

VILNIAUS UNIVERSITETAS

Adomas Ragauskas

**UNGURIO *ANGUILLA ANGUILLA* (L.) IR EŠERIO *PERCA
FLUVIATILIS* L. POPULIACINĖS-GENETINĖS STRUKTŪROS
TYRIMAI ANTROPOGENINIO POVEIKIO KONTEKSTE**

Daktaro disertacija

Biomedicinos mokslai, ekologija ir aplinkotyra (03B)

Vilnius, 2013

Disertacija rengta 2008 – 2013 metais Gamtos tyrimų centro Ekologijos institute.

Darbo mokslinis vadovas:

Dr. **Dalius Butkauskas** (Gamtos tyrimų centro Ekologijos institutas, biomedicinos mokslai, ekologija ir aplinkotyra – 03B)

Mokslinis konsultantas:

Dr. **Vytautas Kesminas** (Gamtos tyrimų centro Ekologijos institutas, biomedicinos mokslai, ekologija ir aplinkotyra – 03B)

Turinys

1. Santrumpos.....	5
2. Įvadas.....	6
3. Literatūros apžvalga.....	11
3.1. Tyrimo objektai.....	11
3.1.1. Ungurys.....	11
3.1.2. Ešerys.....	20
3.2. Antropogeninė veikla tiriamų žuvų rūšių aplinkoje.....	23
3.2.1. <i>A. anguilla</i> įžuvinimas.....	23
3.2.2. Ūkinė veikla Drūkšių ežere.....	27
3.3. Populiacinė-genetinė struktūra.....	29
3.3.1. Žuvų populiacinės genetikos teoriniai aspektai.....	29
3.3.2. <i>A. anguilla</i> populiacinės-genetinės struktūros formavimosi modeliai.....	42
3.3.3. <i>P. fluviatilis</i> populiacinė-genetinė struktūra.....	48
3.4. Antropogeninio poveikio įtaka verslinių žuvų rūšių populiacinės-genetinės struktūros formavimuisi.....	50
3.5. Tiriamų žuvų rūšių populiacinės-genetinės struktūros tyrimuose naudojami mikrosatelitinės DNR ir mtDNR žymenys.....	54
4. Medžiaga ir metodai.....	58
5. Rezultatai ir jų aptarimas.....	72
5.1. <i>Anguilla anguilla</i> molekuliniai tyrimai.....	72
5.1.1. Ungurių rūšinės priklausomybės nustatymas.....	72
5.1.2. DNR mikrosatelitų analizė.....	73
5.1.3. mtDNR D-kilpos regiono sekų genetinė įvairovė.....	78
5.1.4. mtDNR cyt <i>b</i> sekų genetinė įvairovė.....	91
5.1.5. Kombinuoti <i>A. anguilla</i> mtDNR D-kilpos regiono ir cyt <i>b</i> tyrimai.....	102
5.2. <i>Perca fluviatilis</i> mtDNR D-kilpos regiono tyrimai.....	108
5.3. Rezultatų aptarimas.....	117

6. Išvados.....	146
7. Literatūros sąrašas.....	148
8. Disertacijos tema publikuoti straipsniai.....	163
9. Konferencijų tezės.....	163
10. Padėkos.....	165
11. Priedai.....	166

1. Santrumpos

- AGE – elektroforezė agarozės gelyje (angl. *agarose gel electrophoresis*)
- ATPL – natūraliai į Lietuvą ir Latviją atplaukiantys unguriai
- bp – bazių poros
- cyt *b* – citochromo *b* genas
- F₁ – pirma palikuonių karta
- h* – haplotipų įvairovės parametras (angl. *haplotype diversity*)
- IAE – Ignalinos atominė elektrinė
- INTR – introdukuoti Lietuvos ežeruose unguriai
- K* – nukleotidų pakaitų vidurkio koeficientas (angl. *average number of nucleotide differences*)
- K_{XY}* – genetinis atstumas tarp lyginamų populiacijų, kuris yra išreiškiamas nekoreguotu nukleotidų pakaitų vidurkiu saitui, t. y. lyginamų sekų grupių skirtumų koeficientas (angl. *the divergence between groups of sequences as measured by the uncorrected average number of nucleotide substitutions per site between populations*)
- MJ – medianų-jungimo metodas (angl. *median joining*)
- MP – maksimalaus šykštumo metodas (angl. *maximum parsimony*)
- N_e – efektyvus populiacijos dydis
- NJ – kaimynų-jungimo metodas (angl. *neighbor joining*)
- PGR – polimerazinė grandininė reakcija
- PAGE – elektroforezė poliakrilamido gelyje (angl. *polyacrylamide gel electrophoresis*)
- S* – polimorfinių saitų DNR grandinėje skaičius (angl. *polymorphic sites*)
- ŠP – hipotetinė šiaurinė ungurių populiacija
- T_m – pradmenų lydimosi temperatūra
- UPGMA – nepasvertų porų-grupių metodas su aritmetiniu vidurkiu (angl. *unweighted pair group method with arithmetic mean*)
- η – bendras mutacijų skaičius (*h*) (angl. *total number of mutations*)
- π – nukleotidų įvairovės parametras (angl. *nucleotide diversity*)

2. Įvadas

Darbo aktualumas. Siekiant tvariai eksploatuoti verslinių žuvų populiacijas nesukeliant pavojaus jų genetiniams resursams būtina sukaupti daug duomenų apie šių rūšių populiacinę-genetinę struktūrą (Laikre *et al.* 2005a). Populiacinė-genetinė struktūra dažniausiai apibrėžiama kaip rūšies genetinės įvairovės pasiskirstymo pobūdis populiacijose, t. y. jų viduje bei tarp populiacijų, o šios struktūros formavimasis žuvų populiacijose didele dalimi priklauso nuo neršto metu vykstančių procesų. Skirtingai nuo teorinio modelio, apibrėžiamo Hardžio-Vainbergo dėsnio, dėl alelių ir genotipų dažnių pokyčių, kurie skiriasi nuo teorinių paskaičiavimų, gamtinės populiacijos kiekvienoje naujoje generacijoje pasižymi santykinio populiacinės-genetinės struktūros kintamumu. Išsamūs rūšies populiacinės-genetinės struktūros tyrimai suteikia galimybę sukurti tvarią, genų įvairovės lygmenyje, išteklių naudojimo strategiją (Hauser & Carvalho 2008) arba išsaugoti rūšies genetinę įvairovę (Laikre *et al.* 2008). Deja, šiuo metu daugelio žuvų rūšių populiaciniai genetiniai tyrimai yra labai fragmentiški arba išvis nevykdomi, o žuvų išteklių naudojimo planuose ne visada atsižvelgiama į jau turimus duomenis apie eksploatuojamų rūšių populiacinę-genetinę struktūrą.

Lietuvoje neseniai pradėti vykdyti dviejų *Salmo* genties rūšių genetiniai tyrimai (Leliūna 2008, Samuilovienė 2012), kurių dėka kaupiamos žinios apie dirbtinėmis sąlygomis užaugintų individų, kurie vėliau yra įžuvinami Lietuvos vidaus vandens telkiniuose, įtaką verslinių žuvų rūšių populiacinės-genetinės struktūros formavimuisi. Lyginant su lašišinių žuvų tyrimais šio disertacinio darbo problematika, susijusi su europinio upinio ungurio – *Anguilla anguilla* (L.) tyrimais, skiriasi dviem aspektais: 1) ungurys yra katadrominė rūšis, todėl kitaip, nei atlantinė lašiša – *Salmo salar* L., neršia ne įžuvinimo vietovėse, o Sargaso jūroje, 2) introdukuoti ungurių jaunikliai reprezentuoja natūralią ungurių populiaciją, nes ungurių įžuvinimo veikla pagrįsta natūraliai išneršusių ungurių jauniklių gaudymu vienoje geografinėje vietovėje ir perkėlimu auginimui kitoje geografinėje vietovėje. Dėl šių priežasčių įžuvinimo poveikio

tyrimai, siekiant nustatyti šios antropogeninės veiklos įtaką ungurių populiacinės-genetinės struktūros formavimuisi, yra komplikuoti. Kadangi *Anguilla* spp. išuvinimo veikla neapsiriboja įvairių ungurių jauniklių introdukcijomis tik viename kontinente, šiuo metu kai kurių *Anguilla* genties rūšių, įskaitant *A. anguilla*, natūralus paplitimas yra pakitęs (Maes & Volckaert 2007).

Siekiant atskleisti verslinių žuvų rūšių, patiriančių skirtingo pobūdžio antropogeninį poveikį, populiacinės-genetinės struktūros formavimosi ypatumus, šiame disertaciniame darbe šalia upinių ungurių papildomai tyrinėta kontinente paplitusi rūšis – paprastasis europinis ešeris – *Perca fluviatilis* L. Skirtingai nuo upinių ungurių, šios rūšies populiacinės-genetinės struktūros ypatumai tirti natūraliose buveinėse Lietuvos ir Latvijos vidaus vandenyse, lyginant gautus duomenis su anksčiau vykdytais šios rūšies tyrimais (Nesbø *et al.* 1998b, Refseth *et al.* 1998, Nesbø *et al.* 1999, Sruoga *et al.* 2007b). Sukaupti naujausi ešerio mtDNR D-kilpos regiono duomenys įgalino atskleisti šios rūšies filogeografijos ypatumus Baltijos šalyse.

