendros biomasės) (CPUE) kitimo Kuršių marių monitoringo akvatorijose 1993–2010 m. ryšiai su kormoranų gausumu (*Phala*) ir versline žvejojba (*Laimik* - bendri laimikiai, *Rutil_L* - kuojų laimikiai, *Perc_L* - ešerių laimikiai). Monitoringo akvatorija (*Stot*) ir periodas (1993–2000 ir 2001-2011) naudoti kaip kategoriniai kintamieji.



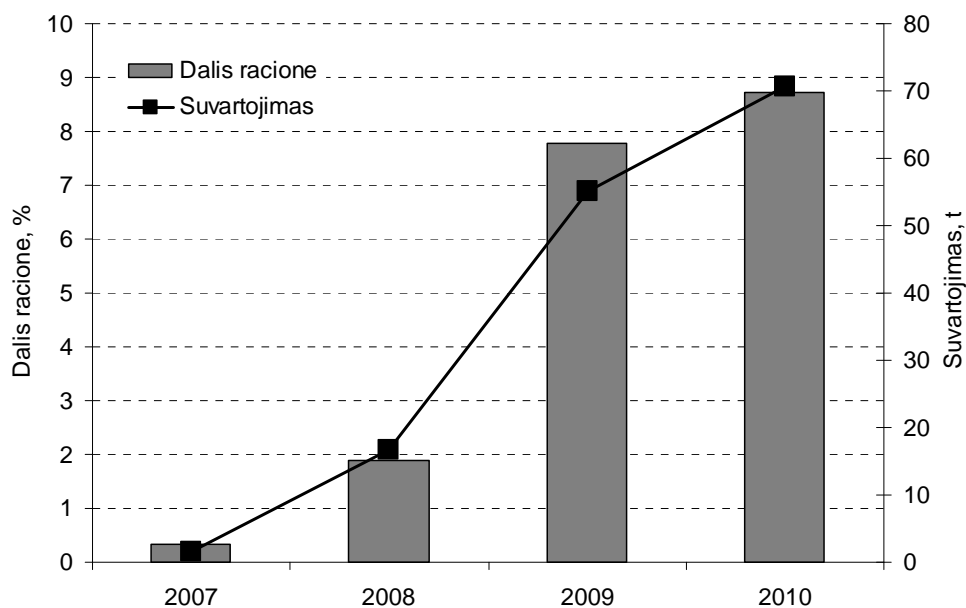
35 pav. Verslinės žvejybos laimikiai ir didžiųjų kormoranų žuvų suvartojimas Kuršių mariose 1993–2010 m.



36 pav. Kuojų ir ešerių verslinės žvejybos laimikiai visose Kuršių mariose ir Lietuvai priklausančioje dalyje 1993–2011 m.

4.5. Invazinis juodažiotis grundalas didžiųjų kormoranų mityboje

2007–2010 m. tiriant invazinio juodažiočio grundalo gausumą Kuršių mariose 17-oje akvatorijų (5 pav.), buvo stebimas laipsniškas jų plitimas bei gausumo didėjimas pietų kryptimi nuo Klaipėdos uosto (11 lent.). 2007 m. juodažiočiai grundalai buvo pagauti ties Juodkrante (6 ir 7 tyrimų akvatorijos), 2010 m. buvo bradinių laimikiuose ties Vente (15 akvatorija). Akvatorijos su didesniu grundalų gausumu (daugiau nei 10 individų 1000 m²) taip pat buvo registruojamos vis toliau pietų kryptimi – 2007 m. ties Alksnyne (3 akvatorija), 2010 m. ties Avikalnio ragu (8 akvatorija). Didžiausias gausumas buvo stebėtas 2009 m. ties Lybio ragu (5 akvatorija, 75 individai, 0,6 kg 1000 m²) ir ties Juodkrantės kormoranų kolonija (7 akvatorija, 251 individas, 0,8 kg 1000 m²), šiuose taškuose juodažiočiai grundalai sudarė atitinkamai 51,3 % ir 46,8 % visos žuvų biomasės jaunikliniame bradinyje.



37 pav. Juodažiočių grundalų dalis Juodkrantės kolonijoje perinčių didžiųjų kormoranų racione pagal biomasę ir suvartojimas per metus (t).

Didžiojo kormorano racione juodažiotis grundalas pirmą kartą buvo identifikuotas 2007 m. ir sudarė 0,6 % mitybos pagal skaičių bei 0,3 % pagal masę (3 lent.). Vėliau jų svarba racione didėjo ir 2010 m. juodažiotis grundalas sudarė 8,7 % kormoranų raciono sudėties pagal svorį, o bendra Juodkrantės kolonijos kormoranų suvartojama biomasė per metus siekė 70,6 t (37 pav., 7 lent.). Juodažiočio grundalo svarba kormoranų racione kito priklausomai nuo sezono, didesnę dalį pagal masę sudarė pavasariį, 2009 m. atitinkamai pavasariį ir vasarą buvo 9 % ir 6 %, 2010 m. 10,2 % ir 7 %. Didžioji dalis pagal masę (73,4–90 %) kormoranų atrajose identifikuotų grundalų buvo pagauti Baltijos jūroje. Gausėjant grundalams, kito mitybos Baltijos jūroje svarba. 2005–2008 jūrinės žuvys kormoranų racione pagal masę vidutiniškai sudarė 7,5 %, 2009–2010 m. kartu su jūroje sugautais juodažiočiais grundalais – 13,3 %.

11 lentelė. Juodažiočio grundalo plitimas Kuršių mariose 2007–2010 m. Tyrimo akvatorijos išdėstytos pagal atstumą nuo Klaipėdos uosto (5 pav.), atitinkamais metais tirtos pažymėtos pilkai. Juodažiočio grundalo sugavimo vietos pažymėtos X, didesnio gausumo akvatorijos (daugiau nei 10 individų 1000 m⁻²) pažymėtos paryškintu šriftu (**X**).

Akvatorija	2007	2008	2009	2010
1	X	X		
2	X	X	X	X
3	X	X		
4			X	
5			X	X
6		X		X
7	X		X	
8				X
9				
10		X		
11				
12				X
13			X	
14			X	
15				X
16				
17				

Didžiojo kormorano racione juodažiotis grundalas pirmą kartą buvo identifikuotas 2007 m. ir sudarė 0,6 % mitybos pagal skaičių bei 0,3 % pagal masę (3 lent.). Vėliau jų svarba racione didėjo ir 2010 m. juodažiotis grundalas sudarė 8,7 % kormoranų raciono sudėties pagal svorį, o bendra Juodkrantės kolonijos kormoranų suvartojama biomasė per metus siekė 70,6 t (37 pav., 7 lent.). Juodažiočio grundalo svarba kormoranų racione kito priklausomai nuo sezono, didesnę dalį pagal masę sudarė pavasari, 2009 m. atitinkamai pavasari ir vasarą buvo 9 % ir 6 %, 2010 m. 10,2 % ir 7 %. Didžioji dalis pagal masę (73,4–90 %) kormoranų atrajose identifikuotų grundalų buvo pagauti Baltijos jūroje. Gausėjant grundalams, kito mitybos Baltijos jūroje svarba. 2005–2008 jūrinės žuvys kormoranų racione pagal masę vidutiniškai sudarė 7,5 %, 2009–2010 m. kartu su jūroje sugautais juodažiočiais grundalais – 13,3 %.

5. Rezultatų aptarimas

5.1. Didžiųjų kormoranų mityba

5.1.1. Raciono sudėtis

Kormoranų raciono sudėtis, tiek kokybinė (žuvų rūšys), tiek kiekybinė (šių žuvų rūšių dalis pagal masę), yra vienas svarbiausių parametru vertinant poveikį žuvų bendrijoms. Juodkrantės kolonijoje perinčių kormoranų mityba buvo tiriama taikant plačiausiai naudojamą atrajų analizės metodą. Kaip ir kiti tradiciniai mitybos tyrimai, šis metodas taip pat turi savo trūkumų bei apribojimų (Carss *ir kt.* 1997, Barrett *ir kt.* 2007). Atrajų analizės metodo taikymo privalumai plačiau aptariami Literatūros apžvalgos skyriuje. Siekiant sumažinti otolitų dydžio sumažėjimo dėl apvirškinimo įtaką, vertinant identifikuotų žuvų masę, šiame tyrime buvo atliekama otolitų dydžio korekcija. Tačiau metodo patikimumo įvertinimui reikalingi alternatyvūs kiekybinės maisto sudėties tyrimo metodai. Vienas iš tokių metodų – stabiliųjų izotopų sudėties analizė. Naudojant maišymo modelius, galima įvertinti izotopiškai skirtingų maisto komponentų santykį (Hobson 2009).

Kormoranų mitybos žuvų analizė parodė didelę izotopinę jų įvairovę (9 pav.). Vienas iš veiksnių, lemiančių izotopinės sudėties skirtumus, yra druskingumo gradientas (Bearhop *ir kt.* 1999, Fry 2002, Russel *ir kt.* 2003a). Kuršių marių ir Baltijos jūros žuvys skyrėsi izotopiškai pagal $\delta^{15}\text{C}$, tai leido dviejų šaltinių maišymo modeliu apskaičiuoti šių maisto komponentų santykį. Palyginus su jaunikių maitinimo laikotarpiu (kai auga analizėje naudotos plunksnos), pagal izotopinę sudėtį apskaičiuota jūrinių ir gėlavandenių žuvų dalis kormoranų racione buvo labai artima nustatytai atrajų analizės metodu. Tokius rezultatus galima vertinti kaip atrajų analizės metodo tinkamumo kiekybiniam kormoranų mitybos tyrimams patvirtinimą. Mūsų duomenimis, tai pirmas toks metodo patikimumo vertinimas.

Didžiųjų kormoranų Juodkrantės kolonija yra išsikūrusi greta Baltijos jūros ir Kuršių marių, vandenu, pasižyminčių didele žuvų įvairove (5 pav.). Didysis kormoranas yra plėšrūnas oportunistas, gerai prisitaikęs maitintis kintančiomis aplinkos sąlygomis ir efektyviai išnaudojantis sezoniškai ir ilgesnio laiko skalėje kintančius maisto išteklius, bei pasižymintis plačiu mitybos spektru. Juodkrantės kolonijoje perinčių didžiųjų kormoranų raciono sudėtyje, tirtoje analizuojant atrajas, buvo identifikuotos 34 žuvų rūšys, taip pat iki rūšies neidentifikuoti grundalai *Pomatoschistus* sp. (Baltijos jūroje aptinkamos dvi rūšys) bei tobiai (dvi rūšys). Šio ilgalaikio, 2005–2010 m. vykusio tyrimo metu kormoranų mityboje buvo identifikuota dauguma įprastomis laikomų žuvų rūšių (Repečka 2003a). Dalis tokių žuvų galėjo būti neaptiktos kormoranų mityboje dėl smulkių, lengvai suvirškinamų otolitų (pvz., kirtiklis (*Cobitis taenia*)). Iš retai aptinkamų žuvų rūšių, 2008 ir 2010 m. kormoranų atrajose buvo identifikuotas juodasis grundalas (*Gobius niger*). Anksčiau jis buvo aptiktas tik Lietuvai priklausančios Baltijos jūros priekrantės šiaurinėje dalyje (Bacevičius 2002). Be gyvenančių Kuršių mariose ir Baltijos jūroje žuvų, kormoranų atrajose buvo aptiktos ir dviejų akvakultūroje auginamų žuvų rūšių liekanos – paprastojo karpio ir juodojo amūro. Artimiausi nuo Juodkrantės kolonijos Kintų žuvininkystės tvenkiniai yra maždaug už 16 km, taigi yra optimalaus kormoranų maitinimosi atstumo zonoje, tačiau šios žuvys sudarė tik

labai nedidelę mitybos dalį. Be žuvų, kormoranų atrajose negausiai buvo aptinkamos ir Baltijos jūros bei Kuršių marių didesnių vėžiagyvių liekanos. Vėžiagyviai į kormoranų virškinamąjį traktą gali patekti ir dėl antrinio suvartojimo kartu su pagautomis žuvimis (Johnson *ir kt.* 1997), tačiau tirtose atrajose daugeliu atvejų kartu su aptiktais vėžiagyviais nepasitaikė didesnių žuvų, galėjusių praryti šiuos vėžiagyvius, liekanų. Kitų bestuburių, daugiausia moliuskų kriauklių, liekanų, į kormoranų atrajas pateko kartu su pagautomis žuvimis kaip jų mitybos objektas. Kartu su jomis beveik visada buvo aptinkamos ir liekanos šiais bestuburiais mintančių žuvų, pavyzdžiui, kuojų, juodažiočių grundalų, upinių plekšnių, gyvavedžių vėgėlių (*Zoarces viviparus*).

Per visą tyrimo laikotarpį Juodkrantės kolonijoje perinčių kormoranų racione buvo trys svarbiausios žuvų rūšys – kuoja, pūgžlys ir ešerys, jų dalis mityboje vidutiniškai sudarė 70,3 % (skirtingais metais 61,2–81,1 %) pagal masę. Mokslinių žvejybų Kuršių mariose laimikiuose (2009–2010 m.) šios žuvis sudarė 71,8 % biomasės. Kuoja, pūgžlys ir ešerys dominuoja didžiųjų kormoranų, kurie maitinasi gėluose ir druskėtuose vandenyse, maisto sudėtyje didžiojoje Europos dalyje (De Nie 1995, Van Dobben 1995, Suter 1997, Carss 2003, Engström ir Jonsson 2003, Mous *ir kt.* 2003, Stempniewicz *ir kt.* 2003b, Carss ir Marzano 2005, Lehikoinen 2005, Čech *ir kt.* 2008), taip pat šios žuvis dažnai sudaro grupiniu būdu besimaitinančių kormoranų didelę maisto dalį (Van Eerden ir Voslamber 1995).

Per visą tyrimo laikotarpį Juodkrantės kolonijoje perintys didieji kormoranai maitinasi daugiausia Kuršių mariose. Šiame vandens telkinyje sugautos žuvis sudarė vidutiniškai $90,6 \pm 3,8$ % kormoranų raciono pagal svorį. Kuršių marios yra didelio produktyvumo vandens telkinys, žuvų biomasė jose siekia iki 200–230 kg/ha (Repečka 1997, 2009, 2010). Žuvų gausumas moksliniuose laimikiuose skyrėsi apie 10 kartų, CPUE Kuršių mariose ir Baltijos jūros priekrantėje ties Kuršių nerija buvo atitinkamai 91,1 ir 8,9 (Ložys 2008). Žuvų gausumo skirtumu galima paaiškinti mažesnę maitinimosi jūroje efektyvumą – atrajos su jūroje sugautų žuvų liekanomis sudarė 20,1 % visų atrajų, (kartu su mišriomis atrajomis, kuriose buvo identifikuotos žuvis iš

abiejų telkinių), tuo tarpu jūrinių žuvų dalis kormoranų mityboje pagal skaičių sudarė 7,5 %. Be to, kormoranai maitinasi sekliuose, iki 20 m gylio pakrančių vandenyse (Van Eerden *ir kt.* 1995). Tokio gylio Baltijos jūros priekrantė, pasiekiamą Juodkrantės kolonijoje perintiems kormoranams, užima žymiai mažesnę plotą, nei atitinkama Kuršių marių dalis.

Kitas svarbus veiksnys, taip pat lemiantis Kuršių marių svarbą kormoranų mitybai, - tai galimybė maitintis grupiniu būdu. Mažas vandens skaidrumas, nedidelis gylis, didelė kormoranų kolonija, viršijanti 1000 perinčių paukščių porų, yra būtinos tokiam maitinimuisi sąlygos (Van Eerden ir Voslamber 1995). Dideli būriai grupiniu būdu besimaitinančių kormoranų koordinuotai suvaro besibūriuojančias, paprastai nedideles žuvis iš priedugnio į šviesesnę paviršinę vandens sluoksnį, kur jas gali efektyviai gaudyti. Tokios nedidelės besibūriuojančios žuvis sudarė didelę mokslinių žvejų smulkiaakiais tinklaičiais Kuršių mariose laimikių dalį. 2009–2010 m. kuojos ir ešeriai juose sudarė 40,9–58,8 %. Grupinis maitinimosi būdas tapo įprastas tik palyginti neseniai, nuo praeito amžiaus 7-ojo dešimtmečio, ir yra laikomas efektyvia adaptacija maitintis eutrofikuotuose drumstuose vandenyse su gausiomis pelaginėmis besibūriuojančiomis žuvimis ir negausia povandenine augalija (De Nie 1995, Van Eerden ir Voslamber 1995, Suter 1997). Tokio maitinimosi būdo efektyvumą rodo kormoranų, perinčių prie Ijselmeerio ežero esančiose kolonijose, perėjimo sėkmingumo sumažėjimas 2-3 kartus 1993 m., kai, padidėjus vandens skaidrumui iki 1,5-2 m (įprastas yra 0,4-0,9 m), kormoranai didžiojoje ežero dalyje nebegalėjo maitinti grupėmis (Van Eerden *ir kt.* 2003). Didelėje Katy Rybackie (Lenkija) kolonijoje, įsikūrusioje greta gėlavandenių Aistmarių ir Baltijos jūros Gdansko įlankos, kormoranų maisto sudėtyje jūrinės žuvis sudarė panašią dalį kaip ir Juodkrantės kolonijoje (Martyniak *ir kt.* 2003), o atrajos su jūrinių žuvų liekanomis sudarė 24–30 % (Bzoma *ir kt.* 2003). Didieji kormoranai į Juodkrantės koloniją, grįžta maždaug maždaug trimis savaitėmis anksčiau, nei į prie vidaus vandens telkinių esančias kolonijas (Dagys *ir kt.* 2004), kai kuriais metais dar esant ledui Kuršių mariose (J. Zarankaitė 2012, *asm. pr.*). Toks ankstesnis atskridimas žymiai padidina

suvartojamų žuvų kiekį iš kolonijos pasiekiamuose vandenyse, vidutiniškai apie 60 t per metus, kiek mažiau nei dešimtadalį viso suvartojimo.

Juodkrantės kolonijoje perinčių kormoranų mityba anksčiau buvo tirta 2001–2002 m. pagal surinktas atrytas žuvis (*Žydelis ir kt.* 2002, *Dagys ir kt.* 2004). Raciono sudėtyje, kaip ir nustatytoje pagal atrajas, svarbiausia buvo kuoja, jos dalis pagal masę irgi buvo panaši ir siekė 51 %. Tačiau kitų raciono žuvų dalis racione žymiai skyrėsi. Žymiai didesnę dalį pagal masę sudarė karšis (13 % pagal atrytas žuvis ir vidutiniškai 3,5 % pagal atrajas) ir starkis (17% ir 4,6 %). Tuo tarpu žymiai mažesnę raciono dalį sudarė kitos dvi svarbios pagal atrajų analizę žuvys – ešerys (5 % ir 16,2 %) ir pūgžlys (1 % ir 17,2 %). Atrytos žuvys taip pat buvo vidutiniškai didesnės nei identifikuotos pagal atrajas, išskyrus pūgžlius, kurie buvo panašaus dydžio (8 cm ir 7,8 cm). Kiti kormoranų raciono tyrimai, lyginantys šiais metodais gautus rezultatus, irgi parodė skirtingą rūšinę sudėtį ir atskirų rūšių svarbą racione, taip pat atrytos žuvys buvo vidutiniškai didesnės (Veldkamp 1995b, *Martyniak ir kt.* 2003). Tokie raciono sudėties skirtumai aiškinami tuo, kad pabaidytiems kormoranams yra lengviau atryti stambesnes žuvis. Be to, sunkiau atryjamos gali būti spyglius turinčios žuvys, tokios kaip pūgžlys, ešerys (Veldkamp 1995b). Juodkrantės kolonijos kormoranų raciono skirtumai taip pat gali atspindėti žuvų bendrijos daugiamečius pokyčius, tačiau palyginus Kuršių marių ichtiocenozės monitoringo rezultatus, skirtumai nebuvo dideli. Vidutinė kuojų dalis monitoringo laimikiuose ankstesnio ir šio kormoranų mitybos tyrimo laikotarpiais buvo atitinkamai 41 % ir 46,3 %, ešerių – 11,7 % ir 14,5 %, pūgžlių – 8,1 % ir 7,4 %.

5.1.2. Mitybos selektyvumas pagal žuvų rūšį ir dydį

Didysis kormoranas yra laikomas plėšrūnu oportunistu, kurio maisto sudėtis atspindi žuvų bendrijos struktūrą. Tačiau kormoranai gali maitintis pavieniui ar grupėmis, mitybos strategijos gali skirtis priklausomai nuo sezono, amžiaus. Aukos prieinamumas irgi priklauso nuo daugelio veiksnių. Žuvys

gyvena atvirai ar pasislėpusios, aktyvios būna tamsiu ar šviesiu paros metu, laikosi būriais ar pavieniui, plaukia greitai ar lėtai, jų elgsena skiriasi neršto metu. Taip pat skiriasi kūno forma – plačias žuvis (pvz., karšis) sunkiau praryti nei ištęsto kūno formos. Gali skirtis energinė vertė, dėl to kai kurios žuvų rūšys gali tapti vertingesniu maisto objektu. Visi šie veiksniai gali nulemti kormoranų maisto ir žuvų bendrijos sudėties skirtumus.

Juodkrantės kolonijoje perinčių didžiųjų kormoranų maisto sudėtyje vyravo nedidelės, daugiausia 1–3 metų amžiaus žuvys. Žuvies vidutinis dydis skirtingais metais svyravo nuo 8,6 cm ilgio (TL) ir 12,1 g svorio iki 10,4 cm ir 23,4 g. Šiuos nevienodumus lėmė skirtingais metais mityboje vyravusios žuvų rūšys ar gausios jų kohortos. Pavyzdžiui, 2009 kormoranų maisto sudėtyje gausios (22 % pagal skaičių) buvo nedidelės stintos, vidutiniškai 8,8 cm ilgio ir 4,2 g svorio, 2006 m. 31,6 % visų žuvų racione pagal skaičių sudarė maži ešeriai (7,3 cm, 6,4 g). 2007 m. didesnę nei vidutiniškai kormoranų maisto dalį sudarė kuojos (vidutinis ilgis siekė 14,6 cm ir svoris 48,4 g). Kormoranų maisto sudėtyje vyraujančios smulkios žuvys būdingos daugelyje Europos vandens telkinių mintantiems kormoranams (Van Dobben 1995, Carss 2003, Engström ir Jonsson 2003, Stempniewicz *ir kt.* 2003b).

Kormoranų mitybos dydžio selektyvumas buvo vertintas pagal tris svarbiausias racione žuvų rūšis – kuojas, pūgžlius ir ešerius. Šios žuvys kormoranų mitybos sudėtyje pagal skaičių sudarė 65,7–78,4 % (2008–2010 m.). Kitų žuvų tarpe didesniu gausumu pasižymėjo tik stinta, tačiau jos dalis kormoranų maisto sudėtyje per visą tyrimo laikotarpį įvairavo dideliame diapazone ir siekė nuo 3 iki 22,2 %. Nors mažos žuvys yra lengviau suvirškinamos ir dalies jų liekanų atrajose galėjo būti neaptikta, bendra dydžio selektyvumo tendencija per visą tyrimo laikotarpį buvo ta, kad kormoranų maisto sudėtyje mažesnės žuvys buvo aptinkamos didesniu dažniu nei Kuršių marių bendrijos sudėtyje. Kormoranų mityba buvo teigiamai selektyvi mažesnių nei minimalus verslinis dydis (18 cm ilgio) kuojų ir ešerių bei mažesnių nei 11 cm ilgio pūgžlių atžvilgiu. Nors didysis kormoranas gali praryti pakankamai dideles žuvis, tiesioginė konkurencija su versline žvejyba

yra nedidelė. Verslinio dydžio ešerių, svarbių Kuršių marių verslinių žuvų, kormoranų maisto sudėtyje pagal skaičių buvo tik apie 2,1 %, mažesnės verslinės vertės kuojų dalis buvo didesnė – siekė 12,7 %. Ymseno ežere (Švedija) buvo nustatyta, kad kormoranų mityba buvo teigiamai selektyvi didesnio ilgio grupių ešerių ir pūgžlių atžvilgiu. Didesnio ilgio grupių kuojų atžvilgiu taip pat buvo būdingas teigiamas selektyvumas, tačiau ne taip stipriai išreikštas, taigi kormoranai rinkosi vidutiniškai didesnes nei Kuršių mariose žuvis (Engström ir Jonsson 2003). Tokį dydžio selektyvumo skirtumą galėjo lemti tai, kad Kuršių mariose yra paplitęs grupinis mitybos būdas, kai gaudomos mažesnės žuvys nei maitinantis pavieniui (Dirksen *ir kt.* 1995, Voslamber *ir kt.* 1995, Paillisson *ir kt.* 2004). Kormoranų kolonija prie Ymseno ežero yra per maža, kad galėtų maitintis grupiniu būdu (Van Eerden ir Voslamber 1995). Kitas veiksnys, įtakojantis mitybos žuvų dydį – plaukimo greitis. Jis yra proporcingas žuvies dydžiui, todėl mažas žuvis yra lengviau pagauti (Van Eerden ir Voslamber 1995). Čech *ir kt.* (2008) nustatė, kad žiemą kormoranai maitinosi didesnėmis žuvimis. Nukritus vandens temperatūrai, lėčiau judančios didesnės žuvys tapo lengviau pagaunamos. Selektivi dydžiui plėšrūnų mityba gali lemti stipresnį poveikį tam tikroms amžiaus grupėms. Tačiau jaunų žuvų amžinėse grupėse mirtingumas dėl kormoranų poveikio gali būti kompensuojamas iki tam tikro lygio veikiant nuo tankio priklausomiems mechanizms ir sumažėjus tarpusavio konkurencijai (Simmonds *ir kt.* 2000, Rose *ir kt.* 2001).

Kormoranų mitybos selektyvumo pagal žuvų rūšis tyrimas parodė, kad Kuršių marių žuvų bendrijoje ir kormoranų maisto sudėtyje žuvų dažniai skyrėsi ir selektyvumas išliko per visą tyrimo laikotarpį. Pavyzdžiui, iš svarbiausių kormorano mitybos žuvų rūšių pūgžlys atrajose buvo aptinkamas rečiau, o kuoja ir ešerys – dažniau, nei buvo Kuršių marių žuvų bendrijoje (5 lent.). Analogiškas didžiojo kormorano mitybos selektyvumo tyrimas buvo atliktas Pietų Švedijoje prie Ymseno ežero esančioje kormoranų kolonijoje (Engström ir Jonsson 2003). Šis ežeras turi nemažai panašumo į Kuršių marias: yra didelis, sekus, eutrofinis, drumstavandenis ir veikiamas verslinės žvejybos

bei panašaus intensyvumo kormoranų poveikio vandens telkinys. Šio ežero žuvų bendrijoje ir kormoranų maisto sudėtyje pagal skaičių didžiąją dalį (78,3–96,8 %) sudarė tos pačios žuvų rūšys kaip ir Kuršių mariose – pūgžlys, kuoja ir ešeris. Šių žuvų proporcijos maisto sudėtyje ir bendrijoje buvo nevienodos, tačiau selektyvumas palyginus su Juodkrantės kolonijos kormoranų racionu, skyrėsi kiekvienos iš jų atžvilgiu. Skirtumą tarp šių abiejų atvejų, taip pat ir būdingą selektyvumą pagal žuvų rūšį galima būtų paaiškinti kormoranų mitybinių strategijų skirtumais. Sąlygos mitybai grupėmis yra tinkamos abiejuose vandens telkiniuose, tačiau tik Juodkrantės kormoranų kolonija yra pakankamai didelė (Van Eerden ir Voslamber 1995), kad galėtų susiformuoti grupiniu būdu besimaitinančių paukščių būriai (nuo kelių šimtų iki kelių tūkstančių individų), todėl Kuršių mariose, priešingai nei Ymseno ežere, dažnai stebima grupinė mityba. Maitinantis tokiu būdu, daugiausia sugaunamos nedidelės pelaginės besibūriuojančios žuvys, tokios kaip ešeriai ir kuojos (Van Eerden ir Voslamber 1995). Būtent jų atžvilgiu kormoranų mitybos selektyvumas Kuršių mariose buvo teigiamas, o Ymseno ežere – neigiamas. Tuo tarpu prie dugno besilaikantys, palyginti lėtai judantys pūgžliai, gausūs abiejuose vandens telkiniuose, sudarė didesnę nei žuvų bendrijoje dalį pavieniui besimaitinančių Ymseno kolonijos kormoranų maisto sudėtyje. Pavieniui besimaitinančių kormoranų maisto sudėtyje vyraujančios dugninės žuvys nustatytos daugeliu tyrimų atvejų, nors selektyvumas pagal rūšį ir nebuvo vertintas (De Nie 1995, Van Dobben 1995, Gremillet *ir kt.* 1998a, Paillisson *ir kt.* 2004).

Dar viena labai svarbi žuvis Kuršių marių žuvų bendrijoje (10 % žuvų mokslinių žvejybų laimikiuose), - plakis - kormoranų mityboje buvo pasirenkamas mažesniu dažniu nei sutinkamas bendrijoje (Jacobs selektyvumo indeksas –0,3). Kormoranų neigiamas selektyvumas karšio, labai panašaus kūno forma į plakį, atžvilgiu Ymseno ežere buvo dar stipriau išreikštas (Engström ir Jonsson 2003). Nurodoma, kad plačios kūno formos žuvis yra sunkiau praryti, todėl kormoranai gali jų vengti (De Nie 1995, Van Dobben 1995), nors kai kuriais atvejais ir sudaro žymią maisto dalį (Veldkamp 1995b).

Didžiausias teigiamas kormoranų mitybinis selektyvumas Kuršių mariose buvo sterko atžvilgiu. Palyginti negausūs mokslinių laimikių sudėtyje (1 %), sterikai kormoranų maisto sudėtyje sudarė 4,4 % pagal skaičių (Jacobs selektyvumo indeksas 0,6). Toks didelis teigiamas selektyvumas gali lemti neproporcingą sterkų mirtingumą dėl kormoranų poveikio. Iš kitos pusės, Kuršių mariose kormoranai mito daugiausia nedideliais sterkais, vidutinis jų ilgis siekė $16,5 \pm 6,5$ cm. Sterkai yra greitai augančios žuvys ir kormoranai daugiausia veikia 0+ ir 1+ amžių grupių žuvis, o ilgesni nei 24,5 cm 2+ amžinės grupės sterkai (Lehtonen *ir kt.* 1996) kormoranų maisto sudėtyje sudarė 14,5 % visų suvartotų sterkų pagal skaičių. Įdomu pažymėti, kad analogiškame tyrime Ymseno ežere selektyvumas sterko atžvilgiu buvo neigiamas: žuvų dažnis bendrijoje siekė 1,2–11,2 %, o kormoranų maisto sudėtyje – 0–0,2 %.

5.1.3. Raciono sudėties kitimas

Kormoranų poveikio žuvų populiacijoms vertinimui svarbu yra ne tik nustatyti jų maisto sudėtį, bet ir kaip ji kinta laike. Kormoranų, kurie minta atitinkamame vandens telkinyje, skaičius, taigi ir poveikio žuvų bendrijai stiprumas kinta per sezoną. Pavyzdžiui, Juodkrantės kolonijoje gyvenančių kormoranų skaičius išsiritus jaunikliams padidėja daugiau nei 2 kartus, žymiai išauga ir suvartojamos žuvies kiekis. Todėl, pakitus kormoranų maisto sudėčiai per sezoną, kinta ir poveikio stiprumas mitybos žuvų rūšių populiacijoms. Dėl ilgalaikių raciono pokyčių, susijusių su žuvų rūšių ar maitinimosi vandens telkinio svarbos kitimu, taip pat gali kisti kormoranų poveikio stiprumas žuvims.

Tyrimo laikotarpiu 2005–2010 m. Juodkrantės kolonijoje perinčių kormoranų maisto sudėtis žymiai kito, svarbiausių mityboje žuvų dalis, lyginant skirtingus, metus skyrėsi 2–3 kartus (18, 19 pav.). Nors kormoranų mityba ir pasižymi tam tikru selektyvumu, raciono sudėtis atspindi žuvų bendrijos sudėtį mitybos telkinyje. Tuo pačiu laikotarpiu žymiai kito ir šių žuvų gausumas bei bendrijos sudėtis Kuršių mariose. Žuvų bendrijos

monitoringo laimikiuose 2005–2010 m. ešerių dalis pagal skaičių skyrėsi 2,5 karto, kuojų 2,7, o pūgžlių – 4,8 karto, pagal masę atitinkamai 3, 2,3 ir 5,1 karto. Tyrimo laikotarpiu taip pat kito ir maitinimosi vandens telkinių svarba kormoranams. 2005–2008 m. laikotarpiu jūrinių žuvų dalis kormoranų maisto sudėtyje pagal masę siekė 7,5 %, o 2009–2010 m. išaugo iki 13,3 %. Beveik visas šis jūrinių žuvų dalies racione padidėjimas yra susijęs su plintančiu invaziniu juodažiočio grundalu. Detaliau jų reikšmė kormoranų mityboje aptariama 5.5 skyriuje.

Didžiąją dalį kormoranų maisto sudėties sezoninių skirtumų galima paaiškinti žuvų rūšių pasiekiamumo kaita metų eigoje, susijusia su elgsena ir judėjimu – neršto migracijomis, nerštu (Adams *ir kt.* 1994, Neuman *ir kt.* 1997, Liordos ir Goutner 2007b). Dažnai žuvis lengviau prieinamos plėšrūnams tampa neršto metu. Tada jos migruoja į seklesnius vandenis, gali kisti aktyvumas šviesiu paros metu. Su nerštu galima sieti didesnę dalį pūgžlių ir juodažiočių grundalų kormoranų maisto sudėtyje. Kuršių mariose balandžio–gegužės mėnesiais neršiantys pūgžliai (Gaigalas 2001) kormoranų racione pavasarį sudarė beveik du kartus didesnę jo dalį pagal masę nei vasarą (atitinkamai siekė 21,3 ir 11,9 %). Didesnė pūgžlių dalis kormoranų racione pavasarį nustatyta Katy Rybackie kolonijoje prie Aistmarių (Bzoma *ir kt.* 2003). Juodažiočių grundalų dalis kormoranų racione palyginus laikotarpius iki gegužės vidurio ir vėliau skyrėsi daugiau nei tris kartus ir atitinkamai sudarė 3,5 ir 12,4 %. Kuršių mariose ir Baltijos jūros Lietuvos priekrantėje juodažiočių grundalų neršto sezoniškumas tirtas nebuvo. Grundalams būdingas porcijinis išėsto sezono nerštas, Baltijos pietinės dalies Gdansko įlankoje pradeda neršti gegužės mėnesio pradžioje (Sapota ir Skora 2005). Gdansko įlankoje besimaitinančių kormoranų racione juodažiočių grundalų dalis neršto metu viršijo 90 % (Bzoma ir Meissner 2005). Pavasario laikotarpiu didesnę nei vasarą kormoranų maisto dalį sudarė į Kuršių marias iš Baltijos jūros atplaukusios neršti stintos, taip pat pavasarį Baltijos jūros priekrantėje neršiančios strimelės. Stintos nuo lapkričio mėnesio vidurio migruoja iš jūros į Kuršių marias ir po neršto iki vasaros grįžta į jūrą (Gaigalas 2001, Repečka

2003b). Jų dalis kormoranų racione pagal masę pavasario ir vasaros sezonais skyrėsi daugiau nei 15 kartų (sudarė atitinkamai 4,6 ir 0,3 %). Strimelių dalis kormoranų racione pavasarį siekė 1,3 % pagal masę, vasarą – 0,2 %. Lietuvos priekrantėje jų nerštas prasideda balandžio mėnesį, vandens temperatūrai pasiekus 5,6–5,8°C (Šaškov *ir kt.* 2011).

Juodkrantės kolonijoje perinčių kormoranų mitybos tyrime nustatyti žymūs maisto sudėties sezoniniai skirtumai, svarbiausių žuvų dalis pavasarį ir vasarą skyrėsi daugiau nei 2 kartus (stintų daugiau nei 15 kartų) (20 pav.). Dėl to ir dėl kormoranų gausumo dinamikos metų eigoje poveikio stiprumas atskiroms žuvų rūšims kito. Be to, nuo vasaros vidurio kormoranų maisto sudėtyje nemažą dalį sudaro paaugę žuvų jaunikliai, pavyzdžiui, 2010 m. liepos mėn. pabaigoje – rugpjūčio mėn. pradžioje net 80 % visų atrajose identifikuotų ešerių buvo mažesni nei 6 cm ilgio šiumetukai.

5.2. Didžiųjų kormoranų suvartota žuvų masė

Vandens telkinyje suvartojamų žuvų biomasė yra vienas svarbiausių kormoranų poveikio rodiklių, nors tai dažnai neatspindi poveikio žuvų bendrijai – biomasei, mitybos žuvų gausumui, verslinių laimikių dydžiui. Poveikio stiprumas priklauso nuo vandens telkinio produktyvumo, suvartojamos žuvies dalies jame, veikiamų žuvų rūšių gyvenimo strategijos, selektyvumo pagal žuvų rūšį ir dydį. Dažnai yra vertinamas suvartojamų verslinių žuvų kiekis, tiesioginė (verslinio dydžio žuvų suvartojimas) ir netiesioginė konkurencija su versline ar mėgėjiška žvejyba. Taip pat svarbus gali būti poveikis saugomoms ir invazinėms žuvų rūšims.