Dėl kelių objektyvių priežasčių šiame darbe didžiausias dėmesys buvo skiriamas mtDNR tyrimams. Pastaruoju metu europinio upinio ungurio genetiniai tyrimai dažniausiai buvo vykdomi pasitelkiant mikrosatelitinius DNR žymenis, tačiau daug mažiau dėmesio buvo skirta ungurių populiacinės-genetinės struktūros tyrimams naudojant mtDNR žymenis. Iki šio disertacinio darbo pradžios buvo publikuoti du straipsniai (Lintas *et al.* 1998, Daemen *et al.* 2001), kurių rezultatai paremti ungurio mtDNR D-kilpos regiono ir cyt *b* tyrimais. Pažymėtina, kad autorių skelbiamos išvados nesutapo panmiksijos hipotezės šioje rūšyje klausimu. Be to, ungurio DNR mikrosatelitų tyrimai nėra pakankamai informatyvūs siekiant išsiaiškinti šios rūšies vidurūšinę evoliuciją. Todėl europinio upinio ungurio populiacinės genetikos tyrimai, pagrįsti mtDNR sekų analize, šiuo metu yra labai svarbūs ir aktualūs. Sujungus kitų tyrėjų gautus tiriamų žuvų DNR sekų duomenis su šio darbo metu naujai nustatytais DNR sekomis atsirado galimybė atlikti tyrimus globaliu lygmeniu. Tiriant skirtingų rūšių analogiškas mtDNR sekas atsiranda galimybė

palyginti tiriamų rūšių genetinę įvairovę, nustatyti kitus svarbius šių rūšių populiacijų genetinius parametrus, papildyti žinias apie verslinių žuvų rūšių populiacinę-genetinę struktūrą.

Darbo naujumas:

1. *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono tyrimams buvo sukonstruota originali pradmenų pora Ang1, kuri taip pat gali būti panaudota *A. anguilla* ir *A. japonica* rūšių identifikavimui.
2. Pirmą kartą išsamiai tirta europinio upinio ungurio genetinė įvairovė Lietuvoje ir Latvijoje naudojant mikrosatelitinės DNR ir mtDNR molekulinis žymenis.
3. Pirmą kartą atliktas natūraliai į Lietuvą ir Latviją atplaukiančių ir introdukuotų ungurių grupių genetinės įvairovės palyginimas.
4. Pirmą kartą išsamiai tirta Lietuvos ir Latvijos vidaus vandenų ešerių populiacinė-genetinė struktūra naudojant mtDNR D-kilpos regiono genetinius žymenis.
5. Pirmą kartą naudojant molekulinis DNR žymenis tirta Ignalinos atominės elektrinės veiklos įtaka ešerio populiacinės-genetinės struktūros formavimuisi.

Mokslinė ir praktinė darbo reikšmė. Europinis upinis unguris pastaruoju metu laikomas nykstančia rūšimi. Nepaisant intensyvių šios rūšies tyrinėjimų pastaraisiais dešimtmečiais, šiuo metu vis dar trūksta esminių žinių apie šios žuvies gyvenimo ciklą, vidurūšinę evoliuciją, nerštavietę, reprodukciją, populiacinę-genetinę struktūrą, elgseną. Šiame disertaciniame darbe pateikti ungurio mtDNR žymenimis pagrįsti tyrimų rezultatai yra reikšmingi ir svarbūs populiacinės-genetinės struktūros ir vidurūšinės evoliucijos suvokimui, bei praktiniu požiūriu, nes gauti nauji genetinių tyrimų duomenys gali būti panaudoti kuriant tvarios eksploatacijos planus, siekiant apsaugoti rūšį nuo išnykimo grėsmės. Pavyzdžiui, natūraliai į Lietuvą ir Latviją atplaukusių (ATPL) ir introdukuotų Lietuvos ežeruose (INTR) ungurių grupių

palyginimas pagal jų genetinės įvairovės parametrus sukuria prielaidas ungurių išteklių valdymui bei klausimų, susijusių su ungurių žuvinimo veikla bei poveikiu rūšies ištekliams sprendimui. Praktinės reikšmės darbui taip pat suteikia originalios pradmenų poros, skirtos *A. anguilla* ir *A. japonica* rūšių identifikavimui, sukūrimas ir panaudojimas.

Disertaciniame darbe taip pat atskleisti paprastojo europinio ešerio filogeografijos dėsningumai Baltijos šalyse. Sukaupti ešerių genetinės įvairovės molekuliniai duomenys yra svarbūs tiriant genetinės įvairovės pokyčius, kuriuos galima indukuoja antropogeninė veikla.

Darbo tikslas ir uždaviniai. Šio darbo tikslas – *A. anguilla* ir *P. fluviatilis* vidurūšinės genetinės įvairovės tyrimai naudojant mikrosatelitinės DNR ir mtDNR žymenis, siekiant įvertinti galimą antropogeninį poveikį verslinių žuvų rūšių populiacinės-genetinės struktūros formavimuisi. Tikslui pasiekti buvo suformuluoti šie uždaviniai:

1. Nustatyti ungurių rūšinę priklausomybę naudojant sukonstruotą originalių pradmenų porą, skirtą *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono tyrimams.
2. Naudojant mikrosatelitinės DNR ir mtDNR D-kilpos regiono bei *cyt b* geno žymenis nustatyti ungurio vidurūšinės genetinės įvairovės parametrus.
3. Atlikti natūraliai į Lietuvą ir Latviją atplaukiančių ir introdukuotų ungurių grupių genetinės įvairovės palyginimą, siekiant įvertinti žuvinimo poveikį ungurio populiacinės-genetinės struktūros formavimuisi.
4. Nustatyti Lietuvos ir Latvijos vidaus vandens ešerių genetinę įvairovę naudojant mtDNR D-kilpos regiono genetinius žymenis.
5. Palyginti Baltijos šalių ir kitų Europos šalių ešerių populiacijų genetinę įvairovę.
6. Palyginti Drūkšių ežero bei Lietuvos ir Latvijos vidaus vandens telkinių ešerių populiacijų genetinės įvairovės parametrus siekiant įvertinti galimą antropogeninį poveikį populiacinės-genetinės struktūros formavimuisi.

Ginamieji teiginiai:

1. Sukonstruota nauja mtDNR D-kilpos regiono originalių pradmenų pora yra tinkama *A. anguilla* ir *A. japonica* rūšių identifikacijai.
2. Pagal mikrosatelitinės DNR ir mtDNR žymenų tyrimus ungurio populiacinė-genetinė struktūra pasižymi genetinė mozaika, kurios susiformavimą lemia reproduktyviai izoliuotos grupės.
3. Natūraliai į Lietuvą ir Latviją atplaukiančių ir introdukuotų ungurių grupės genetinė diferenciacija nepasižymi pagal mtDNR žymenis.
4. Skirtinguose Lietuvos ežeruose gyvenantys unguriai pasižymi skirtinga genetinė įvairove pagal mikrosatelitinės DNR ir mtDNR žymenis.
5. Lietuvos ir Latvijos priekrantės bei vakarinės dalies vandens telkinių ir rytinės kontinentinės dalies ešerių populiacijos pasižymi skirtinga genetinė įvairove.
6. Baltijos šalių ešerių populiacijai būdinga mtDNR D-kilpos regiono haplogrupė B, retai aptinkama kituose Europos regionuose.

Rezultatų pristatymas ir aprobavimas. Disertacinio darbo rezultatai paskelbti 4 straipsniuose ir 5 tarptautinėse konferencijų tezėse. Disertacijos tema perskaityti 5 pranešimai bei pristatytas vienas stendinis pranešimas tarptautinėse mokslinėse konferencijose Lietuvoje, Latvijoje, Taivanyje.

3. Literatūros apžvalga

3.1. Tyrimo objektai

3.1.1. Ungurys

Trumpa *Anguilla* genties apžvalga. Šiuo metu pasaulyje yra žinoma 19 rūšių bei porūšių, priklausančių upinių ungurių (*Anguilla*) genčiai (Aoyama 2009, Leander *et al.* 2012). Apibūdinta 16 rūšių (*A. anguilla*, *A. australis*, *A. bengalensis*, *A. bicolor*, *A. celebesensis*, *A. dieffenbachii*, *A. interioris*, *A. japonica*, *A. luzonensis*, *A. malgumora*, *A. marmorata*, *A. megastoma*, *A. mossambica*, *A. obscura*, *A. reinhardtii*, *A. rostrata*) iš kurių trys skirstomos į porūšius: *A. australis australis*, *A. australis schmidtii*; *A. bengalensis bengalensis*, *A. bengalensis labiata*; *A. bicolor bicolor*, *A. bicolor pacifica*. Skirtingų *Anguilla* genties žuvų rūšių išvaizda yra panaši, o jų taksonomija – sudėtinga ir neišbaigta (Watanable *et al.* 2004, Watanable *et al.* 2005). Pažymėtina, jog *A. luzonensis* rūšis atrasta pastaraisiais metais (Watanable *et al.* 2009, Leander *et al.* 2012).