Vandens telkinyje suvartojamų žuvų kiekio vertinimui būtina įvertinti jame besimaitinančių kormoranų („kormoranų dienų“) skaičių ir kormorano vidutinį maisto suvartojimą per dieną. Perėjimo sėkmingumas (išaugintų lizde jauniklių skaičius) skirtingais metais buvo nevienodas, vertinant visą kolonijoje gyvenančių kormoranų suvartotų žuvų kiekį buvo naudotas vidutinis – 2,5

išauginti jaunikliai. Toks produktyvumas yra būdingas augančiai kormoranų kolonijai (Wetland International Cormorant Research Group 2008).

Esminis parametras, vertinant kormoranų suvartojamą žuvų biomasę, yra maisto suvartojimas per dieną. Juodkrantės kolonijoje perinčių kormoranų suvartojimui vertinti buvo naudojamas respirometriniu būdu nustatytas 494 g maisto suvartojimas per dieną (Schmid *ir kt.* 1995, Ridgway 2010). Toks maisto suvartojimas per dieną yra artimas maksimalioms nustatytoms vertėms. Panaši buvo ir apskaičiuota vidutiniška vienoje atrajoje, surinktoje Juodkrantės kolonijoje, identifikuotų žuvų masė ir siekė $459,1 \pm 73,1$ g.

Kuršių marios yra pagrindinis Juodkrantės kolonijoje perinčių kormoranų mitybos vandens telkinys. Įvertinus jų maitinimosi skrydžio atstumą (apie 30 km nuo kolonijos), mitybos teritorija Kuršių mariose apytiksliai apima Lietuvai priklausančią jų dalį, o žuvų suvartojimas jose 2005–2010 m. vidutiniškai siekė 653,3 t arba 15,8 kg/ha per metus. Kuršių marios yra eutrofiktuotas didelio produktyvumo vandens telkinys, žuvų biomasė jose viršija 200 kg/ha (Repečka 2009, 2010). Produktyvumas tokiuose vandens telkiniuose gali viršyti 100 kg/ha per metus (Mous *ir kt.* 2003). Taigi, kormoranai Kuršių šiaurinėje marių dalyje suvartoja apie šeštadalį visos metinės žuvų biomasės produkcijos. Tačiau vertinant kormoranų poveikį visoms Kuršių marioms, suvartojimas ploto vienetui yra mažesnis. Pietinėje marių pakrantėje ties Deimenos upės žiotimis esančios kormoranų kolonijos dydis 2005–2010 m. buvo apie 7000 (8500–6500) perinčių paukščių porų, o bendras abiejose didžiausiose kolonijose perinčių kormoranų Kuršių mariose suvartotų žuvų kiekis siekė apie 2200–2400 t, 14–15 kg/ha.

Vidutinė kormoranų Lietuvai priklausančioje Kuršių marių dalyje suvartotų žuvų biomasė 2005–2010 m. sudarė kiek daugiau nei pusę oficialių verslinių laimikio dydžio (2009–2010 m. sumažėjus verslinės žvejybos intensyvumui – santykinai didesnę dalį). Kormoranų raciono svarbiausių žuvų rūšių suvartojimo ir verslinių žuvų laimikių Kuršių mariose santykis labai skyrėsi (9 lent.). Svarbių verslinių žuvų tarpe išsiskyrė ešeris. Jų kormoranai vidutiniškai suvartojo daugiau nei dvigubai didesnę biomasę nei siekė metiniai versliniai

laimikiai. Kuojų, svarbiausios žuvies pagal masę tiek verslinėje žvejojimo, tiek kormoranų mityboje, suvartojama buvo taip pat daug – 74 % verslinių laimikių. Sterko, vienos vertingiausių verslinių žuvų Kuršių mariose, taip pat santykinai daug buvo suvartojama – 43 % verslinių laimikių. Tačiau, nors verslinės žuvys kormoranų maisto sudėtyje sudarė didelę dalį, tiesioginė konkurencija su versline žvejojimo buvo nedidelė. Verslinio dydžio žuvys sudarė mažiau nei ketvirtadalį kormoranų raciono pagal masę, daugiausia tai buvo kuojos. Kuojų ir ešerių selektyvumo verslinės žvejojimo 40 ir 45 mm akies dydžio tinklais laimikiuose ir kormoranų racione palyginimas parodė tik nedidelį eksploatuojamų išteklių persidengimą (11, 12 pav.). Versliniuose laimikiuose vyravo (80–90,8 %) didesnės nei 25 cm ilgio žuvys, negausios kormoranų racione (0,2–2 %). 40–45 mm akies dydžio tinklai yra vieni svarbiausių įrankių Kuršių marių verslinėje žvejojimo, 2005–2006 m. jais buvo sugaunama 25–28,1 % visų laimikių. Nuo 2010 m., pasitraukus daliai žvejojimo įmonių iš verslo, šių įrankių santykinė dalis Kuršių marių verslinėje žvejojimo dar padidėjo pakeitus naudojamų įrankių kvotas.

Stintos suvartojimas, palyginti su versliniais laimikiais, taip pat buvo didelis, tačiau Kuršių mariose sugaunama tik nedidelė dalis visų jų laimikių. Didžioji dalis stintų verslinės žvejojimo vyksta Nemuno žemupyje, kur 2005–2010 m. vidutiniškai buvo sugaunama 178 t, apie 5 kartus daugiau nei Kuršių mariose.

Kuršių marių vertingiausios verslinės žuvies - Europinio ungurio - kormoranų atrajose per tyrimo laikotarpį buvo identifikuotas tik vienas individas. Nuo 1998 m. Juodkrantės kormoranų kolonijoje atrytų ungiurių aptikta buvo tik keli individai, nors kolonija buvo lankoma bent kelis kartus per mėnesį (J. Zarankaitė 2012, *asm. pr.*). Lenkijoje Katy Rybackie kolonijoje prie Aistmarių kormoranų racione irgi buvo aptinkami tik pavieniai ungiuriai (Martyniak *ir kt.* 2003, Bzoma 2004). Unguriai dienos metu laikosi pasislėpę ir juos plėšrūnams gali būti sunku pastebėti, ypač esant mažam vandens skaidrumui kaip Kuršių mariose. Unguriai, kaip ir kitos dugninės žuvys, yra retai pagaunamos maitinantis grupiniu būdu. Vandens skaidrumo mažėjimu ir

grupinio kormoranų mitybos būdo paplitimu aiškinamas ir ungurių dalies racione sumažėjimas Ijselmeerio ežere Nyderlanduose (Van Dobben 1952, Van Dobben 1995). Be to, pastaruosius keletą dešimtmečių yra stebimas žymus ungurių išteklių pasipildymo mažėjimas visame areale (Dekker 2004).

5.3. Didžiųjų kormoranų poveikis erdviniam žuvų pasiskirstymui

Didžiųjų kormoranų kolonijos nuo įsikūrimo pradžios praeina keletą stadijų. Pradžioje vyksta greito eksponentinio augimo stadija, kai kolonija auga dėl didelio produktyvumo ir imigracijos. Pasiekus brandos stadiją, sumažėja perėjimo sėkmingumas, kolonijos augimas sustoja, o dydis svyruoja apie tam tikrą vidutinį dydį (Bregnballe ir Gregersen 2003). Panaši dinamika buvo stebima ir Juodkrantės kormoranų kolonijoje (2 pav.). Po greito augimo periodo, nuo 2003 m. kolonijos augimas stabilizavosi ir svyravo apie 3000 perinčių porų. 1997–2002 metų laikotarpiu kasmetinis kolonijos augimas sudarė apie 17 % (Žydelis *ir kt.* 2002). Pažymėtina, kad 2011 m. vėl buvo stebimas kolonijos augimas ir kormoranų skaičius pasiekė rekordinį 3808 perinčių porų skaičių. Apie reguliavimo mechanizmus, nulemiančius stabilios kolonijos dydį yra žinoma nedaug. Ashmole (1963) iškėlė hipotezę, kad didelės jūrinių paukščių kolonijos gali būti reguliuojamos dauginimosi periodu pereikvojus žuvų išteklius greta kolonijos esančiuose vandenyse. Padidėjus maitinimosi skrydžio atstumui, atitinkamai padidėja ir energinės išlaidos maitinimuisi ir paukščiai gali išauginti mažesnę jauniklių skaičių. Vėliau ši hipotezė buvo patvirtinta kai kurių paukščių atveju – ausuotųjų kormoranų, Adelės pingvinų (*Pygoscelis adeliae*), magelaninių pingvinų (*Spheniscus magellanicus*), storasnapių narūnėlių (*Uria lomvia*), šiaurinių padūkėlių, tripirščių kirų (*Rissa tridactyla*) (Birt *ir kt.* 1987, Gaston *ir kt.* 2007). Yra mažai įrodymų, kad dėl kormoranų poveikio gali susiformuoti Ashmole halas – sumažėjusių mitybos žuvų išteklių zona arti kolonijos esančiuose vandenyse (Birt *ir kt.* 1987, Stempniewicz *ir kt.* 2003a). Tačiau nėra įrodymų, kad toks žuvų gausumo mažėjimas galėjo reguliuoti kormoranų kolonijas. Tuo labiau,

kad kormoranai yra efektyviausi žinomi vandens plėšrūnai ir netgi maitindamiesi skurdžiuose poliariniuose vandenyse pasižymi dideliu kolonijų produktyvumu (Gremillet *ir kt.* 2004).

2009–2010 m. vykdytas žuvų bendrijos ichtiologinis tyrimas skirtingu atstumu nuo Juodkrantės kolonijos nutolusiose akvatorijose (nuo 0,5 iki 23 km) neparodė žuvų gausumo ar biomasės sumažėjimo arčiau kolonijos. Pažymėtina, kad didžiausias žuvų gausumas buvo stebėtas netoli kolonijos esančiose akvatorijose, o panašios tendencijos išliko abejus tyrimo metus (29 pav.). Bendro žuvų gausumo mažėjimas buvo stebimas tiek šiaurės, tiek pietų kryptimis nuo kolonijos. Didesnis žuvų gausumas taip pat buvo stebėtas labiausiai nutolusiose nuo kolonijos akvatorijose (26 pav.), jį daugiausia nulėmė didelis pūgžlių gausumas (28 pav.). Taip pat abejus tyrimo metus buvo stebimas ešerių gausumo didėjimas tolstant nuo jūros (28 pav.). Nors nėra ilgalaikių stebėjimų duomenų, tyrimo rezultatai leidžia daryti prielaidą, kad smulkių žuvų, sudarančių pagrindinę kormoranų raciono dalį, gausumą sąlygoja kiti veiksniai. Pavyzdžiui, ties Juodkrante esančiose akvatorijose buvo vykdoma intensyvi verslinė žvejyba, 2005–2006 m. intensyvumas buvo apie 2 kartus didesnis nei kitose teritorijose. Tokia intensyvi žvejyba gali sąlygoti plėšrių žuvų, svarbaus žuvų bendriją reguliuojančio veiksnio, išteklių pergaudymą.

Tai, kad nebuvo pastebėtas žuvų gausumo sumažėjimas arčiau kolonijos esančiose akvatorijose, neleidžia teigti, kad maisto kiekis yra kormoranų kolonijos dydį reguliuojantis veiksnys. Pažymėtina, kad Juodkrantės kolonijai yra būdingas aukštas perėjimo sėkmingumas – 2,5 išauginto jauniklio lizde (Dagys *ir kt.* 2007, J. Zarankaitė 2012, *asm. pr.*), tai irgi rodo, kad maisto pakanka. Tačiau žuvų gausumas nėra vienintelis galimas kormoranų poveikio rodiklis. Gali būti, kad kormoranų poveikio žuvų populiacijoms stiprumas nėra pasiekęs slenkstinio dydžio, kad galėtų būti stebimas žymesnis žuvų gausumo pokytis. Kormoranams nuolat maitinantis tuose pačiuose vandenyse, gali pakisti žuvų elgsena ir jos gali pasidaryti sunkiau pagaunamos (Russell *ir kt.* 2003d). Tai, kad žuvų elgsenos prisitaikymas sumažina jų prieinamumą

plėšrūnams, rodo ir neproporcingai didelė įveistų žuvų dalis kormoranų raciono sudėtyje (Simmonds *ir kt.* 2000, USFWS 2003, Stewart *ir kt.* 2005). Engström (2001b) daro prielaidą, kad dėl žuvų elgsenos adaptacijų apie penktadalis kormoranų mitybinių skrydžių iš kolonijos, esančios šalia produktyvaus Ymsen ežero (Pietų Švedija), vyksta į nutolusį ir su negausiomis žuvų populiacijomis ežerą, nors kormoranams energiškai naudingiau skristi mažesni atstumą. Tačiau, norint įvertinti galimą žuvų elgsenos prisitaikymo poveikį kormoranų gaudymo efektyvumui, reikalingas tyrimas. Nuo 2004 m. šioje kolonijoje taikomos kormoranų skaičiaus reguliavimo priemonės (Dagys *ir kt.* 2006, Ložys ir Dagys 2008, Knyva ir Rumbutis 2010). Kormoranų baidymo pradžia sutapo su kolonijos stabilumo laikotarpio pradžia ir galėjo būti vienu iš veiksnių, nulėmusių jos dydžio stabilizavimąsi po 2003 m.

5.4. Ilgalaikis kormoranų poveikis žuvų populiacijoms ir jų bendrijai Kuršių mariose

Kuršių marių žuvų bendrijos monitoringas vykdomas naudojant standartinę metodiką nuo 1993 m. dviejose stacionariose akvatorijose (5 pav.). Monitoringas vyko nuo Juodkrantės kolonijos gyvavimo ankstyvojo periodo, kai kormoranų populiacija buvo nedidelė, taigi jo duomenys turi atspindėti žymesnį ilgalaikį poveikį žuvų populiacijoms ir jų bendrijai. Bendras visų žuvų gausumas ir biomasė monitoringo laimikiuose per šį laikotarpį nežymiai mažėjo ir šis pokytis nebuvo statistiškai patikimas. Kormoranų mitybos svarbiausių žuvų rūšių - kuojos, ešerio ir pūgžlio - gausumas ir biomasė taip pat kito nežymiai. Taip pat buvo būdingi dideli biomasės ir gausumo svyravimai. Bendras žuvų gausumas monitoringo laimikiuose per visą laikotarpį skyrėsi iki 4 kartų, bendra biomasė – beveik tris kartus. Atskirų žuvų rūšių gausumo ir biomasės svyravimai buvo dar didesni – skyrėsi daugiau nei 10 kartų. Reikia pažymėti, kad monitoringe yra naudojami 17–30 mm akies dydžio tinklai, kuriais didelė dalis stambesnių žuvų nepagaunamos. Įvertinta pagal mokslinių žvejybų įvairaus akių dydžio tinklais laimikius Lietuvai

priklausančioje Kuršių marių dalyje žuvų biomasė kartu su didelėmis žuvimis kito mažiau, 2005–2010 m. siekė 203,9–260,2 kg/ha, 1997 m. buvo 197 kg/ha (Repečka 1997, 2009, 2010).

Kuršių marios yra sudėtinga atvira gėlavandenė sistema, į kurią įteka didelė upė – Nemunas, ir per Klaipėdos sąsiaurį susisiekianti su druskėta Baltijos jūra. Marių žuvų bendrija yra veikiamą tiek antropogeninių, tiek gamtinių veiksnių, kurių kitimas gali sukelti ilgalaikius biomasės ar bendrijos struktūros pokyčius. Verslinė žvejyba yra vienas stipriausiai veikiančių žuvų bendriją antropogeninių veiksnių. Dėl intensyvios, selektyvios žuvų rūšies ir dydžio atžvilgiu žvejybos gali žymiai kisti žuvų biomasė ir bendrijos struktūra. Pavyzdžiui, plėšrių žuvų, tokių kaip sterkas ir ešeris, pergaudymas gali nulemti smulkių žuvų pagausėjimą (De Nie 1995). Per monitoringo vykdymo laikotarpį versliniai laimikiai Kuršių mariose didėjo maždaug tiek pat (išskyrus 2009–2010 m.), kiek ir augančios Juodkrantės kolonijos kormoranų suvartojama Kuršių mariose žuvų biomasė. Nors poveikio stiprumas kito panašiai, žvejybos ir kormoranų poveikiai skiriasi. Verslinė žvejyba veikia stambias subrendusias žuvis, mažėjanti neršiančių žuvų biomasė atitinkamai gali paveikti išteklių pasipildymą. Vetemaa *ir kt.* (2010) kuoju gausumo žymų sumažėjimą prie Hiiumaa salos (Estija) sieja ne tik su kormoranų populiacijos gausėjimu, bet ir su tuo, kad svarbi teritorijoje šių žuvų nerštavietė yra arti didelės kormoranų kolonijos.

Rose *ir kt.* (2001) pažymėjo, kad priklausomybė nuo tankio yra fundamentali koncepcija analizuojant žuvų populiacijų dinamiką. Tokie procesai, kaip augimas, išgyvenamumas, reprodukcija ir judėjimas yra priklausomi nuo tankio, jei jų dydis kinta kaip populiacijos individų tankio funkcija. Priklausomi nuo tankio procesai gali būti kompensaciniai, kai didėjant populiacijos tankiui veikia jį mažindami, ir atvirkščiai – sumažėjus tankiui, padidėja išgyvenamumas ar reprodukcija, didinantys populiaciją. Populiacijų galimybė kompensuoti nuo tankio priklausomą mirtingumą yra apibrėžiama kaip kompensacinis rezervas. Žuvų populiacijų kompensavimo stiprumas bei kompensacinio rezervo dydis skiriasi priklausomai nuo

gyvenimo strategijos tipo – oportunistinio, periodinio ar pusiausvyrinio (Winemiller ir Rose 1992). Sumažėjus individų tarpusavio konkurencijai dėl maisto ar veikiant kitiems nuo tankio priklausomiems veiksniams, likusių žuvų išgyvenamumas gali padidėti, plėšrūnų sukeliamas mirtingumas iki tam tikro slenkstinio lygio gali būti kompensuojamas. Nuo tankio priklausomas kompensavimas gali pasireikšti pagerėjusiu augimu, taigi ir padidėjusiu išgyvenamumu, kuris didėja priklausomai nuo žuvies dydžio (Anderson 1988, Hansen *ir kt.* 2011). Kormoranai minta daugiausia smulkiais žuvimis, nemažą dalį jų tarpe sudaro jaunikliai, kurių mirtingumas yra labiau priklausomas nuo tankio nei didelių žuvų, t.y., mažoms žuvims žvejybos, plėšrūnų ar kitų poveikių sukeltas mirtingumas gali būti kompensuojamas, o stambioms – papildantis (Allen *ir kt.* 1998). Bailey *ir kt.* (2010) nustatė aiškų nuo tankio priklausomų veiksnių poveikio silpnėjimą didėjant atlantinės laišos kohortos amžiui. Nuo tankio priklausomų veiksnių poveikis taip pat gali kisti sezoniskai, tuo pačiu kintant ir kompensacinio mirtingumo poveikiui populiacijoms (Boyce *ir kt.* 1999). Tos pačios rūšies skirtingoms populiacijoms poveikis irgi gali skirtis. Dideliais išteklių pasipildymo svyravimais pasižyminčioms geltonųjų amerikinių ešerių populiacijoms buvo būdingas didesnis mirtingumo kompensavimas nei stabilesnėms populiacijoms (Schoenebeck ir Brown 2011). Tokie dideli svarbiausių didžiojo kormorano mitybos žuvų gausumo svyravimai buvo stebimi ir Kuršių mariose (33 pav.). Nuo tankio priklausomi veiksniai labiau veikia populiacijas, esančias arti aplinkos talpos dydžio, nei tas, kurių tankis yra mažesnis (Allen *ir kt.* 1998). Tačiau žuvų populiacijų reguliavime taip pat gali veikti ir nuo tankio nepriklausomi kompensaciniai mechanizmai. Mėgėjiškos žūklės intensyviai eksploatuojamos gelsvapelekių sterkių (*Sander vitreus*) populiacijos natūralus mirtingumas buvo nepriklausomas nuo tankio, tačiau jis buvo atvirkščiai proporcingas žvejybiniam mirtingumui, o bendras mirtingumas išliko nepakitęs. Šis tyrimas palaiko hipotezę, kad žvejyba ir natūralus mirtingumas gali būti konkuruojančios mirties rizikos (Hansen *ir kt.* 2011).