Visos *Anguilla* genties rūšys, išskyrus Atlanto vandenyne gyvenančius europinius upinius ungurius (*A. anguilla*) ir amerikinius upinius ungurius (*A. rostrata*), aptinkamos Indijos-Ramiojo vandenynų sankirtos (biogeografinis regionas, apimantis Indijos vandenyno tropinius vandenį, vakarinės ir centrinės Ramiojo vandenyno dalis ir jūras Indonezijos teritorijoje) regione (Aoyama & Tsukamoto 1997, Lecomte-Finiger 2003, Tzeng 2004). *A. anguilla* ir *A. rostrata* rūšių atsiradimas ir paplitimas Atlanto vandenyne yra diskutuotinas (Bastrop *et al.* 2000, Lin *et al.* 2002, Tsukamoto *et al.* 2002, Minegishi *et al.* 2005). Nors dauguma *Anguilla* genties atstovų gyvena tropikuose, bet *A. anguilla*, *A. australis australis*, *A. australis schmidtii*, *A. dieffenbachii*, *A. japonica* ir *A. rostrata* yra randami vidutinių platumų klimato juostoje (Aoyama 2009). Skirtingose klimato juostose gyvenančių upinių ungurių rūšių ekologija, ypač migracijų pobūdis, ir reikšmė žmogui skiriasi (Wouthuyzen *et al.* 2009). Visos šios žuvys pasižymi gana sudėtingu gyvenimo

ciklu, nes, priklausomai nuo savo amžiaus, būna įvairių morfologinių formų, kurios gyvena skirtingoje aplinkoje (Watanabe *et al.* 2008, Inoue *et al.* 2010, Munk *et al.* 2010).

Pati *Anguilla* gentis priskiriama upinių ungurių (Anguillidae) šeimai, kuri priklauso unguriažuvių (Anguilliformes) būriui (Lecomte-Finiger 2003). Pastarasis yra priskiriamas tarpūnžuvių (Elopomorpha) antibūriui, nes visi būriai, kurie yra priskiriami šiam antibūriui, pasižymi viena bendra ir esmine charakteristika: šių žuvų gyvenimo cikle yra aptinkama leptocefalo (ypatingos išvaizdos lerva) stadija (Inoue *et al.* 2004, Lin *et al.* 2005).

Visos *Anguilla* genties rūšys yra tinkamos maistui, bet didžiausia komercine reikšme pasižymi penkios vidutinių platumų klimato juostoje gyvenančios rūšys: *A. anguilla*, *A. rostrata*, *A. japonica*, *A. australis* ir *A. dieffenbachii* (Doole 2005, Lago *et al.* 2012). Paminėtos penkios rūšys yra vienos iš vertingiausių komercinių žuvų rūšių Azijoje, Europoje, Amerikoje, Australijoje ir Naujojoje Zelandijoje (Kearney *et al.* 2008, Minegishi *et al.* 2012). Skirtingai nuo kai kurių murenų rūšių, *Anguilla* genties atstovai nėra pelningi akvariumininkystės verslui, tad gyvūnų parduotuvėse neaptinkami, o vartojami maistui: per metus visame pasaulyje yra sužvejojama maždaug 250000 t upinių ungurių (Silfvergrip 2009). Nors intensyviausiai *Anguilla* genties žuvis maistui vartojamos Azijos šalyse, tačiau pastaruoju metu didėja šios genties rūšių, ypač *A. rostrata*, *A. japonica* ir *A. australis*, produktų asortimentas Europoje (Trautner 2006, Keszka *et al.* 2009).

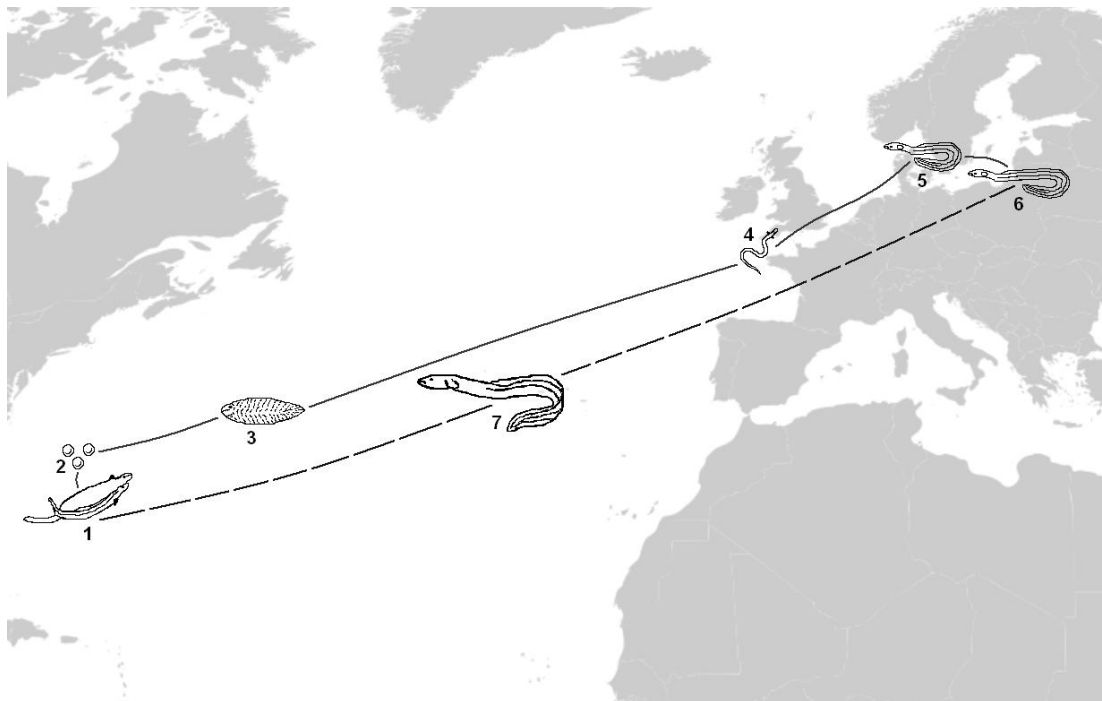
Šiuo metu dirbtinio *Anguilla* genties atstovų ar jų hibridų (Burgerhout *et al.* 2011) veisimo technologijos dar nėra pakankamai gerai ištobulintos, tad jų naudojimas ekonomiškai neatsiperka (Maes & Volckaert 2007). Todėl maždaug 95% vartojamų maistui upinių ungurių yra užauginami akvakultūroje, kuri pagrįsta ungurių jauniklių, tipišku atveju, tai yra stikliniai unguriukai, bet gali būti ir pigmentuoti unguriukai ar jauni geltonieji unguriai, gaudymu vienoje geografinėje vietovėje ir išuvinimu (angl. *restocking*) bei auginimu iki prekinės išvaizdos kitoje geografinėje vietovėje (Tzeng 2004, Zompola *et al.* 2008, Verreault *et al.* 2009). Deja, tokia veikla yra būtina sąlyga sėkmingam

šių žuvų verslininkystės užtikrinimui ir ji yra visiškai priklausoma nuo natūralių *Anguilla* genties atstovų populiacijų (Lamson *et al.* 2009, Minegishi *et al.* 2012).

A. *anguilla* gyvenimo ciklas. Rūšis pasižymi semelparija (angl. *semelparity*), tad konkretus individas per savo kelių metų ar kelių dešimtmečių trukmės (Virbickas 2000, Palstra *et al.* 2008) gyvenimą neršia tik vieną kartą (Bastrop *et al.* 2000, Edeline *et al.* 2007). Europinio upinio ungurio gyvenimo ciklas (1 pav.) pasižymi fakultatyvine (Edeline 2007) katadromija (Maes *et al.* 2005), t. y. šios žuvys neršia jūroje, bet jų maitinimasis ir augimas dažniausiai vyksta ne jūroje, o gėluose vandenyse, ir dviem metamorfozėmis (Van Ginneken *et al.* 2007). Pirmoji metamorfozė įvyksta, kuomet leptocefalas pavirsta į stiklinį unguriuką, o antroji – kuomet geltonasis unguris pradeda „sidabrėti“ keičiantis kūno atspalviui (angl. *silvering*) ir tampa sidabrinio unguriu. Pažymėtina, kad antroji metamorfozė nėra tikroji metamorfozė, nes ji pasižymi laipsniškumu ir grįžtamumu (Palstra *et al.* 2011). Nepaisant ilgalaikių ir intensyvių tyrinėjimų šios žuvies biologija dar nėra pakankamai išsamiai ištirta, kadangi vis dar trūksta informacijos apie europinio upinio ungurio gyvenimo ciklą (Van Ginneken & Maes 2005).

Be 1 pav. pavaizduotų pagrindinių gyvenimo ciklo stadijų, literatūroje kartais minima preleptocefalo stadija – išsiritusi iš ikro lerva, kuri turi trynio maišelį ir riebalinį lašelį, kuriais maitinasi (Virbickas 2000, Miller 2009). Kadangi pigmentuoto unguriuko (angl. *elver*) stadija yra trumpalaikė tarpinė stadija tarp aiškiai išreikštų stiklinio unguriuko ir geltonojo ungurio stadijų, tad pakankamai dažnai ji yra neminima. Be to, kartais ši stadija yra minima apibūdinant stiklinius unguriukus (Lecomte-Finiger 2003). Todėl tais atvejais, kuomet iš turimų šaltinių neaišku, ar tai yra stikliniai unguriukai, pigmentuoti unguriukai, ar jauni geltonieji unguriai, racionalu naudoti ungurių jauniklių sąvoką. Kai kurie mokslininkai vietoj geltonojo ungurio ir sidabrinio ungurio stadijų siūlo išskirti kelias papildomas stadijas (Durif *et al.* 2005). Šių stadijų išskyrimas yra grindžiamas „sidabrėjimo“ proceso laipsniškumu bei žuvų

fiziologiniais ir morfometriniais parametrais. Palstra *et al.* (2011) eksperimentai patvirtina tokių papildomų stadijų išskyrimo svarbą, kuomet tiriamas ungurio „sidabrėjimo“ procesas ir lytinis brendimas.



1 pav. Europinio upinio ungurio – *A. anguilla* gyvenimo ciklas: 1 – nerštas; 2 – pelaginiai ikrai; 3 – leptocefalas; 4 – stiklinis unguriukas; 5 – pigmentuotas unguriukas; 6 – geltonasis unguris; 7 – sidabrinis unguris; punktyru pažymėta migracija iš kontinento į nerštavietę.

Manoma, jog *A. anguilla* ir *A. rostrata* nerštavietės yra Sargaso jūroje (Van Ginneken *et al.* 2007, Munk *et al.* 2010); šių rūšių natūralūs gyvybingi hibridai yra aptinkami Islandijoje (Kuroki *et al.* 2008, Gagnaire *et al.* 2009). Pažymėtina, jog iki šiol Sargaso jūroje mokslininkams nepavyko stebėti neršiančių europinių upinių ungurių ar aptikti jų ikų, bet rasta mažesnių nei 10 mm leptocefalų (Van Ginneken & Maes 2005). Dėl šios priežasties informacija apie šių žuvų elgseną neršto metu ir ankstyvas gyvenimo stadijas gaunama tik netiesioginiu būdu. Pavyzdžiui, optimalios aplinkos sąlygos europiniams upiniams unguriams neršti buvo vertinamos paleidus mikroschemomis žymėtus, lytiškai subrendusius (panaudoti hormonai) gyvūnus į Sargaso jūrą ir nuotoliniu būdu fiksuojant jų elgesį bei vandens parametrus (Fricke & Kaese 1995). Nustatyta 18,7-18,8°C temperatūra ir 250-302 m gylis indikuoja, jog

nerštas turėtų vykti šiltame vandenyje, viršutiniuose jūros sluoksniuose. Sprendžiant iš turimų duomenų, europiniai upiniai unguriai sugeba nuplaukti į Sargaso jūrą (5000-6000 km), jų nerštas yra kolektyvinis, o vislumas – iki 9 milijonų 0,9-1,4 mm didumo ikrelių (Virbickas 2000, Van Ginneken & Maes 2005, Van Ginneken *et al.* 2005).

Iš pelaginių ikrų išsiritą lervos, kurios šiek tiek paaugusios įgauna specifinę išvaizdą ir vadinamos leptocefalais (Miller 2009). Toks lervinės stadijos pavadinimas atsirado todėl, kad anksčiau buvo manyta, jog tai yra atskira žuvų rūšis: *Leptocephalus brevirostris* (Lecomte-Finiger 2003). Leptocefalai yra skaidrūs, nes jie dar neturi išsivysčiusių eritrocitų (Silfvergrip 2009). Kuo konkrečiai leptocefalai minta ir kaip jie yra įtakojami mitybinės bazės Sargaso jūroje yra nežinoma (Munk *et al.* 2010). Padarius prielaidą, kad leptocefalai aktyviai nejuda, o tik yra nešami Golfo srovės, apskaičiuota, jog jiems nukeliauti iš Sargaso jūros į Europą reikia ne mažiau kaip 10 mėnesių (Bonhommeau *et al.* 2009). Ankstesnio Kettle & Haines (2006) modeliavimo metu apskaičiuota, jog trumpiausia leptocefalų kelionė truktų maždaug dvejus metus. Taigi, šiuo metu vis dar trūksta informacijos apie leptocefalų migraciją, todėl priimta manyti, jog ši migracija trunka nuo 6 mėnesių iki 3 metų.

Kuomet 70-85 mm (Boëtius & Harding 1985, Kuroki *et al.* 2008) leptocefalai pasiekia kontinentą, įvyksta metamorfozė ir jie įgauna tipiską ungurio formą (Edeline *et al.* 2007). Tokie unguriai yra maždaug 55-80 mm ilgio, sveria mažiau nei 1 g ir yra permatomi (Ringuet *et al.* 2002); todėl vadinami stikliniais unguriukais. Priklausomai nuo vandens temperatūros šios vystymosi stadijos trukmė yra 20-160 dienų (Albert *et al.* 2006). Stikliniai unguriukai gali apsigyventi jūrose, estuarijose arba migruoti į upes (Edeline 2007). Kol vandens temperatūra yra žemesnė nei 10-12°C, tol aktyvi migracija į upes nevyksta, o stikliniai unguriukai telkiasi estuarijose (Dekker 2004). Kuomet dėl pigmentacijos stiklinių unguriukų kūnas tik pradeda prarasti skaidrumą, jie vadinami pigmentuotais unguriukais (Albert *et al.* 2006). Tokiems unguriams pradeda augti dantys ir jie tampa plėšrūs. Tipišku atveju,

minimi pokyčiai atsiranda stikliniams unguriukams masiškai beplaukiant prieš upės srovę ir ieškant tinkamų gėlavandenių buveinių.

Suradus tinkamą buveinę, pigmentuotas unguriukas tampa sėslus ir pradeda intensyviai maitintis. Ši kontinentinė kelių metų ar dešimtmečių augimo fazė prasideda, kuomet gyvūno kūnas tampa 100 mm ilgio ir vadinama geltonojo ungurio stadija (Ringuet *et al.* 2002), nes tokių ungurių kūnas yra gelsvo arba žalsvo atspalvio (Dekker 2004, Dannewitz *et al.* 2005). Manoma, kad buveinės geltonieji unguriai renkasi neatsitiktinai, nes skirtingo dydžio individai gyvena skirtingoje aplinkoje (Costa *et al.* 2008). Geltonieji unguriai minta bentosiniais bestuburiais, smulkiomis žuvimis, vingiliais, varlėmis (Virbickas 2000).

Rūšiai būdingas aiškiai išreikštas lyties dimorfizmas, nes patinai subręsta anksčiau ir yra gerokai mažesni už pateles (Winter *et al.* 2007, Kettle *et al.* 2010). Skirtingai nuo ankstesnių stadijų, geltonojo ungurio stadijos individai jau gali būti lytiškai diferencijuoti (Huertas & Cerdà 2006). Pati lyties diferenciacija priklauso ne nuo konkrečių chromosomų, o nuo stiklinių unguriukų ar pigmentuotų unguriukų tankio tam tikrame vandens tūryje. Kuo didesnis individų tankis, tuo daugiau atsiranda patinų.

Lytiškai bręstančius ungurius priimta vadinti sidabriniais unguriais, nes po sidabrėjimo proceso jų kūnas tampa sidabrinės spalvos (Durif *et al.* 2005). Iš tikrųjų, šie unguriai dar nėra visiškai lytiškai subrędę, o subręsta tik kelionės į Sargaso jūrą metu ar nusigavę į nerštavietę (Palstra *et al.* 2008). Anksčiau „sidabrėja“ vyriškos lyties individai (>4 metų amžiaus), vėliau – moteriškos lyties individai (>7 metų amžiaus) (Van Ginneken *et al.* 2007). Migracija vyksta įvairiu metų laiku ir priklauso nuo geografinės vietovės (Maes & Volckaert 2007). Pavyzdžiui, iš Lietuvos ežerų unguriai intensyviausiai migruoja balandžio-gegužės ir rugsėjo-spalio mėnesiais, iš Kuršių marių į jūrą – vidurvasaryje (Virbickas 2000), o iš Airijos Šanono upės migracija vyksta rudenį-žiemą (Cullen & McCarthy 2003). Prieš keliaujant ir/arba beplaukiant į Sargaso jūrą, unguriams įvyksta daug morfologinių, fiziologinių ir elgsenos pakitimų (Fricke & Kaese 1995, Lintas *et al.* 1998, Van

Ginneken *et al.* 2007). Dažniausiai literatūroje minimi pakitimai: kūno patamsėjimas, padidėjusios akys, žiomenų ištįsimas, kaulų ir raumenų demineralizavimasis, virškinamojo trakto atrofikacija, gonadų vystymasis. Nors pastaruoju metu priimta manyti, jog sidabriniams unguriams norint pasiekti nerštavietę reikia įveikti maždaug 5000-6000 km distanciją, tačiau priklausomai nuo geografinės vietovės šis atstumas gali būti žymiai mažesnis arba didesnis (Kettle *et al.* 2010). Mažiausias atstumas būtų 2500 km, o didžiausias daugiau nei 7000 km. Iš atliktų eksperimentų yra žinoma, jog 6000 km distanciją sidabrinis unguris galėtų įveikti per 180 dienų (Van Ginneken *et al.* 2005). Šių žuvų plaukimas yra labai efektyvus, lyginant su tirtą *Salmo gentic* rūšių plaukimu. Kadangi beplaukiantys į nerštavietę individai nesimaitina, tad šiuo metu jų ekologijos tyrimų trūksta (Van Ginneken & Maes 2005).