Kormoranai dažnai suvartoja didelius žuvų kiekius, tačiau daugeliu atvejų trūksta pakankamai pagrįstų duomenų, kad jų poveikis gali žymiau veikti žuvų populiacijas natūraliuose vandens telkiniuose (Engström 2001b, *Wires ir kt.* 2001, USFWS 2003, *Wires ir kt.* 2003, Heinrich 2008, Žydelis ir Kontautas 2008). Yra daug tyrimų, pademonstravusių, kad plėšrūnų ar kitų poveikių sukeltas mirtingumas iki tam tikro lygio gali būti kompensuojamas, kompensaciniai mechanizmai gali būti svarbus veiksnys ir kormoranų veikiamų žuvų populiacijų reguliavimui. Silkinės perpelės, vieno iš svarbiausių ausuotųjų kormoranų maisto objekto, poveikio populiacijoms tyrimas parodė, kad 70 % kormoranų sukkelto mirtingumo buvo kompensuojama (Dalton *ir kt.* 2009). Rudstam *ir kt.* (2004) padidėjusį ešeržuvių mirtingumą ir poveikį jų gausumui aiškino tuo, kad kormoranai mito didesnėmis žuvimis, kurioms kompensacinis atsakas yra silpnesnis. Žuvų rūšims bendrijose būdinga sudėtinga tarpusavio sąveika, o kormoranų poveikis žuvų populiacijoms gali būti ir netiesioginis, veikiant tarpusavio (konkurencinius, aukos ir plėšrūno) santykius.

Eutrofikacija yra kitas svarbus antropogeninis veiksnys, veikiantis tiek žuvų biomasę, tiek bendrijos struktūrą (De Nie 1995, Engström 2001a, Lappalainen 2002, Carpentier *ir kt.* 2003). Nuo praeito amžiaus paskutiniojo dešimtmečio vidurio Kuršių mariose stebimas azoto ir fosforo kiekio mažėjimas (Aplinkos ministerijos Jūrinių tyrimų centras 2007). Mažėjanti eutrofikacija yra laikoma vienu iš veiksnių, galėjusių lemti Kuršių marių žuvų biomasės mažėjimą (Ådjers *ir kt.* 2006). Žymesnis žuvų biomasės mažėjimas buvo stebimas monitoringo Drevernos akvatorijoje (5 pav.). Ši akvatorija yra arčiau Juodkrantės kormoranų kolonijos, taip pat yra arčiau jūros. Erdvinio kormoranų poveikio žuvų populiacijoms tyrimas nerodė neigiamo poveikio gausumui ir biomasei priklausomai nuo atstumo. Tokį žuvų biomasės mažėjimą galima aiškinti didėjančios druskėto šaltesnio jūrinio vandens prietakos poveikiu. Vandens druskingumas Kuršių mariose mažėja tiesiškai tolstant nuo jūros (Dailidienė ir Davulienė 2007). Nuo 1981 m. druskingumas

ties Juodkrante padidėjo 31 % (Aplinkos ministerijos Jūrinių tyrimų centras 2007).

Kormoranų poveikis žuvims nevienodas. Skiriasi žuvų gyvenimo strategija, poveikio intensyvumas (suvartojamos biomasės dalis), veikiamos amžinės grupės ir rūšies selektyvumas. Kuojos, svarbiausios kormoranų racione žuvies, vidutinė biomasė monitoringo laimikiuose 1993–2010 m. beveik nekito. Kuojos yra antra po karšio pagal biomasę žuvų rūšis Kuršių mariose, jų biomasė Lietuvos akvatorijoje 2008–2010 m. vidutiniškai siekė 2964 t (Repečka 2009, 2010). Kormoranai kuojų vidutiniškai suvartojo 270,7 t, 9,1 % visos kuojų biomasės. Ešerių vidutinė biomasė monitoringo laimikiuose nežymiai mažėjo. Kormoranų suvartota visos biomasės dalis buvo kiek didesnė nei kuojų ir siekė 11,8 % (vidutinė biomasė ir suvartojimas atitinkamai buvo 982 ir 117,8 t). Lėčiau augančios kuojos kormoranų racione buvo vidutiniškai didesnės ir vyresnės nei ešeriai. Kormoranai maitinasi daugiausia 2–5 m. amžiaus, 12 ± 5 cm ilgio kuojomis ir 1–3 m. amžiaus bei $8,6 \pm 3,8$ cm ilgio ešeriais (11, 12 pav.). Verslinės žvejojamos 40–45 mm tinklais Kuršių mariose analizė parodė, kad ešerių išteklių eksploatavimas viršija optimalų lygį (Jakubavičiūtė ir kt. 2011). Pūgžlys, skirtingai nuo kuojos ir ešerio, nėra tikslinės verslinės žvejojamos Kuršių mariose objektas, nors nedideli versliniai jų laimikiai yra registruojami. Vidutinė jų biomasė moksliniuose laimikiuose per monitoringo laikotarpį beveik nepakito, nors kormoranai suvartojo didžiausią, palyginti su kitomis žuvimis, biomasės dalį (9 lent.). Pūgžlys yra trumpaamžė žuvis, subręstanti antrais – trečiais gyvenimo metais (Popova ir kt. 1998). Tai nedidelė žuvis, paprastai užauganti iki 20 cm ilgio, ir kormoranai, skirtingai nuo kuojos bei ešerio, veikia visas pūgžlių amžiaus grupes. Trumpas jų gyvenimo ciklas leidžia greičiau papildyti išteklius. Be to, skirtingai nuo kuojos ir ešerio, kormoranų mityba buvo neigiamai selektyvi pūgžlių atžvilgiu (5 lent.). Pūgžlių gausumui įtakos gali turėti ir plėšrių žuvų išteklių pergaudymas. Galimą pūgžlių populiacijos atsparumą kormoranu poveikiui rodo jų gausumo didėjimas ties Hiiumaa sala (Estija). Tuo pačiu metu, didėjant kormoranų populiacijai, buvo stebimas žymus ešerių ir kuojų išteklių

mažėjimas (Vetemaa *ir kt.* 2010). Kuršių marių žuvų bendrijai būdinga didelė rūšinė įvairovė (Repečka 2003a). Tokios bendrijos pasižymi didesniu stabilumu palyginus su tomis, kuriose rūšinė įvairovė yra nedidelė, taip pat ir didesniu atsparumu plėšrūnų, tokių kaip nespecializuoti oportunistai kormoranai, poveikiui (McCann 2000).

Kuojos yra viena svarbiausių verslinių žuvų Kuršių mariose, pagal verslinių laimikių dydį jas lenkia tik karšis. Bendri jų laimikiai Kuršių mariose didėjo iki 2004 m. (1013 t), vėliau sumažėję stabilizavosi ir svyravo apie 750 t. Lietuvai priklausančioje Kuršių marių dalyje verslinių laimikių tendencijos buvo panašios. Ešerių, kitos svarbios Kuršių mariose verslinės žuvies, bendri laimikiai buvo stabilesni, nuo 2006 m. stebimas žymus didėjimas (daugiausia dėl didesnių laimikių Rusijai priklausančioje pietinėje marių dalyje). Tiek kuojų, tiek ešerių verslinių laimikių sumažėjimas Lietuvai priklausančioje akvatorijoje 2009–2010 m., matyt, yra susiję su žymiu žvejybos intensyvumo sumažinimu, tačiau 2011 m. buvo stebimas laimikių augimas, o ešerių laimikiai buvo didžiausi per visą laikotarpį (36 pav.). Tais pačiais metais žymiai didesni buvo ir visų žuvų laimikiai, siekę 1138 t ir priartėję prie ilgamečio vidurkio. Verslinių laimikių dinamika ir monitoringo duomenys skyrėsi, tačiau reikia atsižvelgti į galimus statistikos netikslumus. Vis dėlto, akivaizdus tiek svarbiausių kormoranų raciono žuvų, tiek bendrų laimikių didėjimas leidžia teigti, kad verslinė žvejyba Kuršių mariose daro didelį poveikį žuvų ištekliams. Nuo 2009 m. maždaug ketvirtadaliu sumažinus verslinės žvejybos intensyvumą, jau 2011 metais buvo stebimas žymus laimikių didėjimas. Tam galėjo daryti poveikį ir kormoranų mitybos pokytis, jų racione svarbią vietą užėmus juodažiočiams grundalams.

2000–2008 m. laikotarpiu buvo stebimas bendro žuvų gausumo ir biomasės mažėjimas Kuršių marių monitoringo laimikiuose (30 pav.), žymesnis Drevernos akvatorijoje (32 pav.). Šiuos pokyčius labiausiai lėmė kuojų biomasės bei pūgžlių gausumo kitimas (33 pav.). 2000–2008 m. žuvų biomasės mažėjimas sutapo su eksponentinio Juodkrantės kolonijos augimo ir stabilizavimosi periodu, kai perinčių kormoranų skaičius padidėjo apie 2000 ir

vėliau svyravo apie 3000, tačiau tai nedarė įtakos žuvų bendrijos pokyčiams per visą tyrimo laikotarpį. Kuršių marių žuvų bendrijai apskritai būdingi dideli svyravimai, kuriuos galima sieti su ilgamečiais žuvų populiacijų gausumo svyravimo ciklais (šiuos dar sudėtingesniais daro tarprūšiniai santykiai). Pvz., 1999 m. gausūs buvo ešeriai ir ypač pūgžliai, 2009 m. – kuojos. Pastarąjį kuojų biomasės didėjimą monitoringo laimikiuose negalima sieti su tuo pačiu metu (nuo 2009 m.) sumažėjusiu verslinės žvejybos intensyvumu, nes monitoringe naudojamais tinklais (17, 21.5, 25, 30 mm) gaudomos mažesnės žuvys nei versliniais. Padidėjęs žuvų išteklių pasipildymas dėl sumažėjusio verslinio poveikio monitoringo laimikiuose gali pasireikšti tik po kelių metų. Tikėtina, kad nuo 2009 m. didėjanti biomasė ir gausumas monitoringo laimikiuose yra didele dalimi susiję su natūraliais žuvų gausumo ciklais. Kuoja, kurios ypač didelis gausumas ir nulėmė didelę biomasę monitoringo laimikiuose 2009 m., yra svarbus tiek kormoranų mitybos, tiek verslo objektas. Taip pat reikia pastebėti, kad 2009-2010 m. žymiai sumažėję kuojų dalis kormoranų racione ir siekė 24,2 %, tuo tarpu 2005-2008 m. sudarė vidutiniškai 43 % pagal masę (19 pav.). Tuo pačiu laikotarpiu monitoringo laimikiuose kuojų nemažėjo, o 2009 m. jų biomasė buvo ypač didelė (33 pav.). Šis kormoranų raciono sudėties pokytis sutapo su juodažiočių grundalų gausėjimu (37 pav.). Ešerio, kitos svarbios kormoranams ir verslui žuvies, po 2009 m. registruojami didžiausi versliniai laimikiai Kuršių mariose per pastaruosius porą dešimtmečių. Be abejo, žvejybos intensyvumo sumažėjimas turėtų ateityje paveikti žuvų išteklius ir, galbūt, „maskuoti“ galimą kormoranų poveikį. 1999–2008 m. stebėtas bendro žuvų gausumo ir biomasės mažėjimas sutapo su kormoranų kolonijos augimo laikotarpiu (2 pav.), tačiau viso laikotarpio žuvų bendrijos pokyčiams žymesnės įtakos nedarė. Taip pat reikia pastebėti, kad nuo 2009 m. tiek bendra, tiek svarbiausių kormoranų mitybos žuvų biomasė ir gausumas monitoringo laimikiuose didėja. Kuršių marių žuvų bendriją veikia tiek kormoranai, misdami jaunomis žuvimis, tiek verslinė žvejyba, gaudant subrendusias žuvis. Siekiant nustatyti, ar kormoranų poveikis neviršijo

kompensacinio mirtingumo lygio, reikia įvertinti svarbiausių raciono žuvų mirtingumo pokytį labiausiai kormoranų veikiamose amžinėse grupėse.

Dar vienas kormoranų poveikio aspektas – mityba saugomomis žuvų rūšimis. Kormoranai didžiaja dalimi yra plėšrūnai oportunistai, todėl paprastai retų žuvų rūšys sudaro nedidelę jų raciono dalį. Tačiau atskirais atvejais, pavyzdžiui, nedideliuose vandens telkiniuose ar žuvų sankauptų vietose (pvz., nerštavietėse) galimas žymesnis poveikis. Upių aukštupiuose, pasižyminčiuose nedideliu žuvų gausumu, žiemojantys kormoranai gali išgaudyti nemažą kiršlių (*Thymallus thymallus*) populiacijos dalį (Staub *ir kt.* 1998). Jungtinėje Karalystėje saugomų sykų gausumo mažėjimas siejamas su kormoranų populiacijos gausėjimu (Winfield *ir kt.* 2003). Iš Lietuvos Baltijos jūros priekrantėje ir Kuršių mariose, Juodkrantės kolonijos kormoranų mitybos teritorijose, aptinkamų saugomų Bendrijos svarbos žuvų rūšių, įtrauktų į Buveinių direktyvos II priedą, 3 buvo identifikuotos kormoranų atrajose – perpelė (*Alosa fallax*), salatis (*Aspius aspius*) ir ožka (*Pelecus cultratus*). Šios žuvis sudarė labai nedidelę raciono dalį, iš daugiau nei 28000 identifikuotų atrajose žuvų individų, salačiai buvo aptikti keturi, perpelių ir ožkų - po aštuonias, suvartota jų biomasė sudarė 1,3 % raciono.

5.5. Invazinis juodažiotis grundalas didžiųjų kormoranų mityboje

Invazinis juodažiotis grundalas nuo 2007 m., kai buvo pirmą kartą identifikuotas kormoranų atrajose, tik per keletą metų tapo viena svarbiausių žuvų kormoranų racione (37 pav.). Juodažiočiai grundalai, kilę iš Ponto-Kaspijos regiono, pastaruosius porą dešimtmečių sparčiai plinta Šiaurės Amerikos Didžiuosiuose ežeruose ir Europoje Baltijos jūros regione (Corkum *ir kt.* 2004). Tuose pačiuose regionuose aktuali yra ir kormoranų problema. Šios nedidelės, siekiančios iki 25 cm ilgio, lėtai judančios dugninės žuvis yra lengvai pagaunamas laimikis ir neretai tampa vienu svarbiausių kormoranų maisto objektų. Ontarijo ežere (Š. Amerika) per 8 metus (1999–2007) invazinių žuvų (silkinės perpelės ir juodažiočio grundalo) dalis ausuotojo

kormorano mityboje išaugo nuo 27,1 iki 87 % (Johnson *ir kt.* 2000, Johnson ir McCullough 2008). Panaši situacija stebima ir Erio ežere, kur per 10 metų po juodažiočio grundalo pirmo pastebėjimo 1996 m. jis tapo svarbia kormoranų mitybos dalimi (Bur *ir kt.* 2007). Gdansko įlankoje mintančių kormoranų racione juodažiočiai grundalai sudarė apie 70 % biomasės (dauginimosi periodu daugiau nei 90 %) (Bzoma ir Meissner 2005).

Lietuvoje juodažiotis grundalas pirmą kartą aptiktas Baltijos jūroje ties Klaipėda 2002 m. (Bacevičius 2003, Zolubas 2003), vėliau ypač sparčiai plito šiaurės kryptimi ir pastaraisiais metais vietomis sudaro vyraujančią žuvų bendrijos dalį (D. Daunys 2011, *asm. pr.*, R. Repečka 2011, *asm. pr.*). Lėčiau plitimas vyko Lietuvai priklausančioje Baltijos jūros pietinėje priekrantėje ir Kuršių mariose, kur pastaraisiais metais jau aptinkami Rusijai priklausančioje marių dalyje (T. Golubkova 2011, *asm. pr.*). Su juodažiočių grundalų plitimu galima sieti Juodkrantės kolonijoje perinčių kormoranų mitybos žymius pokyčius. Didžioji dalis kormoranų atrajose identifikuotų grundalų buvo pagauti Baltijos jūroje, o jūros, kaip mitybos telkinio, svarba išaugo beveik du kartus, t.y. maždaug tiek, kiek padidėjo grundalų dalis racione. Tuo pačiu laikotarpiu padidėjo kormoranų mitybos jūroje efektyvumas. Atrajų, kuriose buvo aptiktos jūrinių žuvų liekanos, pasitaikymo dažnis kito nežymiai – 2005–2007 m. jų buvo 20,6 %, 2008–2010 m. – 19,5 %, tuo tarpu jūrinių žuvų dalis kormoranų racione padidėjo beveik du kartus ir atitinkamai siekė 6,9 ir 12 %. Toks mitybos jūroje efektyvumo didėjimas sietinas su juodažiočių grundalų plitimu akvatorijose nuo Klaipėdos link Juodkrantės kolonijos ir rodo, kad grundalas yra labai patrauklus kormoranų maisto objektas. Juodažiočiams grundalams būdinga agresyvi elgsena ir efektyvi dauginimosi strategija (porcijinis nerštas, ikrų saugojimas), dėl to greitai pasiekiamas didelis populiacijos tankis (MacInnis ir Corkum 2000), rūšis tampa ekosistemų mitybinės grandinės svarbia dalimi, konkuruojančia su vietinėmis žuvimis dėl maisto ir buveinių, bei galinčia pakeisti ekosistemos dinaminę pusiausvyrą (Jude *ir kt.* 1995; Corcum *ir kt.* 2004, Almqvist *ir kt.* 2010). Kormoranai geba greitai prisitaikyti prie kintančių aplinkos sąlygų ir efektyviai išnaudoti žuvų

bendrijų pokyčius. Invazinių žuvų įsivyravimas kormoranų racione gali keisti kormoranų vaidmenį ekosistemose. Nėra duomenų, ar kormoranai daro žymesnį poveikį juodažiočių grundalų populiacijoms, nors gali suvartoti žymius jų biomasės kiekius. Šiame tyrime buvo nustatyta, kad juodažiotis grundalas tapo labai svarbiu kormorano maisto objektu. Žymus jų biomasės suvartojimas (apie 70 t 2010 m.) rodo, kad kormoranai kaip plėšrūnai potencialiai gali daryti poveikį grundalų populiacijoms. Reikia pažymėti, kad invazinės rūšys daro labai svarbų poveikį ekosistemoms, o gausūs jais mintantys plėšrūnai gali mažinti tą poveikį. Racione padidėjus invazinių rūšių proporcijai, atitinkamai susilpnėja poveikis vietinėms rūšims. 2009-2010 m., didėjant juodažiočių grundalų svarbai kormoranų racione, buvo stebimas žymus kuojų dalies sumažėjimas (19 pav.). Iš kitos pusės, gausios invazinių žuvų populiacijos gali palankiai veikti kormoranų populiacijas. Gdansko įlankoje žiemojančių kormoranų skaičiaus didėjimas yra siejamas su dideliu juodažiočių grundalų gausumu (Bzoma ir Meissner 2005). Šiaurės Amerikos Didžiuosiuose ežeruose invazinės silkinės perpelės populiacijos gausumo svyravimai įtakoja ausuotųjų kormoranų kolonijų produktyvumą (USFWS 2003). Tačiau tiek didelis kormoranų kolonijos produktyvumas, tiek ichtiologiniai tyrimai Kuršių mariose nerodo, kad maisto išteklių gali būti kormoranų skaičių ribojantis veiksnys Juodkrantės kolonijoje.