Šiame skyrelyje pateiktos žinios apie europinio upinio ungurio gyvenimo ciklą tėra esminė informacija, tad daug kas liko nepaminėta. Nors šios žuvies biologija vis dar nepakankamai ištirta, tačiau giminingos rūšies – japoninio upinio ungurio – *A. japonica* atlikti tyrimai (Chow *et al.* 2009, Kurogi *et al.* 2011, Yoshinaga *et al.* 2011) teikia vilčių, kad pagaliau pavyks pagauti Sargaso jūroje neršiančius europinius upinius ungurius ir galiausiai išsiaiškinti šių žuvų gyvenimo ciklo paslaptis.

A. *anguilla* skaitlingumo mažėjimo problematika ir apsauga. Vykdamt ilgametę stebėseną nustatyta, kad prieš kelis dešimtmečius staiga pradėjo mažėti į kontinentą atplaukiančių stiklinių unguriukų (Cucherousset *et al.* 2007). Iš pat pradžių jų gerokai sumažėjo tik Baltijos jūros regione, tačiau jau 1980 metais visoje Europoje fiksuotas 90% stiklinių unguriukų pasipildymo (angl. *recruitment*) nuosmukis (Dekker 2004). Ungurių populiacijos gausumo sumažėjimas turėjo reikšmingos įtakos šios žuvies išteklių eksploatacijai. Pavyzdžiui, 1955-1975 metais Kuršių mariose per metus buvo sužvejojama po 200-480 t, o Lietuvos žvejų po 100-260 t, europinių upinių ungurių, kuomet per pastaruosius dešimtmečius jų buvo sugaunama tik 27-87 t (Virbickas

2000). Šiuo metu natūralus stiklinių unguriukų pasipildymas Europoje tesiekia 1%, lyginant su tuo pasipildymu, kuris fiksuotas 1960 metais (Trautner 2006). Kadangi į Baltijos jūros regioną atplaukiančių stiklinių unguriukų būdavo santykinai nedaug, lyginant su Vakarų šalimis, tad po ungurių populiacijos gausumo sumažėjimo stiklinių unguriukų pasipildymas šiame geografiniame regione beveik nebevyksta (Westin 2003). Vėlesni moksliniai tyrimai parodė, jog žymus europinių upinių ungurių skaitlingumo sumažėjimas Europoje galėjo įvykti dėl abiotinių, biotinių, antropogeninių ar genetinių veiksnių (Ringuet *et al.* 2002, Edeline 2007, Jakob *et al.* 2009, Pujolar *et al.* 2009). Dažniausiai literatūroje minimos priežastys yra pernelyg intensyvi verslininkystė (Wysujack 2007), nematodo *Anguillicola crassus* paplitimas Europoje (Kennedy 2007), buveinių netektis (Kettle *et al.* 2010), vandens užterštumas chemikalais (Van Ginneken *et al.* 2009, Geeraerts & Belpaire 2010), klimatiniai pokyčiai Sargaso jūroje (Friedland *et al.* 2007, Bonhommeau *et al.* 2008) ir migracijų trukdžiai (Winter *et al.* 2007). Kadangi konkreti europinio upinio ungurio skaitlingumo sumažėjimą lėmusi priežastis yra nenustatyta, tad manoma, jog rūšis patyrė kompleksinę neigiamų veiksnių poveikį. Pažymėtina, jog per pastaruosius dešimtmečius žymiai sumažėjo ne tik *A. anguilla* sugavimų apimtys Europoje, bet ir *A. japonica* ir *A. rostrata* sugavimų skaičius Azijoje ir Amerikoje, atitinkamai (Tzeng 2004, Albert *et al.* 2006). Be to, pastaruoju metu pradėjo mažėti ir *A. australis* bei *A. dieffenbachii* ištekliai (Doole 2005, Allibone *et al.* 2010, Kearney *et al.* 2011).

Sprendžiant iš modeliavimo rezultatų, net uždraudus visą europinių upinių ungurių žvejybą, populiacija taptų skaitlinga tik po maždaug 80 metų (Åström & Dekker 2007). Todėl siekiant apsaugoti *A. anguilla* rūšį, prieš kelerius metus nuspręsta ją įrašyti į CITES (angl. *International Council for the Exploration of the Sea*) sąrašą (Maes & Volckaert 2007). Tas lėmė ženklų šios rūšies ungurių jauniklių transportavimo į Azijos rinką sumažėjimą ir griežtą kontrolę prekiaujant. Išteklių atkūrimas Europoje yra pagrįstas žvejybos kontrole, migracijos barjerų poveikio rūšiai mažinimu ir ungurių išuvinimu (Cucherousset *et al.* 2007). Tokiu būdu yra siekiama, kad kasmet iš kiekvienos

Europos Sąjungos narės vandens telkinių išplauktų 40% sidabrinių ungurių (Dorow *et al.* 2009).

A. *anguilla* – modelinė rūšis. Nors europinio upinio ungurio gyvenimo ciklas yra sudėtingas ir šiai rūšiai būdingos tolimos migracijos, tačiau Schmidt (1923) darbai pagrindė šios rūšies panmiksijos paradigmą. Taigi, jau nuo 1923 metų europinis upinis ungurys yra tapęs vienu iš dažniausiai naudojamų panmiksijos paradigmos pavyzdžių. Nepaisant neseniai atsiradusių diskusijų (Dannewitz *et al.* 2005), ši tendencija tęsiasi ir mūsų laikais (Vasemägi 2009, Avise 2011). Iki šiol priimta manyti, jog yra viena europinio upinio ungurio populiacija, kurioje individai plačiai išplinta po įvairias buveines kontinente, bet sugrįžusios į nerštavietę žuvys poruojasi atsitiktinai. Pažymėtina, kad populiacinės genetikos tyrimuose europinis upinis ungurys yra vertinga modelinė rūšis ne tik tiriant panmiksiją, bet ir siekiant įvertinti vandenyno veiksnių įtaką šios rūšies populiacinės-genetinės struktūros formavimuisi (Daemen *et al.* 2001). Kadangi ši rūšis kartu su jai gimininga rūšimi – amerikiniu upiniu unguriu neršia Sargaso jūroje, o jų hibridai randami tik Islandijoje (Kuroki *et al.* 2008), tad šios žuvys yra puikūs modeliniai organizmai tiriant genetinių veiksnių įtaką reprodukinei izoliacijai gamtoje (Gagnaire *et al.* 2012). Be to, šios dvi rūšys gali būti panaudotos, kuomet siekiama ištirti genetinius veiksnius įtakojančius šių gyvūnų migracijos pobūdį (Liedvogel *et al.* 2011). Nors abi rūšys neršia Sargaso jūroje, Atlanto vandenyne, tačiau *A. anguilla* neatsitiktinai keliauja į Europą, o *A. rostrata* – į Ameriką.

Europinis upinis ungurys yra prisitaikęs migracijoms iš sūraus į gėlus vandenį, todėl yra dažnas katadromijos pavyzdys vadovėliuose (Silfvergrip 2009) ir vertinga modelinė rūšis osmoreguliacijos, ypač molekulinų ir fiziologinių adaptacijų (Kalujnaia *et al.* 2007), ir gėlųjų vandenų evoliucinės ekotoksikologijos (angl. *freshwater evolutionary ecotoxicology*) (Maes *et al.* 2005) tyrimuose. Ši žuvis yra puikus bioindikatorius (Belpaire & Goemans 2007): kontinente gyvena bent kelis metus, gali užaugti iki 1,2 m ilgio

(Virbickas 2000), yra plėšrus, sukaupia daug riebalų ir aptinkamas skirtingose buveinėse. Rūšies gebėjimas gyventi įvairiose buveinėse taip pat gali būti panaudotas ryšio tarp žuvų vidurūšinės įvairovės ir natūralaus mirtingumo tyrimuose (Bevacqua *et al.* 2011). Kadangi europinis upinis ungurys pasižymi didele galvų dydžio įvairove, kuri nepriklauso nuo individų kūnų ilgių, tad Cucherousset *et al.* (2011) pasirinko šią žuvį kaip tinkamą modelinį organizmą, siekdami ištirti, kaip skirtinga mityba, nulemta galvos formos, atsiliepia konkretaus individo prisitaikymui prie aplinkos (angl. *fitness*).

3.1.2. Ešerys

Trumpa *Perca genties* apžvalga. Šiuo metu pasaulyje yra žinomos trys rūšys (*P. flavescens*, *P. fluviatilis*, *P. schrenki*) priklausančios gėlavandenių ešerių (*Perca*) genčiai. *P. flavescens* (geltonasis amerikinis ešerys) randamas Šiaurės Amerikoje (Brown *et al.* 2009), *P. fluviatilis* (paprastasis europinis ešerys) plačiai paplitęs Eurazijoje (Virbickas 2000, Yang *et al.* 2012), o *P. schrenki* (balchašinis ešerys) yra saugoma endeminė rūšis, kuri aptinkama Kazachstane, Balchašo ežero baseine (Dukravets 1998). Visų šių žuvų rūšių natūralus paplitimas yra pakitęs dėl žmogaus veiklos. Pavyzdžiui, dėl intensyvių ižuvinimų geltonasis amerikinis ešerys šiuo metu Amerikoje ir Kanadoje aptinkamas už savo natūralaus paplitimo arealo (Parker *et al.* 2009), o dėl tarpkontinentinių žuvų translokacijų, šiuo metu paprastasis europinis ešerys aptinkamas ne tik Eurazijoje, bet ir Australijoje (Morgan *et al.* 2004). Po 1960 metais prasidėjusių balchašinio ešerio ižuvinimų už jų natūralaus paplitimo arealo atsirado šios ir paprastojo europinio ešerio rūšių hibridizacijos atvejų (Dukravets 1998). Mokslinėje literatūroje taip pat aprašomi reti *Perca* ir *Sander* genčių atstovų natūralios hibridizacijos atvejai (Kahilainen *et al.* 2011). Visų gėlavandenių ešerių genties rūšių išvaizda, biologija ir ekologija yra panaši. Tai yra plėšrios, nereiklios gyvenimo sąlygoms, dryžuotos, kuprotos, verpstės formos gėlavandenės žuvys, kurios turi didelę įtaką gėlų bei apysūrių

vandenų ekosistemų formavimuisi (Balkuvienė *et al.* 2003, Svanbäck & Eklöv 2006, Bergek & Björklund 2009, Olsson *et al.* 2011, Rosauer *et al.* 2011).

Pati *Perca* gentis priskiriama ešerinių (Percidae) šeimai, kuri priklauso ešeržuvių (Perciformes) būriui (Sloss *et al.* 2004). Pastarasis yra gausiausias, rūšių skaičiumi, žuvų (Pisces) antklasio būrys (Zabotkina *et al.* 2009), kurio atstovai pasižymi diploidija (Leggatt & Iwama 2003), ir priskiriamas šiurkščiažvynių (Percomorpha) antibūriui (Chen *et al.* 2012), kurio taksonomija šiuo metu yra neišbaigta pagrindinai dėl didelio rūšių skaičiaus (~15322) ir didelės šio antibūrio smulkesnių grupių įvairovės (Yagishita *et al.* 2009).

Visos gėlavandenių ešerių genties rūšys yra tinkamos maistui, bet dėl objektyvių priežasčių šiuo metu balchašinio ešerio komercinė reikšmė apribota. Tiek geltonasis amerikinis ešerys, tiek paprastasis europinis ešerys, yra svarbūs verslinės ir mėgėjiškos žūklės objektai (Balkuvienė *et al.* 2003, Rosauer *et al.* 2011). Nors dažniausiai sugaunami *P. fluviatilis* rūšies atstovai būna 15-28 cm, 70-500 g, 4-9 metų amžiaus, tačiau šios rūšies individai gali užaugti iki 50 cm ilgio, o jų svoris gali siekti 2,5 kg (Virbickas 2000). *P. flavescens* rūšies individai yra mažesni – retai sugaunami didesni nei 30 cm ilgio ir 1 kg svorio individai (Brown *et al.* 2009).

***P. fluviatilis* gyvenimo ciklas.** Rūšis pasižymi iteroparija (angl. *iteroparity*), tad konkretus individas per savo gyvenimą, kurio trukmė gali viršyti 17 metų (Balkuvienė *et al.* 2003), gali dalyvauti keliuose naujos generacijos formavimo procesuose (Blanchard *et al.* 2005). Rūšiai būdingas lytinis dimorfizmas: patelės auga greičiau ir užauga didesnės, lyginant su patiniais (Rougeot *et al.* 2002). Lytis apspręsta konkrečių chromosomų: patelės turi XX chromosomas, o patinai – XY chromosomas. Diploidinis chromosomų rinkinys sudarytas iš 48 chromosomų (Virbickas 2000). Paprastieji europiniai ešeriai lytiškai subręsta 2-4 metų amžiaus (Bergek & Björklund 2009). Nerštas prasideda pavasarį, kuomet vandens temperatūra siekia 8-10°C (Čech *et al.* 2011). Nors uždarų vandens telkinių ešerių populiacijų nerštas vyksta jų gyvenamosiose vietovėse, tačiau kai kurios ešerių populiacijos prieš nerštą

pasižymi migracijomis (Nesbø *et al.* 1998b, Olsson *et al.* 2011). Pavyzdžiui, šiuo metu įtariama, jog ešeriai neneršia Baltijos jūroje, prie Lietuvos krantų, o iš Baltijos jūros migruoja į nerštavietes, kurios yra Kuršių mariose arba Nemuno upės žemupyje (Paulauskas & Ložys 2001, Sruoga *et al.* 2007b). Skirtingai nuo giminingos paprastojo sterko – *Sander lucioperca* (L.) rūšies (Lappalainen *et al.* 2003), ešeriai nestato lizdų, o neršia sekliuose vandenyse ant įvairių jau esamų substratų ar augalų (Snickars *et al.* 2010); panašu, kad substrato pasirinkimas yra neatsitiktinis. Rūšiai būdinga poligamija: kuomet patelės išneršia visus ikrus vienu kartu (Castets *et al.* 2012), keli patinai juos apvaisina (Thorpe 1977). Vislumas: 10-300 tūkstančių 2,3-2,8 mm dydžio lipnių, gelsvų ikrelių, kurie dažniausiai randami 0,3-1 m ilgio kaspiniškose dėtyse (Virbickas 2000). Tėvai palikuonimis nesirūpina (Teletchea *et al.* 2009). Palikuonių išgyvenamumas sekliuose ežeruose yra žymiai įtakotas vėjo ir bangų (Čech *et al.* 2011). Embrionai vystosi 8-11 parų, o išsiritusios lervos būna 4,5-6 mm dydžio (Virbickas 2000). Lervai pasiekus 15-18 mm dydį, formuojasi žvynai ir lerva tampa mailiumi, kuris minta bestuburiais. Jauni ešeriai dažniausiai plaukioja guotuose, kuriuose yra daug giminingų individų (Gerlach *et al.* 2001). Manoma, kad guotų sudarymas ir palaikymas priklauso nuo individų gebėjimo skirti savo guoto kvapą, nuo kitų guotų kvapų (Behrmann-Godel *et al.* 2006) bei individų dydžio (Vainikka *et al.* 2012). Dideli ešeriai linkę gyventi atskirai nuo savo gentainių ir maitintis ežerų gilumose (Balkuvienė *et al.* 2003).

***P. fluviatilis* – modelinė rūšis.** Siekiant išsamiau išsiaiškinti kokie veiksniai, ir kokios jų tarpusavio sąveikos, inicijuoja žuvų reprodukciją, Wang *et al.* (2006) savo tyrimams kaip modelinę rūšį pasirinko paprastąjį europinį ešerį. Dėl *P. fluviatilis* moteriškos lyties individų savybės išneršti visus turimus ikrus vieno neršimo metu, ši rūšis taip pat yra vertinama oocitų proteomikos tyrimuose: kaspiniškos dėtys, su daugybe ikrų, suteikia galimybę tuo pačiu metu tirti tiek embrionų ir lervų vystymąsi, tiek oocitų morfologiją ir biochemines savybes (Castets *et al.* 2012). Kadangi ešeriai nepasižymi

tolimomis migracijomis, tad jie dažnai panaudojami aplinkos monitoringo programose. Lietuvoje paprastasis europinis ešeris buvo pasirinktas genotoksiniams bei radiologiniams tyrimams (Čepanko *et al.* 2006, Andreikėnaitė 2010). Pastaruoju metu šios rūšies svarba taip pat didėja žuvų populiacinės genetikos tyrimuose. Pavyzdžiui, Nesbø *et al.* (1999), siekdami išsiaiškinti Europoje gyvenančių gėlavandenių žuvų rūšių filogeografijos ir poledynmetinių migracijų dėsninumus, dėl paprastojo europinio ešerio dažnumo šiame kontinente, atsparumo įvairioms temperatūroms bei nežymaus įžuvinimo poveikio, pasirinko ešerį modeline rūšimi molekuliniams tyrimams. Siekiant išsiaiškinti rūšių formavimosi procesus, Bergek & Björklund (2007) ištyrė kelias vieno 24 km² ežero ešerių imtis. Paaiškėjo, kad tirtų ešerių imčių genetiniai skirtumai nulemti kriptinių barjerų, kurie gali būti žymiai dažnesni nei buvo manoma iki šiol.