6. Išvados

1. Juodkrantės kolonijoje perinčių didžiųjų kormoranų racionui būdinga didelė rūšinė įvairovė. Buvo identifikuotos 34 žuvų rūšys ir du iki rūšies neidentifikuoti taksonai. Svarbiausios racione pagal masę buvo 3 rūšių žuvys – kuoja (37 %), pūgžlys (17,2 %) ir ešerys (16,2 %), jų bendra dalis buvo 70,3 %.
2. Kormoranų raciono sudėtis skyrėsi tiek lyginant skirtingus metus, tiek pavasario ir vasaros sezonus. Svarbiausių raciono žuvų dalis lyginant skirtingus metus skyrėsi 2–3 kartus, tyrimo laikotarpiu didėjo jūrinių žuvų ir juodažiočių grundalų dalis. Pavasarį svarbesnės racione buvo stintos ir pūgžliai, vasarą didėjo ešerių, kuojų ir sterkių dalis.
3. Svarbiausia Juodkrantės kolonijoje perinčių kormoranų mitybos akvatorija buvo Kuršių marios. Jose pagautos žuvys sudarė 90,6 % raciono sudėties pagal masę.
4. Atrajų analizės yra tinkamas metodas kiekybiniam raciono sudėties tyrimui. Stabiliųjų izotopų sudėties maišymo modeliu nustatyta kormoranų raciono kiekybinė sudėtis patvirtino atrajų analizės rezultatus, to paties laikotarpio jūrinių žuvų dalis mityboje atitinkamai buvo $16,5 \pm 4,4$ % ir 17,7 %.
5. Kormoranų mityba buvo selektyvi tiek pagal žuvų dydžį, tiek pagal rūšį. Racione vyravo smulkios žuvys, 77,9 % jų buvo mažesnės nei 12,5 cm ilgio. Vidutinis atrajose identifikuotų žuvų ilgis (TL) buvo $9,4 \pm 4,2$ cm, vidutinė masė $15,4 \pm 31,9$ g. Ešeriai, kuojos ir sterki ai atrajose buvo aptinkami dažniau nei Kuršių mariose, Jacobs selektyvumo indeksas atitinkamai buvo 0,2, 0,4 ir 0,6. Plakiams ir pūgžliams nustatytas neigiamas selektyvumo indeksas, atitinkamai –0,3 ir –0,4.
6. Kormoranų racione vyravo verslinės žuvų rūšys. Jos sudarė 76,9 % visos suvartotų žuvų biomasės, 26,4 % žuvų buvo verslinio dydžio, daugiausia kuojos (18,8 %). Kormoranai ir verslinė žvejyba Kuršių mariose (40–45 mm tinklais) eksploatuoja skirtingo dydžio žuvis,

tiesioginė konkurencija yra nežymi. Bendra Juodkrantės kolonijoje perinčių kormoranų suvartotų žuvų biomasė per metus (2005–2010) siekė $729,2 \pm 86,1$ t, iš jų $653,3 \pm 59,4$ t ($14,5 \pm 1,4$ kg/ha) Kuršių mariose.

7. Erdvinis žuvų gausumo tyrimas Kuršių mariose nepatvirtino prielaidos, kad dėl kormoranų poveikio arti kolonijos esančiose akvatorijose gali sumažėti žuvų gausumas.
8. 1993–2011 m. Kuršių marių žuvų bendrijos monitoringo duomenų analizės rezultatai neparodė žuvų biomasės pokyčio. Per šį laikotarpį, apimančią Juodkrantės kolonijos kormoranų nedidelio gausumo, eksponentinio augimo ir stabilaus didelio gausumo periodus, statistiškai patikimai nekito nei bendra, nei svarbiausių kormorano raciono Kuršių marių žuvų rūšių biomasė.
9. Didieji kormoranai efektyviai prisitaiko prie kintančių maisto išteklių. 2007 m. pirmą kartą kormoranų atrajose aptiktas invazinis juodažiotis grundalas, per sekančius trejus metus tapo viena svarbiausių žuvų rūšių racione ir 2010 m. sudarė 8,7 % pagal masę. 80,6 % pagal masę kormoranų atrajose identifikuotų juodažiočių grundalų buvo sugauti Baltijos jūroje, todėl, jiems gausėjant, didėjo mitybos Baltijos jūroje svarba: nuo 7,5 % 2005–2008 m. iki 13,3 % 2009–2010 m. Grundalų svarbos racione didėjimas keičia kormoranų vaidmenį ekosistemoje.

7. Literatūros sąrašas

1. Abrantes, K. G., Semmens, J. M., Lyle, J. M. and Nichols, P. D. 2012. Normalisation models for accounting for fat content in stable isotope measurements in salmonid muscle tissue. *Marine Biology* 159: 57-64.
2. Adamek, Z., Kortan, J. and Flajškans, M. 2007. Computer-assisted image analysis in the evaluation of fish wounding by cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis* (L.)) attacks. *Aquaculture International* 15: 211–216.
3. Adams, C. E., Brown, D. W. and Keay, L. 1994. Elevated predation risk associated with inshore migrations of fish in a large lake, Loch Lomond, Scotland. *Hydrobiologia* 290: 135–138.
4. Ådjers, K., Appelberg, M., Eschbaum, R., Lappalainen, A., Minde, A., Repečka, R. and Thoresson, G. 2006. Trends in coastal fish stocks of the Baltic Sea. *Boreal Environment Research* 11: 13-25.
5. Allen, M. S., Miranda, L. E. and Brock, R. E. 1998. Implications of compensatory and additive mortality to the management of selected sportfish populations. *Lakes & Reservoirs: Research and Management* 3: 67-79.
6. Allouche, S. and Gaudin, P. 2001. Effects of avian predation threat, water flow and cover on growth and habitat use by chub, *Leuciscus cephalus*, in an experimental stream. *Oikos* 94: 481–492.
7. Almqvist, G., Strandmark, A. K., and Appelberg, M. 2010. Has the invasive round goby caused new links in Baltic food webs? *Environmental Biology of Fishes* 89: 79-93.
8. Andersen, S. M., Teilmann, J., Harders, P. B., Hansen, E. H. and Hjollund, D. 2007. Diet of harbour seals and great cormorants in Limfjord, Denmark: interspecific competition and interaction with fishery. *ICES Journal of Marine Science* 64: 1235–1245.
9. Anderson, J. T. 1988. A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *Journal of Northwest Atlantic Fisheries Science* 8: 55–66.

10. Anderson, O. R. J., Phillips, R. A., Shore, R. F., McGill, R. A., McDonald, R. A. and Bearhop, S. 2009. Diet, individual specialisation and breeding of brown skuas (*Catharacta antarctica lonnbergi*): an investigation using stable isotopes. *Polar Biology* 32: 27–33.
11. Aplinkos ministerijos Jūrinių tyrimų centras. 2007. Aktualiausių tarpinių ir pakrantės vandenų valdymo ir apsaugos problemų apžvalga. Tarpinių ir pakrantės vandenų būklė. Klaipėda, 36 p.
12. Aplinkos ministerijos Jūrinių tyrimų centras. 2009. 2008 metų valstybinio aplinkos monitoringo ataskaita.
13. Ashmole, N. P. 1963. The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* 103: 458–473.
14. Bacevičius, E. 2002. Retos jūrinės žuvys – ekologinis fenomenas Lietuvos priekrantėje. *Žuvininkystė Lietuvoje* 4: 109-132.
15. Bacevičius, E. 2003. Pastabos apie Baltijos jūros ir Kuršių marių naujakurį – grundalą rubuilį. *Žurnalas apie gamtą* 3: 38–40.
16. Bacevičius, E. 2009. The first record of the fourhorn sculpin (*Trigloporus quadricornis* Linnaeus, 1758): Actinopterygii: Scorpaeniformes: Cottidae) in the south-eastern part of the Baltic Sea (Lithuanian shallow waters). *Acta Zoologica Lithuanica* 19 (4): 263-268.
17. Bacevičius, E. ir Karalius, S. 2008. A common sole (*Solea solea* Linnaeus, 1758): Actinopterygii: Pleuronectiformes: Soleidae) caught in the coastal zone of Lithuania. *Acta Zoologica lituanica* 18 (3): 169-175.
18. Bagdonas, K., Nika, N., Bristow, G., Jankauskienė, R., Salytė, A. and Kontautas, A. 2011. First record of *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) from the southeastern Baltic Sea (Lithuania). *Journal of Applied Ichthyology* 27: 1390–1391.
19. Bailey, M. M., Horton, G. E., Letcher, B. H. and Kinnison, M. T. 2010. Seasonal Density Dependence in Atlantic Salmon over Varying Spatial Scales. *Transactions of the American Fisheries Society* 139(6): 1642-1656.

20. Barber, I. 2003. The role of parasites in fish–bird interactions: a behavioural ecological perspective. In Cowx, I.G. (ed.). *Interactions Between Fish and Birds: Implications for Management*: 221–243.
21. Barrett, R. T., Camphuysen, C. J., Anker–Nilssen, T., Chardine, J. W., Furness, R. W., Garthe, S., HuØppop, O., Leopold, M. F., Montevecchi, W. A. and Veit, R. R. 2007. Diet studies of seabirds: a review and recommendations. *ICES Journal of Marine Science* 64: 1675–1691.
22. Bearhop, S., Thompson, D. R., Waldron, S., Russell I. C., Alexander G., and Furness R. W. 1999. Stable isotopes indicate the extent of freshwater feeding by cormorants *Phalacrocorax carbo* shot at inland fisheries in England. *Journal of Applied Ecology* 36: 75–84.
23. Bearhop, S., Waldron, S., Votier, S. C. and Furness, R. W. 2002. Factors that influence assimilation rates and fractionation of nitrogen and carbon stable isotopes in avian blood and feathers. *Physiological and Biochemical Zoology* 75(5): 451–458.
24. Bearhop, S., Furness, R. W., Hilton, G. H. and Waldron, S. 2003. A forensic approach to understanding diet and habitat use from stable isotope analysis of (avian) claw material. *Functional Ecology* 17: 270–275.
25. Bearhop, S., Adams, C. E., Waldron, S., Fuller, R. A. and Macleod, H. 2004. Determining Trophic Niche Width: A Novel Approach Using Stable Isotope Analysis. *Journal of Animal Ecology* 73(5): 1007–1012.
26. Bearhop, S., Phillips, R. A., McGill, R., Cherel, Y., Dawson, D. A. and Croxall, J. P. 2006. Stable isotopes indicate sex-specific and long-term individual foraging specialisation in diving seabirds. *Marine Ecology Progress Series* 311: 157–164.
27. Becker, B. H. and Beissinger, S. R. 2006. Centennial decline in the trophic level of an endangered seabird after fisheries decline. *Conservation Biology* 20(2): 470–479.

28. Becker, B. H., Newman, S. H., Inglis, S. and Beissinger, S. R. 2007. Diet-feather stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) fractionation in Common Murres and other seabirds. *Condor* 109: 451–456.
29. Bell, S. 2004. Integrated management of European wetlands. Report to the European Commission (IMEW final report). Durham, 227 p.
30. Belyea, G. Y., Maruca, S. L., Diana, J. S., Schneeberger, P. J., Scott, S. J., Clark, Jr., R. D., Ludwig, J. P. and Summer, C. L. 1997. Impact of Double-Crested Cormorant Predation on the Yellow Perch Population in the Les Cheneaux Islands of Michigan. USDA National Wildlife Research Center Symposia. Symposium on Double-Crested Cormorants: Population Status and Management Issues in the Midwest. University of Nebraska, Lincoln: 47–59.
31. Bildsoe, M., Jensen, I. B. and Vestergaard, K. S. 1998. Foraging behaviour of cormorants *Phalacrocorax carbo* in pound nets in Denmark: the use of barrel nets to reduce predation. *Wildlife Biology* 4(3): 129–136.
32. Bird, M. I., Tait, E., Wurster, C. M. and Furness, R. W. 2008. Stable carbon and nitrogen isotope analysis of avian uric acid. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 22: 3393–3400.
33. Birt, V. L., Birt, T. P., Goulet, D., Cairns, D. K. and Montevecchi, W. A. 1987. Ashmole's halo: direct evidence for prey depletion by a seabird. *Marine Ecology Progress Series* 40: 205–208.
34. Blackwell, B. F. and Sinclair, J. A. 1995. Evidence of secondary consumption of fish by double-crested cormorants. *Marine Ecology Progress Series* 123: 1–4.
35. Blackwell, B. F., Krohn, W. B., Dube, N. R. and Godin, A. J. 1997. Spring Prey Use by Double-Crested Cormorants on the Penobscot River, Maine, USA. *Colonial Waterbirds* 20(1): 77–86.
36. Bond, A. L. and Jones, I. L. 2008. A practical introduction to stable-isotope analysis for seabird biologists: approaches, cautions, and caveats. *Marine Ornithology* 37:183–188.

37. Boström, M. K., Lunneryd, S.-G., Karlsson, K. and Ragnarsson, B. 2009. Cormorant impact on trout (*Salmo trutta*) and salmon (*Salmo salar*) migrating from the river Dalälven emerging in the Baltic Sea. *Fisheries Research* 98: 16–21.
38. Boyce, M. S., Sinclair, A. R. E. and White, G. C. 1999. Seasonal compensation of predation and harvesting. *Oikos* 87: 419–426.
39. Bregnballe, T. 1996. Development of the North and Central European breeding population of Cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis* 1960–1995 (in danish, with english summary). *Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift* 90: 15–20.
40. Bregnballe, T. 1999. Seasonal and geographical variation in net-entrapment of Danish Great Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift* 93: 247–254.
41. Bregnballe, T. and Gregersen, J. 2003. Breeding success of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* in the Vorsø colony: variation among colony sections. *Vogelwelt* 124, *Supplement*:115-122.
42. Bregnballe, T., Volponi, S., van Eerden, M. R., van Rijn, S. and Lorentsen, S.-H. 2011. Status of the breeding population of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo* in the Western Palearctic in 2006. In: Van Eerden, M. R., van Rijn, S. and Keller, V. (eds.). Proceedings of 7th International Conference on Cormorants, Villeneuve, Switzerland 23-26 November 2005, Wetlands International-IUCN Cormorant Research Group, Lelystad: 8-20.
43. Britton, J. R., Cowx, I. G., Harvey, J. P., Davies, J. M., Holden, T., Feltham, M. J. and Wilson, B. R. 2003. Key Factor Analysis to Assess Cormorant Depredation on Inland Fisheries in the UK. In: Cowx, I. G. (ed.). Interactions Between Fish and Birds: Implications for Management: 14–27.
44. Bubinas, A. ir Ložys, L. 2000. The nutrition of fish in the Curonian Lagoon and the coastal zone of the Baltic Sea. *Acta Zoologica Lituanica* 10(4): 56–67.

45. Bur, M. T., Edwards, W. H., Kocovsky P. M., Porta, M. J. and Stapanian, M. A. 2007. Prey fish consumption by Double-crested Cormorants in western Lake Erie near West Sister Island, Ohio. Report to Great Lakes Fishery Commission, Lake Erie Committee Meeting. 9 p.
46. Bzoma, S. 2004. Kormoran *Phalacrocorax carbo* (L.) w strukturze troficznej ekosystemu Zatoki Gdanskiej. Unpubl. PhD thesis.
47. Bzoma, S. and Meissner, W. 2005. Some results of long-term counts of waterbirds wintering in the western part of the Gulf of Gdansk (Poland) with special emphasis on the increase in the number of Cormorants *Phalacrocorax carbo*. *Acta Zoologica Lituanica* 15 (3): 105–108.
48. Bzoma, S., Goc, M., Brylski, T., Stempniewicz, L. and Iliszko, L. 2003. Seasonal changes and intra-colony differentiation in the exploitation of two feeding grounds by Great Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* breeding at Katy Rybackie (N Poland). *Vogelwelt* 124, *Supplement*: 175–181.
49. Cairns, D. K. 1992. Bridging the gap between ornithology and fisheries science: use of seabird data in stock assessment models. *The Condor* 94(4): 811–824.
50. Callaghan, D. A., Kirby, J. S., Bell, M. C. and Spray, C. J. 1998. Cormorant *Phalacrocorax carbo* occupancy and impact at stillwater game fisheries in England and Wales. *Bird Study* 45(1): 1–17.
51. Carpentier, A. and Marion, L. 2003. Monitoring the daily food intake of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo*: comparison between chick regurgitations and automatic weighing of nests. *Vogelwelt* 124, *Supplement*: 183–186.
52. Carpentier, A., Paillisson, J. M. and Marion, L. 2003. Assessing the interaction between cormorants and fisheries: the importance of fish community change. In Cowx, I. G. (ed.). *Interactions between fish and birds: implications for management*: 187–195.
53. Carpentier, A., Marion, L., Paillisson, J. M., Acou, A. and Feunteun, E. 2009. Effects of commercial fishing and predation by cormorants on the

- Anguilla anguilla* stock of a shallow eutrophic lake. *Journal of Fish Biology* 74(9): 2132–2138.
54. Carss, D. N. (ed.). 2003. Reducing the conflict between Cormorants and fisheries on a pan-European scale. REDCAFE. Vol.1. Final Report, 169 p.
 55. Carss, D. N. and Ekins, G. R. 2002. Further European integration: mixed sub-species colonies of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo* in Britain – colony establishment, diet, and implications for fisheries management. *Ardea* 90 (1): 23–41.
 56. Carss, D. N. and Marquiss, M. 1997. Diet of cormorants *Phalacrocorax carbo* in Scottish freshwaters in relation to feeding habitats and fisheries. *Ekologia Polska* 45(1): 207–222.
 57. Carss, D. N. and Marzano, M. (eds.) 2005. Reducing the conflict between Cormorants and fisheries on a pan-European scale. REDCAFE. Vol.2. Summary & National Overviews. 373 p.
 58. Carss, D. N., Bevan, R. M., Bonetti, A., Cherubini, G., Davies, J., Doherty, D., El Hilli, A., Feltham, M. J., Grade, N., Granadeiro, J. P., Gremillet, D., Gromadzka, J., Harari, Y. N. R. A., Holden, T., Keller, T., Lariccia, G., Mantovani, R., McCarthy, T. M., Mellin, M., Menke, T., Miowska-Ibron, I., Muller, W., Musil, P., Nazirides, T., Suter, W., Trautmannsdorff, J. F. G., Volponi, S. and Wilson, B. 1997. Techniques for assessing Cormorant diet and food intake: towards a consensus view. *Supplementi di ricerche biologia selvaggina*, XXVI: 197–230.
 59. Casaux, R. 2003. On the accuracy of the pellet analysis method to estimate the food intake in the Antarctic shag, *Phalacrocorax bransfieldensis*. *Folia Zoologica* 52(2): 167–176.
 60. Casaux, R., Favero, M., Barrera-Oro, E. R. and Silva, P. 1995. Feeding trial on an Imperial Cormorant *Phalacrocorax atriceps*: preliminary results of fish intake and otolith digestion. *Marine Ornithology* 23: 101–106.

61. Casaux, R., Barrera-Oro, E., Favero, M., and Silva, P. 1998. New correction factors for the quantification of fish represented in pellets of the Imperial Cormorant *Phalacrocorax atriceps*. *Marine Ornithology* 26: 35–39.
62. Casaux, R., Favero, M., Silva, P. and Baroni, A. 2001. Sex Differences in Diving Depths and Diet of Antarctic Shags at the South Shetland Islands. *Journal of Field Ornithology* 72(1): 22–29.
63. Chukalova, N. 2008. First record of *Paradilepis scolecina* (Cestoda: Dilepididae) and *Contracaecum rudolphii* (Nematoda: Anisakidae) in bream (*Abramis brama*) in the Curonian Lagoon of the Baltic Sea. *Parazitologiya* 42(6): 533–536. [Чукалова, Н.Н. 2008. Первый случай обнаружения личинок *Paradilepis scolecina* (Cestoda: Dilepididae) и *Contracaecum rudolphii* (Nematoda: Anisakidae) у леща (*Abramis brama* L.) Куршского залива Балтийского моря. *Паразитология* 42(6): 533-536].
64. Coleman, J. T. H. and Richmond, M. E. 2007. Daily foraging patterns of adult Double-crested Cormorants during breeding season. *Waterbirds* 30(2): 189–198.
65. Corkum, L. D., Sapota, M. R. and Skora, K. E. 2004. The round goby, *Neogobius melanostomus*, a fish invader on both sides of the Atlantic Ocean. *Biological Invasions* 6: 173-181.
66. Craven, S. R. and Lev, E. 1987. Double-Crested Cormorants in the Apostle Islands, Wisconsin, USA: Population Trends, Food Habits, and Fishery Depredations. *Colonial Waterbirds* 10(1): 64–71.
67. Čech, M., Čech, P., Kubečka, J., Prchalova, M. and Draštik, V. 2008. Size selectivity in summer and winter diets of Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo*): does it reflect season-dependent difference in foraging efficiency? *Waterbirds* 31(3): 438–447.
68. Dagys, M., Ložys, L. and Raudonikis, L. 2004. Didžiojo kormorano *Phalacrocorax carbo sinensis* populiacijos valdymo Lietuvoje tikslinė

- programa. Ataskaita. Vilniaus Universiteto Ekologijos institutas, Vilnius, 75 p.
69. Dagys, M., Ložys, L., Vaitkuvienė, D., Stanevičius, V., Vyšniauskas, V., Adomaitis, E., Pūtys, Ž. 2006. INTERCAFE: Biologinės įvairovės išsaugojimas – Tarpdisciplininė iniciatyva siekiant sumažinti kormoranų ir žuvininkystės konfliktus europiniu mastu. Projekto ataskaita. Vilniaus universiteto ekologijos institutas, Vilnius, 26 p.
 70. Dagys, M., Ložys, L., Vaitkuvienė, D., Vyšniauskas, V., Adomaitis, E., Pūtys, Ž. 2007. INTERCAFE: Biologinės įvairovės išsaugojimas – Tarpdisciplininė iniciatyva siekiant sumažinti kormoranų ir žuvininkystės konfliktus europiniu mastu. Projekto ataskaita. Vilniaus universiteto ekologijos institutas, Vilnius, 23 p.
 71. Dailidienė, I. and Davulienė, L. 2007. Long-term mean salinity in the Curonian Lagoon in 1993–2005. *Acta Zoologica Lituanica* 17 (2): 172–181.
 72. Dalton, C. M., Ellis, D. and Post, D. M. 2009. The impact of double-crested cormorant (*Phalacrocorax auritus*) predation on anadromous alewife (*Alosa pseudoharengus*) in south-central Connecticut, USA. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 66(2): 177–186.
 73. Davies, J. M., Holden, T., Feltham, M. J., Wilson, B. R., Cowx, I. G., Harvey, J. P. and Britton J. R. 2003. The relationship between cormorant and fish populations at two fisheries in England: an overview. In Cowx, I. G. (ed.). *Interactions Between Fish and Birds: Implications for Management*: 28–42.
 74. De Nie, H. 1995. Changes in the inland fish populations in Europe in relations to the increase of the Cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Ardea* 83(1): 115–122.
 75. Dekker, W. 2004. Slipping through our hands – Population dynamics of the European eel. PhD thesis, University of Amsterdam, 186 p.

76. Derby, C. E. and Lovvorn, J. R. 1997a. Predation on fish by cormorants and pelicans in a coldwater river: a field and modeling study. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 54: 1480–1493.
77. Derby, C. E. and Lovvorn, J. R. 1997b. Comparison of pellets versus collected birds for sampling diets of double-crested cormorants. *The Condor* 99: 549–553.
78. Diamond, M., Aprahamian, M. W. and North, R. 2003. A theoretical assessment of cormorant impact on fish stocks in Great Britain. In Cowx, I.G. (ed.). *Interactions Between Fish and Birds: Implications for Management*: 43–50.
79. Diana, J. S., Maruca, S. and Low, B. 2006. Do increasing cormorant populations threaten sportfishes in the Great Lakes? A case study in Lake Huron. *Journal of Great Lakes Research* 32(2): 306–320.
80. Dirksen, S., Boudewijn, T. J., Noordhuis, R. and Marteiijn, E. C. L. 1995. Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* in shallow eutrophic freshwater lakes: prey choice and fish consumption in the non-breeding period and effects of large-scale fish removal. *Ardea* 83(1): 167–184.
81. Dobrowolski K. A. and Dejrowski R. 1997. Conflict between fishermen and cormorants *Phalacrocorax carbo* in Poland. *Ekologia Polska* 45(1): 279–283.
82. Duffy, D. C. 1995. Why Is the Double-Crested Cormorant a Problem? Insights from Cormorant Ecology and Human Sociology. *Colonial Waterbirds* 18: 25–32.
83. Duffy, D. C. and Jackson, S. 1986. Diet studies of seabirds: a review of methods. *Colonial Waterbirds* 9: 1–17.
84. Duffy, D. C. and Laurenson, L. J. B. 1983. Pellets of Cape Cormorants as indicator of diet. *Condor*. 85: 305–307.
85. Engström, H. 2001a. Effects of Great Cormorants predation on fish populations and fishery. Acta Universitatis Upsaliensis. *Comprehensive summaries of Upsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology* 670. Uppsala, 37 p.

86. Engström, H. 2001b. Long time effects of cormorant predation on fish communities and fishery in a freshwater lake. *Ecography* 24: 127–138.
87. Engström, H. and Jonsson, L. 2003. Great Cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis* diet in relation to fish community structure in a freshwater lake. *Vogelwelt* 124, *Supplement*: 187–196.
88. Enstipp, M. R., Gremillet, D. and Jones, D. R. 2006. The effects of depth, temperature and food ingestion on the foraging energetics of a diving endotherm, the double-crested cormorant (*Phalacrocorax auritus*). *The Journal of Experimental Biology* 209: 845–859.
89. Enstipp, M. R., Gremillet, D. and Jones, D. R. 2007a. Heat increment of feeding in double-crested cormorants (*Phalacrocorax auritus*) and its potential for thermal substitution. *The Journal of Experimental Biology* 211: 49–57.
90. Enstipp, M. R., Gremillet, D. and Jones, D. R. 2007b. Investigating the functional link between prey abundance and seabird predatory performance. *Marine Ecology Progress Series* 331: 267–279.
91. Enstipp, M. R., Jones, D. R., Lorentsen, S. -H. and Gremillet, D. 2007c. Energetic costs of diving and prey-capture capabilities in cormorants and shags (Phalacrocoracidae) underline their unique adaptation to the aquatic environment. *Journal of Ornithology* 148(2): 593–600.
92. Eschbaum, R., Veber, T., Vetemaa, M. and Saat, T. 2003. Do Cormorants and Fishermen Compete for Fish Resources in the Väinameri (Eastern Baltic) Area? In: Cowx, I.G. (ed.). *Interactions between fish and birds: implications for management*: 72–83.
93. Forero, M. G. and Hobson, K. A. 2003. Using stable isotopes of nitrogen and carbon to study seabird ecology: applications in the Mediterranean seabird community. *Scientia Marina* 67: 23–32.
94. Frederiksen, M. and Bregnballe, T. 2000. Diagnosing a decline in return rate of 1-year-old cormorants: mortality, emigration or delayed return? *Journal of Animal Ecology* 69(5): 753–761.

95. Fry, B. 2002. Conservative Mixing of Stable Isotopes Across Estuarine Salinity Gradients: A Conceptual Framework for Monitoring Watershed Influences on Downstream Fisheries Production. *Estuaries* 25(2): 264–271.
96. Gaigalas, K. 2001. Kuršių marių baseino žuvys ir žvejyba. Klaipėda, Eglė: 372 p.
97. Gaston, A. J., Ydenberg, R. and Smith, G. E. J. 2007. Ashmole's halo and population regulation in seabirds. *Marine Ornithology* 35: 119–126.
98. Glahn, J.F., Harrel, J. B. and Vyles, C. 1998. The Diet of Wintering Double-Crested Cormorants Feeding at Lakes in the Southeastern United States. *Colonial Waterbirds* 21(3). 431–437.
99. Goostrey, A., Carss, D. N., Noble, L. R and Piertney, S. B. 1998. Population introgression and differentiation in the great cormorant *Phalacrocorax carbo* in Europe. *Molecular Ecology* 7: 329–338.
100. Granadeiro, J. P. and Silva, M. A. 2000. The use of otoliths and vertebrae in the identification and size-estimation of fish in predator-prey studies. *Cybium* 24(4): 383-393.
101. Gražulevičius, G. ir Elertas, D. 2005. Didysis kormoranas Kuršių nerijoje. *Žurnalas apie gamtą* 5(11): 8–10.
102. Green, K., Williams, R., Woehler, E. J., Burton, H. R., Gales, N. J. and Jones, R. T. 1990. Diet of the Heard Island cormorant *Phalacrocorax atriceps nivalis*. *Antarctic Science* 2(2): 139–141.
103. Gremillet, D. 1997. Catch per unite of effort, foraging efficiency, and parental investment in breeding great cormorants (*Phalacrocorax carbo carbo*). *ICES Journal of Marine Science* 54: 635–644.
104. Gremillet, D. and Wilson, R. P. 1999. A life in the fast lane: energetics and foraging strategies of the great cormorant. *Behavioral Ecology* 10(5): 516–524.
105. Gremillet, D., Schmid, D. and Culik, B. 1995. Energy requirements of breeding great cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Marine Ecology – Progress Series* 121: 1–9.

106. Gremillet, D., Argentin, G., Schulte, B. and Culik, B. M. 1998a. Flexible foraging techniques in breeding Cormorants *Phalacrocorax carbo* and Shags *Phalacrocorax aristotelis*: benthic or pelagic feeding? *Ibis* 140: 113–119.
107. Gremillet, D., Tuschy, I. and Kierspel, M. 1998b. Body temperature and insulation in diving Great Cormorants and European Shags. *Functional Ecology* 12: 386–394.
108. Gremillet, D., Wilson, R. P., Gary, Y. and Storch, S. 1999a. Three-dimensional space utilization by a marine predator. *Marine Ecology Progress Series* 183: 263–273.
109. Gremillet, D., Wilson, R. P., Wanless, S. and Peters, G. 1999b. A tropical bird in the Arctic (the cormorant paradox). *Marine Ecology – Progress Series* 188: 305–309.
110. Gremillet, D., Storch, S. and Peters, G. 2000. Determining food requirements in marine top-predators: a comparison of three independent methods in Great Cormorants *Phalacrocorax carbo*. *Canadian Journal of Zoology* 78: 1567– 1579.
111. Gremillet, D., Wanless, S., Carss, D. N., Linton, D., Harris, M. P., Speakman, J. R. and Le Maho, Y. 2001. Foraging energetics of arctic cormorants and the evolution of diving birds. *Ecology Letters* 4: 180–184.
112. Gremillet, D., Wright, G., Lauder, A., Carss, D. N. and Wanless, S. 2003. Modelling the daily food requirements of wintering great cormorants: a bioenergetics tool for wildlife management. *Journal of Applied Ecology* 40: 266–277.
113. Gremillet, D., Kuntz, G., Delbart, F., Mellet, M., Kato, A., Robin, J.-P., Chailon, P.-E., Gendner, J.-P., Lorentsen, S.-H. and Le Maho, Y. 2004. Linking the foraging performance of marine predator to local prey abundance. *Functional Ecology* 18: 793–801.
114. Gremillet, D., Chauvin, C., Wilson, R. P., Le Maho, Y. and Wanless, S. 2005a. Unusual feather structure allows partial plumage wettability in

- diving great cormorants *Phalacrocorax carbo*. *Journal of Avian Biology* 36: 57–63.
115. Gremillet, D., Kuntz, G., Gilbert, C., Woakes, A. J., Butler, P. J. and le Maho, Y. 2005b. Cormorant dive through the Polar Night. *Biology Letters*: 1–3.
116. Gremillet, D., Enstipp, M. R., Boudiffa, M. and Liu, H. 2006. Do cormorants injure fish without eating them? An underwater video study. *Marine Biology* 148: 1081–1087.
117. Grubel, C. and Waldman J. R. 2009. Feeding habits and the effects of prey morphology on pellet production in Double-crested Cormorants, *Phalacrocorax auritus*. In S.H. Fernald, D. Yozzo and H. Andreyko (eds.). Final Reports of the Tibor T. Polgar Fellowship Program: 1–28.
118. Gwiazda R. and Amirowicz A. 2010. Towards the optimal foraging strategy: is seasonal shift in the diet of Cormorants *Phalacrocorax carbo* (L.) in a dam reservoir the effect of water temperature or size pattern in fish assemblages? *Polish Journal of Ecology* 58(4): 783–792.
119. Gurskas, A. 2010. Lietuvos moliuskų katalogas. *Kauno Tado Ivanausko zoologijos muziejus* 4: 55 p.
120. Hansen, M. J., Fayram, A. H. and Newman, S. P. 2011. Natural Mortality in Relation to Age and Fishing Mortality on Walleyes in Escanaba Lake, Wisconsin, during 1956–2009. *North American Journal of Fisheries Management* 31(3): 506-514.
121. Härkönen, T. 1986. Guide to the otoliths of the bony fishes of the northeast Atlantic. Danbiu ApS, Hellerup: 256 p.
122. Harris, C. M., Calladine, J. R., Wernham, C. V. and Park, K. J. 2008. Impacts of piscivorous birds on salmonid populations and game fisheries in Scotland: a review. *Wildlife Biology* 14: 395–411.
123. Harris, M. P and Wanless, S. 1993. The diet of shags *Phalacrocorax aristotelis* during the chick-rearing period assessed by three methods. *Bird study* 40: 135–139.

124. Hebert, C. E., Bur, M., Sherman, D. and Shutt, J. L. 2008. Sulfur isotopes link overwinter habitat use and breeding condition in Double-crested Cormorants. *Ecological Applications* 18(3): 561–567.
125. Heinrich, T. 2008. Population Trends of Walleye, Sauger, Yellow Perch and Double-crested Cormorants on Lake of the Woods, Minnesota. Minnesota Department of Natural Resources, 17 p.
126. Herrmann, C., Bregnball, T., Larison, K., Ojaste, I. and Rattiste, K. 2011. Population Development of Baltic Bird Species: Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*). *HELCOM Indicator Fact Sheets 2010*. Online. Last updated: 15 March 2011. http://www.helcom.fi/environment2/ifs/en_GB/cover/.
127. Hobson, K. A. 2009. Trophic Interactions Between Cormorants and Fisheries: Towards a More Quantitative Approach Using Stable Isotopes. *Waterbirds* 32(4): 481–490.
128. Hobson, K. A. and Clark R. G. 1992a. Assessing Avian Diets Using Stable Isotopes I: Turnover of ^{13}C in Tissues. *The Condor* 94(1). 181–188.
129. Hobson, K. A. and Clark, R. G. 1992b. Assessing Avian Diets Using Stable Isotopes II: Factors Influencing Diet-Tissue Fractionation. *The Condor* 94(1). 189–197.
130. Hobson, K. A., Piatt, J. F. and Pitocchelli, J. 1994. Using Stable Isotopes to Determine Seabird Trophic Relationships. *Journal of Animal Ecology* 63(4): 786–798.
131. ICES. 2007. Report of the 2007 Session of the joint EIFAC/ICES Working Group on Eels. http://www.eaa-europe.org/fileadmin/templates/uploads/Eels/2007 EIFAC-ICES_Report-Final-01-09-08.pdf. 156 p.
132. ICES. 2009. Literature review of impact of cormorants on fisheries in Europe. *ICES Advice 2009*, Book 11, 13 p.
133. Inger, R. and Bearhop, S. 2008. Applications of stable isotope analyses to avian ecology. *Ibis* 150: 447–461.