Reziumuojant, paprastasis europinis ešeris yra dažna verslinė žuvų rūšis Europoje (Snickars *et al.* 2010, Vainikka *et al.* 2012), tad šiuo metu sukaupta daug žinių apie šios žuvies biologiją ir ekologiją (Virbickas 2000, Svanbäck & Eklöv 2006, Kahilainen *et al.* 2011). Be to, pastaruoju metu gausėja šios rūšies genetinių tyrimų (Nesbø *et al.* 1998b, Behrmann-Godel *et al.* 2006, Olsson *et al.* 2011, Yang *et al.* 2012). Visa tai sąlygoja mokslininkų pasirinkimą žuvų tyrimuose naudoti paprastuosius europinius ešerius.

3.2. Antropogeninė veikla tiriamų žuvų aplinkoje

3.2.1. *A. anguilla* įžuvinimas

Europinio upinio ungurio įžuvinimo veikla prasidėjo 1908 metais, kuomet vokiečiai įkūrė stiklinių unguriukų stotį Severne (Anglija) ir pradėjo tiekti gyvus stiklinius unguriukus į Hamburgą (Dekker 2004). Po antrojo pasaulinio karo ši veikla tapo intensyvi, ypač Baltijos jūros regione (Westin 2003). Viena iš pagrindinių priežasčių, kodėl stikliniai unguriukai buvo masiškai įžuvinami Baltijos jūros regione buvo bandymas išsaugoti komercinę ungurių žvejybą Baltijos regiono šalyse. Kita priežastis – kai kurių

mokslininkų pasiūlymas skatinti europinio upinio ungurio išuvinimo veiklą Baltijos jūros regione (Dekker 2003). Pastarasis pasiūlymas buvo paremtas faktu, kad pietiniuose regionuose stiklinių unguriukų atplaukia per daug ir todėl ten vyksta intensyvi vidurūšinė konkurencija, o šiauriniuose regionuose – priešingai – yra daug resursų, bet mažai atplaukiančių stiklinių unguriukų.

Pirmieji išuvinimai Lietuvoje prasidėjo 1928-1939 metais, kuomet 3,2 milijonai pigmentuotų unguriukų buvo paleisti į ežerus esančius Vilniaus regione (Shiao *et al.* 2006). 1970-1980 metais iš vakarų Europos šalių buvo įsigyta ungurių jauniklių už 300 tūkstančius USD (Virbickas 2000). Lietuvoje ungurių jaunikliais išuvinami tik vidaus vandens telkiniai, įskaitant Kuršių marias, o kai kuriose kitose šalyse ungurių jaunikliai paleidžiami ir į Baltijos jūrą (Limburg *et al.* 2003). Per 1995-2003 metus į Kuršių marias buvo paleista 263000 ungurių jauniklių (Lin *et al.* 2007). Sprendžiant iš 2012 metų vasarą Lietuvos spaudoje pasirodžiusių pranešimų, 2011 metais į 21 valstybinės reikšmės vandens telkinį buvo paleista 134000 ungurių jauniklių, 2012 metais į 113 valstybinės reikšmės vandens telkinių buvo paleista 440000 ungurių jauniklių, o 2013 metais planuojama įsigyti 0,75-1 milijoną stiklinių unguriukų ir jais vėl išuvinoti 113 valstybinės reikšmės vandens telkinių; viso projekto, kuris baigsis 2014 metų pabaigoje, vertė yra 4,86 milijonai Lt. Kadangi kiekvieno Lietuvos ežero išuvinimas yra unikalus, o tarp artimų ežerų vyksta ungurių migracija, tad dažniausiai literatūroje apibūdinama ne konkretaus ežero, bet regiono situacija. Pavyzdžiui, pirmasis tiesioginis išuvinimas Dringio ežere įvyko tik 2003 metais, kuomet į ežerą buvo paleista maždaug 140000 ungurių jauniklių, tačiau anksčiau buvo išuvinami greta šio ežero esantys Aukštaitijos nacionalinio parko (ANP) ežerai (Pilecka-Rapacz & Kesminas 2006); paskutinis ANP ežerų išuvinimas datuojamas 1996 metais. Todėl dar 1993-2002 metais vykdytų tyrimų metu Balkuvienė *et al.* (2003) Dringyje sugavo ungurių (santykinis gausumas buvo 0,25%).

Nors kai kurie mokslininkai yra linkę manyti, kad tokia ungurių išuvinimo veikla yra neutrali ar net pozityvi (Dekker 2004), tačiau kaip yra iš tikrųjų nėra tiksliai žinoma, nes daugelio išuvinimo programų efektyvumas

likdavo nenustatytas (Shiao *et al.* 2006). Siekiant apsaugoti europinį upinį ungurį nuo nykimo, ICES (angl. *International Council for the Exploration of the Sea*) nusprendė vertinti ungurių žuvinimo veiklą kaip potencialiai žalingą. Šiuo metu daugėja duomenų, kad minėta išteklių gausinimo strategija yra išties žalinga.

Reikėtų akcentuoti, jog žuvinimo veikla *A. anguilla* rūšiai turi tiek tiesioginį, tiek netiesioginį poveikį. Tiesioginis poveikis yra ungurių jauniklių gaudymas vienoje geografinėje vietovėje ir paleidimas kitoje geografinėje vietovėje ir šios veiklos pasekmės. Netiesioginis poveikis pasireiškia ungurių jauniklių žuvimu juos gaudant, transportuojant ar auginant baseinuose (Ringuet *et al.* 2002), lyčių santykio pakitimu (Huertas & Cerdà 2006), parazitinių infekcijų plitimu (Van Ginneken *et al.* 2004, Kennedy 2007, Jakob *et al.* 2009), sidabrinių ungurių nesugebėjimu iškeliauti iš nepratakių ežerų arba dėl migracijos trukdžių, atsiradusių dėl užtvankų, elektrinių ar kitų objektų įrengimo (Wysujack 2007).

Sunku būtų išvelgti teigiamus žuvinimo veiklos aspektus *A. anguilla* rūšiai. Pirma, šiuo metu yra neaišku ar žuvinti unguriai dalyvauja neršto procese (Westin 2003, Limburg *et al.* 2003). Jeigu bus atlikti tyrimai, patvirtinantys, kad žuvinti unguriai nesugeba migruoti iki nerštaviečių ir tuo pačiu nedalyvauja neršto procese, tuomet paaiškės, kad žuvinimo programos ne tik kad nepadeda atkurti šių žuvų išteklių, o tik dar labiau juos eikvoja. Antra, šiuo metu vis dar nepakankamai ištirta (Avisé *et al.* 1986, Dannewitz *et al.* 2005, Maes *et al.* 2006, Cagnon *et al.* 2011) ir suprasta (Vasemägi 2009, Kettle *et al.* 2010, Avisé 2011) europinio upinio ungurio populiacinė-genetinė struktūra. Tai, kad europinis upinis unguris yra panmiksinė rūšis yra būtina žuvinimo veiklos prielaida, lyg ir turinti pateisinti šią veiklą, tačiau atlikus išsamius ungurių populiacinės-genetinės struktūros tyrimus ši prielaida gali būti paneigta. Jeigu žuvinti unguriai dalyvauja neršto procese, tuomet jie turi įtakos populiacinės-genetinės struktūros formavimuisi, o rūšiai esant nepanmiksinei, gali būti prarasta dalis genetinės įvairovės.

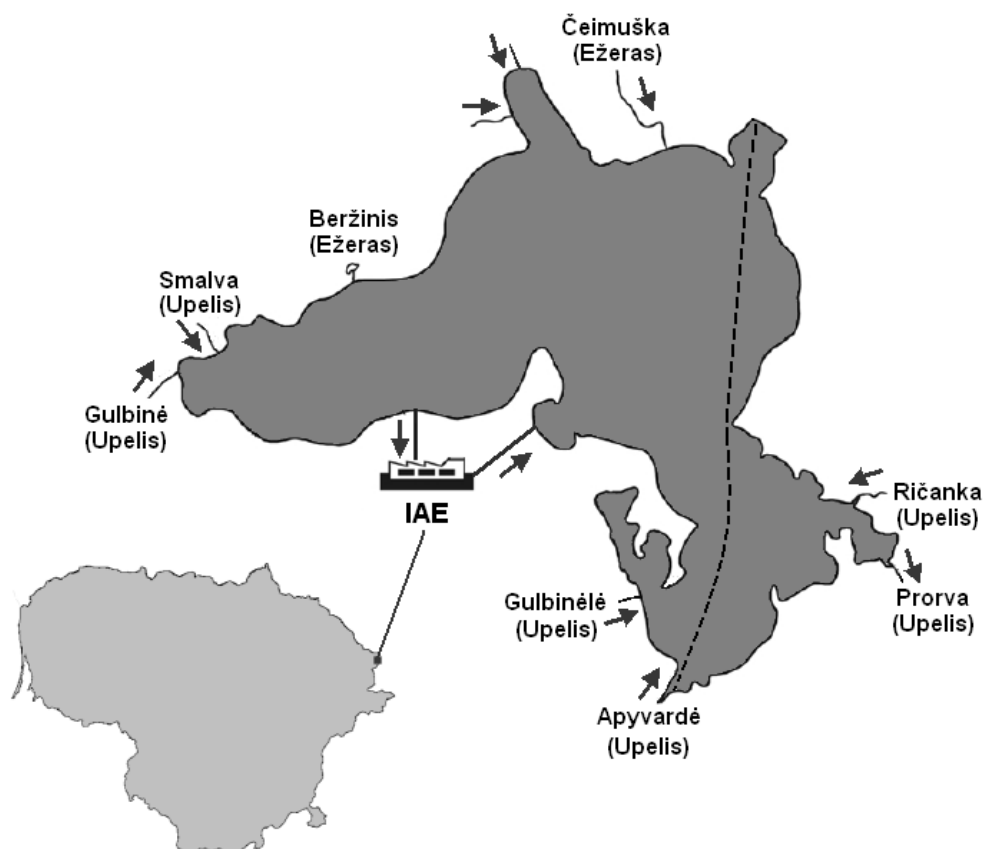
Kadangi netiesioginis europinio upinio ungurio įžuvinimo poveikis neigiamai atsiliepia tiek rūšiai, tiek verslininkystei, tad šios veiklos nešamą žalą bandoma sumažinti iki minimumo. Pavyzdžiui, nematodo *Anguillicola crassus* infekcija ne tik žymiai sumažino europinio upinio ungurio populiacijos skaitlingumą, bet ir sukėlė daug finansinių nuostolių akvakultūrai ir komercinei ungurių žvejybai (Kennedy 2007).