134. Irwin, B. J., Rudstam, L. G., Jackson, J. R., VanDeValk, A. J., Forney, J. L. and Fitzgerald, D. G. 2009. Depensatory mortality, density-dependent growth, and delayed compensation: disentangling the interplay of mortality, growth, and density during early life stages of yellow perch. *Transactions of the American Fisheries Society* 138 (1): 99–110.
135. Ivanauskas, T. 1938. Lietuvos paukščiai. T.1.
136. Jacobs, J. 1974. Quantitative measurement of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecologia* 14(4): 413–417.
137. Jaeger, A., Blanchard, P., Richard, P. and Cherel, Y. 2009. Using carbon and nitrogen isotopic values of body feathers to infer inter- and intra-individual variations of seabird feeding ecology during moult. *Marine Biology* 156: 1233–1240.
138. Jakubas, D. 2004. The Response of the Grey Heron to a Rapid Increase of the Round Goby. *Waterbirds* 27(3): 304–307.
139. Jakubavičiūtė, E., Pūtys, Ž., Dainys, J. and Ložys, L. 2011. Perch (*Perca fluviatilis*) growth, mortality and stock exploitation by 40–45 mm mesh-sized gillnet fishery in the Curonian Lagoon. *Acta Zoologica Lituanica* 21 (3): 215-220.
140. Johansen, P., Barrett, R. T. and Pedersen, T. 2001. Foraging strategies of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo carbo* wintering north of the Arctic Circle. *Bird Study* 48: 59–67.
141. Johnson, J. H. and McCullough, R. D. 2008. Diet composition and fish consumption of double-crested cormorants from the Pigeon and Snake island colony of eastern lake Ontario in 2007. NYSDEC special report, 8 p.
142. Johnson, J. H., Ross, R. M. and Smith, D. R. 1997. Evidence of secondary consumption of invertebrate prey by double-crested cormorants. *Colonial Waterbirds* 20(3): 547–551.
143. Johnson, J. H., Ross, R. M. and McCullough, R. D. 2000. Diet composition and fish consumption of double-crested cormorants from

- Little Galloo island colony of eastern lake Ontario in 1999. NYSDEC special report, 9 p.
144. Johnson, J. H., Ross, R. M. and McCullough, R. D. 2002. Little Galloo Island, Lake Ontario: A Review of Nine Years of Double-crested Cormorant Diet and Fish Consumption Information. *Journal of Great Lakes Research* 28(2): 182–192.
145. Johnson, J. H., Ross, R. M., McKenna, J. E. and Lewis, G. E. 2006. Estimating the Size of Fish Consumed by Double-crested Cormorants: Considerations for Better Understanding Cormorant-Fish Interactions. *Journal of Great Lakes Research* 32(1): 91–101.
146. Johnson, J. H., Ross, R. M., McCullough, R. D. and Mathers, A. 2010. A Comparative Analysis of Double-Crested Cormorant Diets from Stomachs and Pellets from Two Lake Ontario Colonies. *Journal of Freshwater Ecology* 25(4): 669–672.
147. Johnstone, I. G., Harris, M. P., Wanless, S. and Graves, J. A. 1990 The usefulness of pellets for assessing the diet of adult Shags *Phalacrocorax aristotelis*. *Bird Study* 37: 5–11.
148. Jude, D. J., Janssen, J. and Crawford, G. 1995. Ecology, distribution, and impact of the newly introduced round and tubenose gobies on the biota of the St. Clair and Detroit Rivers. In: Munawar, M., Edsall, T. and Leach, J. (eds.). *The Lake Huron Ecosystem: Ecology, Fisheries and Management*: 447-460.
149. Jusys, V. 1997. The Cormorant *Phalacrocorax carbo* in western Lithuania. *Ekologia Polska XLV*(1): 69–70.
150. Keller, T. M. 1995. Food of cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* wintering in Bavaria, southern Germany. *Ardea* 83(1): 185–192.
151. Keller, T. M. and Visser, G. H. 1999. Daily energy expenditure of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* wintering at Lake Chiemsee, Southern Germany. *Ardea* 87: 61–69.

152. Kieckbusch J. J. and Koop B. 1997. Cormorant *Phalacrocorax carbo* and fishery in Schleswig-Holstein, Germany. *Ekologia Polska* 45(1): 287–294.
153. Kirikova, T. Gregersen, J., and Grinchenko, A. 2007. The development of the largest colony of the Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) in Europe. *Branta* 10: 175–182.
154. Knoesche, R. 2003. The impact of cormorants on the eel fishery in the River Havel catchment area, Germany. In: Cowx I.G. (ed.) Interactions between fish and birds: implications for management: 65–71.
155. Knyva, V. ir Rumbutis, S. 2010. Didžiųjų kormoranų populiacijos gausos reguliavimo programos priemonių įgyvendinimas 2007 – 2010 m. Ataskaita. Vilnius, Biologinės įvairovės išsaugojimo asociacija “Gamtos namai”, 56 p.
156. Koel, T. M., Kerans, B. L., Barras, S. C., Hanson, K. C., Wood, J. S. 2010. Avian Piscivores as Vectors for *Myxobolus cerebralis* in the Greater Yellowstone Ecosystem. *Transactions of the American Fisheries Society* 139: 976–988.
157. Kohl, F. 2010. How many Cormorants in Europe? A Documentation of EAA – European Anglers Alliance. Issue 01.2 EN. http://www.eaa-europe.org/fileadmin/templates/uploads/Cormorants/2011/CormPopulation_Europe_issue_01.2_per_2010_10_EN_.pdf.
158. Kortan, J., Adámek, Z., Flajšhans, M. and Piačková, V. 2008. Indirect manifestation of cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis* (L.)) predation on pond fish stock. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 389: 1–11.
159. Krzywosz, T. 2007. Great cormorant in Poland. In: Kolman, R. and Robak, S. (eds.). *Akwakultura województwa Warmińsko-Mazurskiego elementem współpracy międzyregionalnej Polski, Litwi i obwodu Kaliningradzkiego FR*: 107–109.
160. Lantry, B. F., Eckert, T. H. and Shneider, C. P. 1999. The Relationship Between the Abundance of Smallmouth Bass and Double-crested

- Cormorants in the Eastern Basin of Lake Ontario. *NYSDEC Special Report*. 10 p.
161. Lappalainen, A. 2002. The effects of recent eutrophication on freshwater fish communities and fishery on the northern coast of the Gulf of Finland, Baltic Sea. Ph.D. thesis. Finnish Game and Fisheries Institute, Helsinki. 24 p.
162. Layman, C. A., Araujo, M. S., Boucek, R., Hammerschlag-Peyer, C. M., Harrison, E., Jud, Z. R., Matich, P., Rosenblatt, A. E., Vaudo, J. J., Yeager, L. A., Post, D. M. and Bearhop, S. 2012. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biological Reviews* 87: 545-562.
163. Lehtikoinen, A. 2005. Prey-switching and diet of the Great Cormorant during the breeding season in the Gulf of Finland. *Waterbirds* 28(4): 515–515.
164. Lehtonen, H., Hansson, S. and Winkler, H. 1996. Biology and exploitation of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.), in the Baltic Sea area. *Annales Zoologici Fennici* 33: 525-535.
165. Lekuona, J. M. 2002. Food intake, feeding behaviour and stock losses of cormorants, *Phalacrocorax carbo*, and grey herons, *Ardea cinerea*, at a fish farm in Arcachon Bay (Southwest France) during breeding and non-breeding season. *Folia Zoologica* 51 (1): 23–34.
166. Lekuona, J. M. and Campos, F. 1997. Estrategias de alimentación del Cormorán Grande (*Phalacrocorax carbo sinensis*) en el río Ebro (N España). *Miscellanea Zoologica* 20(1): 1–8.
167. Leopold, M. F. and van Damme, C. J. G. 2003. Great cormorants *Phalacrocorax carbo* and polychaetes: can worms sometimes be a major prey of piscivorous seabird? *Marine Ornithology* 31: 83–87.
168. Leopold, M. F., Van Damme, C. J. G. and van der Veer, H. W. 1998. Diet of cormorants and the impact of cormorant predation on juvenile flatfish in the Dutch Wadden Sea. *Journal of Sea Research* 40: 93–107.

169. Leopold, M. F., van Damme, C. J. G., Philippart, C. J. M. and Winter, C. J. N. 2001. Otoliths of North Sea Fish. Fish Identification key by means of otoliths and other hard parts. World Biodiversity Databases, CD-ROM Series, ETI – Biodiversity Center, University of Amsterdam.
170. Lietuvos žuvininkystė. Dokumentai, faktai, skaičiai 1918–2005 metai. 2007. Lietuvos Respublikos žemės ūkio ministerija, Vilnius, 188 p.
171. Lietuvos žuvininkystės sektoriaus 2007-2013 metų veiksmų programa. 2007. Vilnius, 98 p.
172. Lilliendahl, K. and Solmundsson, J. 2006. Feeding ecology of sympatric European shags *Phalacrocorax aristotelis* and great cormorants *P. carbo* in Iceland. *Marine Biology* 146: 979–990.
173. Liordos, V. and Goutner, V. 2007a. Diet of the great cormorant (*Phalacrocorax carbo* L. 1758) at two Greek colonies. *Journal of Biological Research* 7: 51–57.
174. Liordos, V. and Goutner, V. 2007b. Spatial Patterns of Winter Diet of the Great Cormorant in Coastal Wetlands of Greece. *Waterbirds* 30(1): 103–111.
175. Liordos, V. and Goutner, V. 2008. Habitat and Temporal Variation in Diet of Great Cormorant Nestlings in Greek Colonies. *Waterbirds* 31(3): 424–437.
176. Liordos, V. and Goutner, V. 2009. Sexual differences in the diet of great cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* wintering in Greece. *European Journal of Wildlife Research* 55(3): 301–308.
177. Logan, J. M., Jardine, T. D., Miller, T. J., Bunn, S. E., Cunjak, R. A. and Lutcavage, M. E. 2008. Lipid corrections in carbon and nitrogen stable isotope analyses: comparison of chemical extraction and modelling methods. *Journal of Animal Ecology* 77: 838–846.
178. Lorentsen, S.-H., Gremillet, D. and Nymoën, G. H. 2004. Annual variation in diet of breeding Great Cormorants: does it reflect varying recruitment of ganoids? *Waterbirds* 27(2): 161–169.

179. Ložys, L. 2003. Seasonal migrations of pikeperch (*Sander lucioperca* L.) from the Curonian Lagoon to the Baltic Sea and advantages of the phenomenon. *Acta Zoologica Lituanica* 13(2): 188–194.
180. Ložys, L. 2008. Jūrinės saugomos teritorijos Rytinėje Baltijos jūroje. Žuvų bendrijų inventorizavimas. Projekto ataskaita. Vilniaus universiteto ekologijos institutas, Vilnius, 43 p.
181. Ložys, L. and Dagys, M. 2008. COST Action 635 “INTERCAFE: Conserving Biodiversity – Cormorant–Fisheries Conflicts”. Interdisciplinary Initiative to Reduce pan-European Cormorant-Fisheries Conflicts”. Project report. Institute of Ecology of Vilnius University, Vilnius, 14 p. [Ložys, L. ir Dagys, M. 2008. COST veikla 635 “INTERCAFE: Biologinės įvairovės išsaugojimas – tarpdisciplininė iniciatyva siekiant sumažinti kormoranų ir žuvininkystės konfliktus europiniu mastu”. Projekto ataskaita. Vilniaus universiteto ekologijos institutas, Vilnius, 14 p.].
182. MacInnis A. J. and Corkum, L. D. 2000. Fecundity and reproductive season of the exotic Great Lakes fish, *Neogobius melanostomus* (Perciformes: Gobiidae). *Transactions of the American Fisheries Society* 129:136-144.
183. Martucci O. 1997. Winter food habits of cormorants *Phalacrocorax carbo* in Central Italy: some remarks. *Ekologia Polska* 45(1): 239–243.
184. Martucci, O., Pietrelli, L. and Consiglio, C. 1993. Fish otoliths as indicators of the cormorant *Phalacrocorax carbo* diet (Aves, Pelecaniformes). *Italian Journal of Zoology* 60: 4, 393–396.
185. Martyniak, A., Wziatek, B., Szymanska, U., Hliwa, P. and Terlecki, J. 2003. Diet composition of Great Cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis* at Katy Rybackie, NE Poland, as assessed by pellets and regurgitated prey. *Vogelwelt* 124, Supplement: 217–226.
186. McCann, K. S. 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405: 228-233.

187. McKay, H. V., Robinson, K. A., Carss, D. N. and Parrott, D. 2003a. The limitations of pellet analysis in the study of cormorant *Phalacrocorax* spp. diet. *Vogelwelt* 124, Supplement: 227–236.
188. McKay, H. V., Russell, I. C., Rehfisch, M. M., Armitage, M., Packer, J. and Parrott, D. 2003b. Pilot Trials to Assess the Efficacy of Fish Refuges in Reducing the Impact of Cormorants on Inland Fisheries. In Cowx, I. G. (ed.). *Interactions Between Fish and Birds: Implications for Management*: 278–287.
189. McKinnon, H. L., Fordham, R. A. and Lalas, C. 2004. Diet of coastal black shags (*Phalacrocorax carbo*). *Notornis* 51(1): 16–20.
190. Mizutani, H., Fukuda, M., Kabaya, Y. and Wada, E. 1990. Carbon Isotope Ratio of Feathers Reveals Feeding Behavior of Cormorants. *The Auk* 107(2): 400–403.
191. Mizutani, H., Fukuda, M. and Kabaya, Y. 1992. ^{13}C and ^{15}N enrichment factors of feathers of 11 species of adult birds. *Ecology* 73(4): 1391–1395.
192. Montevecchi, W. A. and Myers, R. A. 1996. Dietary changes of seabirds indicate shifts in pelagic food webs. *Sarsia* 80(4): 313–322.
193. Moreno, R., Jover, L., Munilla, I., Velando, A. and Sanpera, C. 2010. A three-isotope approach to disentangling the diet of a generalist consumer: the yellow-legged gull in northwest Spain. *Marine Biology* 157: 545–553.
194. Morrison, M. L. and Slack, D. R. 1977. The Role of Flock Feeding in Olivaceous Cormorants. *Bird-Banding* 48(3): 277–279.
195. Motiejūnaitė, J. 2011. Invazinės rūšies sukelti biotinių ir abiotinių ekosistemos komponentų pokyčiai: kormoranų atvejis. Vilnius, Gamtos tyrimų centras. Projekto ataskaita.
196. Mous, P. J. 2000. Interactions between fisheries and birds in IJsselmeer, The Netherlands. Ph.D. thesis, 213 p.
197. Mous, P. J., Dekker, W., De Leeuw, J. J., van Eerden, M. R. and van Densen, W. 2003. Interactions in the Utilisation of small Fish by Piscivorous Fish and Birds, and the Fishery in IJsselmeer. In Cowx, I. G.

- (ed.). Interactions Between Fish and Birds: Implications for Management: 84–118.
198. Musil, P., Janda, J. and De Nie, H. 1995. Changes in abundance and selection of foraging habitats in cormorants *Phalacrocorax carbo* in South Bohemia (Czech Republic). *Ardea* 87: 247–253.
199. Navarro, J., Louzao, M., Igual, J. M., Oro, D., Delgado, A., Arcos, J. M., Genovart, M., Hobson, K. A. and Forero, M.G. 2009. Seasonal changes in the diet of a critically endangered seabird and the importance of trawling discards. *Marine Biology* 156: 2571–2578.
200. Nelson, J. B. 2005. *Pelicans, Cormorants and their relatives*. Oxford: Oxford University Press. 662 p.
201. Nemtzov, S. C. 2008. Israel-Ukraine Cooperation for Experimental Management of a Shared Overabundant Population of Great Cormorants (*Phalacrocorax carbo*). *Proceedings of 23rd Vertebrate Pest Conference*. University of California, Davis: 108–112.
202. Neuman, J., Pearl, D. L., Ewins, P. J., Black, R., Weseloh, D. V., Pike, M. and Karwowski, K. 1997. Spatial and temporal variation in the diet of double-crested cormorants (*Phalacrocorax auritus*) breeding on the lower Great Lakes in the early 1990s. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 54: 1569–1584.
203. Noordhuis R., Martejijn E. C. L., Noordhuis R., Dirksen S. and Boudewijn T. 1997. The trophic role of cormorants *Phalacrocorax carbo* in freshwater ecosystems in The Netherlands during the non-breeding period. *Ekologia Polska* 45(1): 249–262.
204. Ontario Ministry of Natural Resources. 2006. Review of the status and management of double-crested cormorants in Ontario. Fish and Wildlife Branch. Wildlife Section. Peterborough, Ontario. 76 p.
205. Oppel, S., Powell, A. N. and O'Brien, D. M. 2009. Using eggshell membranes as a non-invasive tool to investigate the source of nutrients in avian eggs. *Journal of Ornithology* 150: 109–115.

206. Paillisson, J.-M., Carpentier, A., Le Gentil, J. and Marion, L. 2004. Space utilization by a cormorant (*Phalacrocorax carbo L.*) colony in a multi-wetland complex in relation to feeding strategies. *C. R. Biologies* 327: 493–500.
207. Peterson, B. J. and Fry, B. 1987. Stable Isotopes in Ecosystem Studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 293–320.
208. Phillips, D. L. 2001. Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a critique. *Oecologia* 127: 166–170.
209. Phillips, D. L. and Gregg, J. W. 2003. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia* 136: 261–269.
210. Phillips D. L., Newsome S. D. and Gregg, J. W. 2005. Combining sources in stable isotope mixing models: alternative methods. *Oecologia* 144: 520–527.
211. Platteeuw, M. and Van Eerden, M. R. 1995. Time and energy constraints of fishing behaviour in breeding cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* at lake Ijsselmeer, the Netherlands. *Ardea* 83(1): 223–234.
212. Platteeuw, M., Koffigberg, K., Dubbeldam, W. 1995. Growth of cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis* chicks in relation to brood size, age ranking and parental fishing effort. *Ardea* 83: 235–245.
213. Podlesak, D. W., McWilliams, S. R. and Hatch, K. A. 2005. Stable isotopes in breath, blood, feces and feathers can indicate intra-individual changes in the diet of migratory songbirds. *Oecologia* 142: 501–510.
214. Popova, O. A., Reshetnikov, Y. S., Kiyashko, V. I., Dgebuadze, Y. Y. and Mikheev, V. N. 1998. Ruffe from the former USSR: Variability within the largest part of its natural range. *Journal of Great Lakes Research* 24(2): 263-284.
215. Post, D. M, Layman, C. A., Arrington, D. A., Takimoto, G., Quattrochi, J. and Montana, C. G. 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analysis. *Oecologia* 152: 179–189.

216. Privileggi, N. 2003. Great Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* wintering in Friuli-Venezia Giulia, Northern Adriatic: specific and quantitative diet composition. *Vogelwelt* 124, Supplement: 237–243.
217. Quillfeldt, P., Bugoni, L., McGill, R. A. R., Masello, J. F. and Furness, R. 2008. Differences in stable isotopes in blood and feathers of seabirds are consistent across species, age and latitude: implications for food web studies. *Marine Biology* 155(6): 593–598.
218. Radke R. J., Petzoldt T. and Wolter C. 2000. Suitability of pharyngeal bone measures commonly used for reconstruction of prey fish length. *Journal of Fish Biology* 57(4): 961–967.
219. Rakauskas, V., Bacevičius, E., Pūtys, Ž., Ložys, L. and Arbačiauskas, K. 2008. Expansion, feeding and parasites of the round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1811), a recent invader in the Curonian Lagoon, Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica* 18(3): 180–190.
220. Raudonikis, L., Daunys, D., Dagys, D., Ložys, L., Kubiliūtė, A. ir Morkvėnas, Ž. 2009a. Baltijos jūros priekrantės gamtotvarkos plano pagrindžiamoji informacija. Vilnius, 108 p.
221. Raudonikis, L., Daunys, D., Dagys, D., Ložys, L., Kubiliūtė, A. ir Morkvėnas, Ž. 2009b. Kuršių nerijos nacionalinio parko jūrinės akvatorijos gamtotvarkos plano pagrindžiamoji informacija. Vilnius, 103 p.
222. Repečka, R. 1997. Kuršių marių verslinių žuvų topografinės struktūros ir gausumo tyrimai. Ataskaita. Lietuvos Hidrobiologų draugija, Vilnius, 79 p.
223. Repečka, R. 2003a. The species composition of the ichthyofauna in the Lithuanian economic zone of the Baltic Sea and the Curonian Lagoon and its changes in recent years. *Acta Zoologica Lituanica* 13(2): 149–157.
224. Repečka, R. 2003b. Changes in biological indices and abundance of salmon, sea trout, smelt, vimba and twaite shad in the coastal zone of the Baltic Sea and the Curonian Lagoon at the beginning of spawning migration. *Acta Zoologica Lituanica* 13(2): 195–216.

225. Repečka, R. 2009. Kuršių marių žuvų išteklių racionalaus naudojimo tyrimai. Ataskaita. Vilniaus universiteto ekologijos institutas, Vilnius, 101 p.
226. Repečka, R. 2010. Kuršių marių žuvų išteklių racionalaus naudojimo tyrimai. Ataskaita. Gamtos tyrimų centras, Vilnius, 88 p.
227. Ridgway, M. S. 2010. A review of estimates of daily energy expenditure and food intake in cormorants (*Phalacrocorax* spp.). *Journal of Great Lakes Research* 36: 93–99.
228. Rose, K. A., Cowan, J. H., Winemiller, K. O., Myers, R. A. and Hilborn, R. 2001. Compensatory density dependence in fish populations: importance, controversy, understanding and prognosis. *Fish and Fisheries* 2: 293–327.
229. Ross, R. M. and Johnson, J. H. 1997. Fish losses to double-crested cormorant predation in eastern lake Ontario, 1992–97. USDA National Wildlife Research Center Symposia. Symposium on Double-Crested Cormorants: Population Status and Management Issues in the Midwest. University of Nebraska, Lincoln: 59–70.
230. Ross, R. M., Johnson, J. H. and Adams, C. M. 2005. Use of Fish-Otolith-Length Regressions to Infer Size of Double-Crested Cormorant Prey Fish from Recovered Otoliths in Lake Ontario. *Northeastern Naturalist* 12(2): 133–140.
231. Rudstam, L. G., VanDeValk, A. J., Adams, C. M., Coleman, J. T. H., Forney, J. L. and Richmond, M. E. 2004. Cormorant Predation and the Population Dynamics of Walleye and Yellow Perch in Oneida Lake. *Ecological Applications* 14(1): 149–163.
232. Russell, I. C., Bearhop, S., Newson, S. E., Winney, B., Allchin, C. R. and Kirk, R. S. 2003a. Multi-disciplinary analysis of Great Cormorant *Phalacrocorax carbo* carcasses. *Vogelwelt* 124, Supplement: 157–166.
233. Russell, I. C., Cook, A. C., Kisman, D. A., Ives, M. J. and Lower, N. J. 2003b. Stomach content analysis of Great Cormorants *Phalacrocorax*

- carbo* at some different fishery types in England and Wales. *Vogelwelt* 124, Supplement: 255–259.
234. Russell, I. C., Dare, P. J., McKay, H. V. and Ives, S. J. 2003c, The Potential for using Fish Refuges to Reduce Damage to Inland Fisheries by Cormorants, *Phalacrocorax carbo*. In Cowx, I. G. (ed.). Interactions Between Fish and Birds: Implications for Management: 259–277.
235. Russell, I. C., Goldsmith, D., Cook, A. C., Parrott, D., Allcock, J. and Barry, J. 2003d. Habitat use by roach (*Rutilus rutilus* L.) and perch (*Perca fluviatilis* L.) in response to the presence of cormorants (*Phalacrocorax carbo* L.) and artificial refuges. *Aquatic telemetry: advances and applications. Proceedings of the Fifth Conference on Fish Telemetry held in Europe*: 211–222.
236. Russell, I. C., Parrott, D., Ives, M., Goldsmith, D., Fox, S., Clifton-Dey, D., Prickett, A. and Drew, T. 2008. Reducing fish losses to cormorants using artificial fish refuges: an experimental study. *Fisheries Management and Ecology* 15: 189–198.
237. Rustem, R., Scott, S., Matthews, G., Jonas, J., Borgeson, D. and Rozich, T. 2005. Double-crested Cormorants in Michigan: A review of history, status, and issues related to their increased population. Michigan Department of Natural Resources. Report No.2, 19 p.
238. Samusenko, I. E. 2008. Dynamics and present status of the Cormorant (*Phalacrocorax carbo*) population in Belarus against a background of the development of problem "Cormorants – fish industry". *Branta* 11: 181–199.
239. Sapota, M. R. and Skora, K. E. 2005. Spread of alien (non-indigenous) fish species *Neogobius melanostomus* in the Gulf of Gdansk (south Baltic). *Biological Invasions* 7: 157–164.
240. Schmid, D., Gremillet, D. and Culik, B. 1995. Energetics of underwater swimming in the great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*). *Marine Biology* 123: 875–881.

241. Schmidt, S. N., Olden, J. D., Solomon, C. T. and Vander Zanden, M. J. 2007. Quantitative approaches to the analysis of stable isotope food web data. *Ecology* 88(11): 2793–802.
242. Schoenebeck, C. W. and Brown, M. L. 2011. Gender- and Year-Specific Mortality of Yellow Perch with Evidence of Compensatory Mortality. *North American Journal of Fisheries Management* 31(3): 474-482.
243. Seefelt, N. E. and Gillingham, J. C. 2006. A comparison of three methods to investigate the diet of breeding double-crested cormorants (*Phalacrocorax auritus*) in the Beaver Archipelago, northern Lake Michigan. *Hydrobiologia* 567: 57–67.
244. Seiche, K. 2003. The conflicts between Great Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* and Carp fish farming: attempted resolution and strategy in Saxony, Germany. *Vogelwelt* 124, Supplement: 349–354.
245. Shy, E., Geva, A. and Goren, M. 2003. Resolving the conflict between Great Cormorants *Phalacrocorax carbo* and aquaculture in Israel: efficiency and cost-benefit analysis of methods use of alternative feeding sites presumed Cormorant impact on water quality of the national reservoir. *Vogelwelt* 124, Supplement: 355–367.
246. Simmonds Jr., R. L., Zale, A. V. and Leslie Jr., D. M. 2000. Modeled Effects of Double-Crested Cormorant Predation on Simulated Reservoir Sport and Forage Fish Populations in Oklahoma. *North American Journal of Fisheries Management* 20(1): 180–191.
247. Stanevičius, V. and Paltanavičius, S. 1997. The Cormorant *Phalacrocorax carbo* in southern and eastern Lithuania. *Ekologia polska* XLV(1): 123–124.
248. Staub, E., Egloff, K., Krämer, A. and Walter, J. 1998. The effect of predation by wintering cormorants *Phalacrocorax carbo* on grayling *Thymallus thymallus* and trout (Salmonidae) populations: two case studies from Swiss rivers. *Comment. Journal of Applied Ecology* 35: 607–610.

249. Stefens, W. 2010. Great cormorant – substantial danger to fish populations and fishery in Europe. *Bulgarian Journal of Agricultural Science* 16(3): 322–331.
250. Steinmetz, J., Kohler, S. L. and Soluk, D. A. 2003. Birds are overlooked top predators in aquatic food webs. *Ecology* 84: 1324–1328.
251. Stempniewicz, L., Martyniak, A., Borovski, W. and Goc, M. 2003a. Fish stocks, commercial fishing and cormorant predation in the Wistula Lagoon, Poland. In: Cowx I. G. (ed.) Interactions between fish and birds: implications for management: 51–64.
252. Stempniewicz, L., Martyniak, A., Borovski, W. and Goc, M. 2003b. Interrelationships between Ruffe *Gymnocephalus cernuus* and Great Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* in the Vistula Lagoon, N Poland. *Vogelwelt* 124, Supplement: 261–269.
253. Stewart, D. C., Middlemas, S. J., Gardiner, W. R., Mackay, S. and Armstrong, D. 2005. Diet and prey selection of cormorants (*Phalacrocorax carbo*) at Loch Leven, a major stocked trout fishery. *Journal of Zoology* 267: 191–201.
254. Strod, T., Izhaki, I., Weihs, D. and Katzir, G. 2003. Cormorants *Phalacrocorax carbo* swallow fish under water. *Vogelwelt* 124, Supplement: 270.
255. Strod, T., Izhaki, I., Arad, Z. and Katzir, G. 2008. Prey detection by cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) in clear and in turbid water. *The Journal of Experimental Biology* 211: 866–872.
256. Suter, W. 1995a. The effect of predation by wintering Cormorants *Phalacrocorax carbo* on Grayling *Thymallus thymallus* and Trout (Salmonidae) populations: two case studies from Swiss rivers. *Journal of Applied Ecology* 32(1): 29–46.
257. Suter, W. 1995b. Are Cormorants *Phalacrocorax carbo* wintering in Switzerland approaching carrying capacity? An analysis of increase patterns and habitat choice. *Ardea* 83: 255–266.

258. Suter, W. 1997. Roach rules: shoaling fish are a constant factor in the diet of Cormorants *Phalacrocorax carbo* in Switzerland. *Ardea* 85 (1): 9–27.
259. Suter, W. and Morel, P. 1996. Pellet Analysis in the Assessment of Great Cormorant *Phalacrocorax carbo* Diet: Reducing Biases from Otolith Wear when Reconstructing Fish Length. *Colonial Waterbirds* 19(2): 280–284.
260. Šaškov, A., Daunys, D., Šiaulyš A. and Bučas, M. 2011. Assessment of fish spawning ground efficiency. Project: A system for the sustainable management of Lithuanian marine resources using novel surveillance, modeling tools and ecosystem approach. Technical Report No. 7. Coastal Research and Planning Institute, Klaipėda University, 26 p.
261. Tarkan, A. S., Gaygusuz, C. G., Gaygusuz, O., Acipinar, H. 2007. Use of bone and otolith measures for size-estimation of fish in predator-prey studies. *Folia Zoologica* 56(3): 328–336.
262. Taylor II, J. D. and Dorr, B. S. 2003. Double-Crested Cormorant impacts to commercial and natural resources. *Proceedings of the 10th Wildlife Damage Management Conference*: 43–51.
263. Thompson, D. R., Furness, R. W. and Lewis, S. A. 1995. Diets and long-term changes in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values in northern fulmars *Fulmarus glacialis* from two northeast Atlantic colonies. *Marine Ecology Progress Series* 125: 3–11.
264. Thoresson, G. 1993. Guidelines for coastal monitoring (Fishery biology) Kustrapport, 36 p.
265. Tollit, D. J., Steward, M. J., Thompson, P. M., Pierce, G. J., Santos, M. B. and Hughes, S. 1997. Species and size differences in the digestion of otoliths and beaks: implications for estimates of pinniped diet composition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 105–119.
266. Trapp, J. L., Lewis, S. J. and Pence, D. M. 1997. Double-Crested Cormorant Impacts on Sport Fish: Literature Review, Agency Survey, and Strategies. In: Tobin, M. E. (ed.), Symposium on Double-Crested

- Cormorants: Population Status and Management Issues in the Midwest. United States Department of Agriculture, Technical Bulletin 1879: 87–96.
267. Trauttmansdorff, J. and Wassermann, G. 1995. Number of pellets produced by immature cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Ardea* 83(1): 133–134.
268. Trauttmansdorff, J. 2003. Analysis of Great Cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis* stomach contents from different areas of Austria and Liechtenstein. *Vogelwelt* 124, Supplement: 271–276.
269. USDA. 2008. Environmental Assessment: Reducing Double-Crested Cormorant Damage in Wisconsin. USDA, APHIS, WS. 198 p.
270. USFWS. 2003. Final Environmental Impact Statement. Double-crested Cormorant Management in the United States. U.S. Fish and Wildlife Service. 208 p.
271. VanDeValk, A. J., Adams, C. M., Rudstam, L. G., Forney, J. L., Brooking, T. E., Gerken, M. A., Young, B. P. and Hooper, J. T. 2002. Comparison of angler and Cormorant harvest of Walleye and Yellow Perch in Oneida Lake, New York. *Transactions of the American Fisheries Society* 131(1): 27–39.
272. Van Dobben, W. H. 1952. The food of the Cormorant in the Netherlands. *Ardea* 40(1/2): 1–63.
273. Van Dobben, W. H. 1995. The food of the cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis*: old and new research compared. *Ardea* 83(1): 139–142.
274. Van Eerden, M. R. and Gregersen, J. 1995. Long-term changes in the northwest European population of Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Ardea* 83: 61–79.
275. Van Eerden, M. R. and Voslamber, B. 1995. Mass fishing by Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* at lake IJsselmeer, The Netherlands: a recent and successful adaptation to a turbid environment. *Ardea* 83(1): 199–212.

276. Van Eerden, M. R. and Zijlstra, M. 1997. An overview of the species composition in the diet of Dutch cormorants with reference to the possible impact on fisheries. *Ekologia Polska* 45(1): 223–232.
277. Van Eerden, M. R., Koffijberg, K. and Platteeuw, M. 1995. Riding on the crest of the wave: possibilities and limitations for a thriving population of migratory cormorants *Phalacrocorax carbo* in man-dominated wetlands. *Ardea* 83(1): 1–9.
278. Van Eerden, M. R., Van Rijn, S. and Nordhuis, R. 2003. How Zebra Mussels *Dreissena polymorpha*, Smelt *Osmerus eperlanus* and commercial fisheries interact with Great Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* in Lake IJsselmeer: the food web cascade revisited. *Vogelwel 124, Supplement: 277–290*.
279. Veldkamp, R. 1995a. The use of chewing pads for estimating the consumption of cyprinids by Cormorants *Phalacrocorax carbo*. *Ardea* 83(1): 135–138.
280. Veldkamp, R. 1995b. Diet of Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* at Wanneperveen, the Netherlands, with a special reference to bream *Abramis brama*. *Ardea* 83(1): 143–155.
281. Vetemaa, M., Eschbaum, R., Albert, A., Saks, L., Verliin, A., Jurgens, K., Kesler, M., Hubel, K., Hannesson, R., and Saat, T. 2010. Changes in fish stocks in an Estonian estuary: overfishing by cormorants? *ICES Journal of Marine Science* 67(9): 1972–1979.
282. Virbickas, J. 2000. Lietuvos žuvis. Vilnius: Trys žvaigždutės: 192 p.
283. Voslamber, B., Platteeuw, M. and Van Eerden, M. R. 1995. Solitary foraging in sand pits by breeding cormorants (*Phalacrocorax carbo sinensis*): does specialised knowledge about fishing sites and fish behaviour pay off? *Ardea* 83(1): 213–222.
284. Wals, M., Kortelainen, I. and Sarvala, J. Prey responses to fish predation in freshwater communities. 1990. *Annales Zoologici Fennici* 27: 183–199.

285. Warke, G. M. A. and Day, K. R. 1995. Changes in abundance of cyprinid and percid prey affect rate of predation by cormorants *Phalacrocorax carbo carbo* on salmon *Salmo salar* smolt in Northern Ireland. *Ardea* 83(1): 157–166.
286. Werner, S. 2000. Cormorant research and impacts to southern aquaculture. *Proceedings of 19th Vertebrate Pest Conference*. University of California, Davis: 81–83.
287. Werner, S. J. and Hanisch, S. L. 2003. Status of Double-crested Cormorant *Phalacrocorax auritus* research and management in North America. *Vogelwelt 124, Supplement*: 369–374.
288. Wetland International Cormorant Research Group. 2008. Cormorants in the western Palearctic. Distribution and numbers on a wider European scale. http://www.intercafeproject.net/pdf/Cormorant_folder.pdf.
289. White, C.R., Butler, P.J., Gremillet, D. and Martin, G.R. 2008. Behavioral strategies of cormorants (Phalacrocoracidae) foraging under challenging light conditions. *Ibis* 150 (1): 231–239.
290. Winemiller, K. O. and Rose, K. A. 1992. Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 2196–2218.
291. Winfield, I. J., Crawshaw, D. H. and Durie, N. C. 2003. Management of the Cormorant, *Phalacrocorax carbo*, and Endangered Whitefish, *Coregonus lavaretus*, Populations of Haweswater, UK. In Cowx, I. (ed.). *Interaction between fish and birds: implications for management*: 335–344.
292. Wires, L. R., Cuthbert, F. J., Trexel, D. R. and Joshi, A. R. 2001. Status of the Double-crested Cormorant (*Phalacrocorax auritus*) in North America. Final Report to USFWS. 376 p.
293. Wires, L. R., Carss, D. N., Cuthbert, F. J. and Hatch, J. J. 2003. Transcontinental connections in relation to cormorant – fisheries

- conflicts: perceptions and realities of a “bete noire” (black beast) on both sides of the Atlantic. *Vogelwelt 124, Supplement*: 389–400.
294. Wlasow, T., Gomulka, P., Martyniak, A., Boron, S., Hliwa, P., Terlecki, J. and Szymanska, U.. 1998. *Anguillicola crassus* larvae in cormorant's prey fish in Vistula Lagoon, Poland. *Bulletin Francais De La Peche Et De La Pisciculture 349*: 223–227.
295. Wolter, C. and Pawlizki, R. 2003. Seasonal and Spatial Variation in Cormorant Predation in Alowland Floodplain River. In: Cowx, I.G. (ed.). *Interactions between fish and birds: implications for management*: 178–186.
296. Wright, G.A. 2003. Impact of cormorants on the Loch Leven trout fishery and the effectiveness of shooting as mitigation. In Cowx, I. (ed.). *Interaction between fish and birds: implications for management*: 288–297.
297. Wziatek, B., Martyniak, A., Szymanska, U., Kozlowski, J. and Dostatni, D. 2003. Composition of the Great Cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis* diet in the Drawien National Park, NW-Poland. *Vogelwelt 124, Supplement*: 291–295.
298. Zijlstra, M. and Van Eerden, M.R. 1995. Pellet production and the use of otoliths in determining the diet of Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis*: trials with captive birds. *Ardea 83*(1): 123–131.
299. Zolubas, T. 2003. Nauja invazinė žuvų rūšis Lietuvos vandenyse. *Jūra ir aplinka 2* (9): 52–56.
300. Žaromskis, R. 1996. Okeanai, jūros, estuarijos. Vilnius, 293 p.
301. Žydelis, R. and Kontautas, A. 2008. Piscivorous birds as top predators and fishery competitors in the lagoon ecosystem. *Hydrobiologia 611*: 45–54.
302. Žydelis, R., Gražulevičius, G., Zarankaitė, J., Mečionis, R. and Mačiulis, M. 2002. Expansion of the Cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) population in Western Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica 12*(3): 283–287.