Galiausiai, *Anguilla* spp. įžuvinimo veikla neapsiriboja ungurių jaunikių introdukcijomis tik viename kontinente. Dar visai neseniai europiniai upiniai unguriai buvo transportuojami ir į Azijos šalis (Ringuet *et al.* 2002). Taigi, dėl įžuvinimo veiklos šiuo metu kai kurių *Anguilla* genties rūšių, įskaitant europinį upinį ungurį, natūralus paplitimas yra pakitęs (Maes & Volckaert 2007). Visai neseniai Europoje buvo atrasta *A. rostrata* rūšies individų (Frankowski *et al.* 2009) ir panašu, kad ateityje ši rūšis bus dažniau aptinkama Europoje, nes amerikinių upinių ungurių įžuvinimo išlaidos yra mažesnės nei europinių upinių ungurių (Trautner 2006). Tokių introdukcijų ilgalaikės pasekmės yra neaiškios. Viena iš galimų pasekmių yra masinė *A. anguilla* ir *A. rostrata* hibridizacija, jei šių rūšių individai sugebėtų kartu nuplaukti į Sargaso jūrą ir ten neršti. Kadangi ateityje, tiek Europoje, tiek Lietuvoje, tikėtinas kitų *Anguilla* genties rūšių importavimas, prekyba bei vandens telkinių įžuvinimas ungurių jaunikiais, tad būtina šiuos procesus kontroliuoti. Vienas iš pagrindinių būdų, leidžiančių įvertinti procesus, vykstančius populiacijose, tai molekulinę technologiją, skirtą *Anguilla* genties rūšių identifikacijai, naudojimas vykdant įžuvintų išteklių stebėseną ir kontrolę (Lago *et al.* 2012).

Apibendrinant, *Anguilla* genties įžuvinimas nėra tinkama ilgalaikė alternatyva šios genties atstovų dirbtinio veisimo technologijoms, nes, remiantis pateiktais europinio upinio ungurio įžuvinimo veiklos problematikos pavyzdžiais galima daryti prielaidas, kad tokia antropogeninė veikla kenkia eksploatuojamoms ungurių rūšims. Todėl norint apsaugoti šias rūšis būtina tobulinti dirbtinio veisimo technologijas (Maes & Volckaert 2007).

3.2.2. Ūkinė veikla Drūkšių ežere

Drūkšių ežeras tyvuliuoja ežeringiausioje (Jablonskis & Jurgelėnaitė 2007) Lietuvos teritorijos dalyje: šiaurės rytuose (2 pav.), prie Lietuvos, Baltarusijos ir Latvijos valstybių sienų.



2 pav. Drūkšių ežero ir Ignalinos atominės elektrinės (IAE) lokacijos: punktyru atskirtos skirtingos Drūkšių ežero dalys, atitinkamai priklausančios Lietuvai ir Baltarusijai; rodyklės žymi vandens tėkmės kryptį upeliuose ir kanaluose. Paveikslas parengtas remiantis Šarauskiene (2002) publikacija.

Šiuo metu Dauguvos upės baseinui priklausantis ledyninės kilmės Drūkšių ežeras yra 49 km² ploto, 7,5 m vidutinio gylio bei 33,3 m didžiausio gylio, eutrofinis vandens telkinys (141,6 m virš Baltijos jūros lygmens), į kurią įteka Lietuvos ir Baltarusijos teritorijose esantys Apyvardė, Gulbinė, Gulbinėlė, Smalva, Karosinė, Ričanka, D-1, D-2, D-3, D-4 bei D-5 upeliai, o išteka Prorva upelis (Jablonskis *et al.* 2007, Marčiulionienė *et al.* 2011). Drūkšiai – didžiausias Lietuvos ežeras, o šio ežero baseinas, kuriam priskiriami Lietuvos (50%), Baltarusijos (32%) ir Latvijos (18%) teritorijose esantys

miškai (42%), ežerai (22,5%), žemė, skirta ūkio reikmėms (17%), ariama žemė (10%), pelkynai (6,9%) ir keliai bei kiti žmogaus veiklos konstruktai (1,5%), siekia 613 km² (Mažeika & Taminskas 2005, Mažeika *et al.* 2006). Tiek paviršiniai, tiek giluminiai Drūkšių ežero baseino resursai yra intensyviai eksploatuojami, nes šis baseinas įtakojamas urbanizacijos, pramonės ir žemės ūkio plėtros. Nors maždaug 25 metus Drūkšių ežeras buvo naudojamas Ignalinos atominės elektrinės (IAE) dviejų (dažniausiai vienu metu veikė tik vienas iš jų) Černobilio atominės elektrinės tipo RBMK-1500 branduolinių reaktorių vėsinimui, tačiau radiologinių ir radioekologinių tyrimų rezultatai rodo, kad čia gyvenančios žuvys yra tinkamos žmogaus mitybai, nes jose susikaupusios radionuklidų koncentracijos yra nekenksmingos (Mažeika & Motiejūnas 2003, Virbickas & Virbickas 2005, Nedveckaitė *et al.* 2011). Žuvų ištekliai šiame ežere 2007 metais siekė vidutiniškai 671,78 t, bet iš 14 žuvų rūšių didele biomase pasižymėjo tik paprastoji kuoja (*Rutilus rutilus* (L.), 38,7 %), ešeris (*Perca fluviatilis* L., 15,7 %), paprastasis karšis (*Abramis brama* (L.), 14 %), paprastasis lynas (*Tinca tinca* (L.), 12,1 %) ir paprastasis plakis (*Blicca bjoerkna* (L.), 9,5 %) (Kesminas & Olechnovičienė 2008).

Iki šiol vykdytą ir šiuo metu tebevykdomą ūkinę veiklą Drūkšių ežere bei šio vandens telkinio baseine galime suskirstyti į kelis pagrindinius tipus: žvejyba, Drūkšių ežero vandens nuotekio reguliavimas, IAE veikla ir įvairios cheminės sudėties nuotekos iš Visagino miesto ar gretimų teritorijų aplink Drūkšių ežerą (Šarauskienė 2002, Mažeika *et al.* 2006, Kesminas & Olechnovičienė 2008, Marčiulionienė *et al.* 2011, Nedveckaitė *et al.* 2011). Nors ir yra duomenų, jog nuotekos iš Visagino miesto gali sukelti genotoksinius efektus (Virbickas & Virbickas 2005), o žvejyba Drūkšių ežere vyksta nuo seno, tačiau didžiausią poveikį Drūkšių ežero ekosistemai turėjo jo nuotekio reguliavimas XX amžiaus pradžioje ir IAE veikla (Mažeika & Taminskas 2005). Vien tik dėl IAE veiklos Drūkšių ežero ekosistemos evoliucijos pokyčiai buvo kelis šimtus kartų intensyvesni, nei pokyčiai vykstantys natūraliose sistemose (Virbickas & Virbickas 2005). Deja, po atominių elektrinių veiklos nutraukimo ekosistemos niekada nesugrįžta į tą

būklę, kuri joms buvo būdinga prieš pradėdant veikti šioms atominėms elektrinėms. Iš 23-26 žuvų rūšių, gyvenusių Drūkšių ežere iki IAE veiklos pradžios, šiuo metu teliko 14 žuvų rūšių (Kesminas & Olechnovičienė 2008). Vykdomų Drūkšių ežero ekosistemos ir jos komponentų mokslinių tyrimų svarba dar padidėtų, jeigu būtų įgyvendintas planas šalia buvusios IAE pastatyti naują Visagino atominę elektrinę.

3.3. Populiacinė-genetinė struktūra

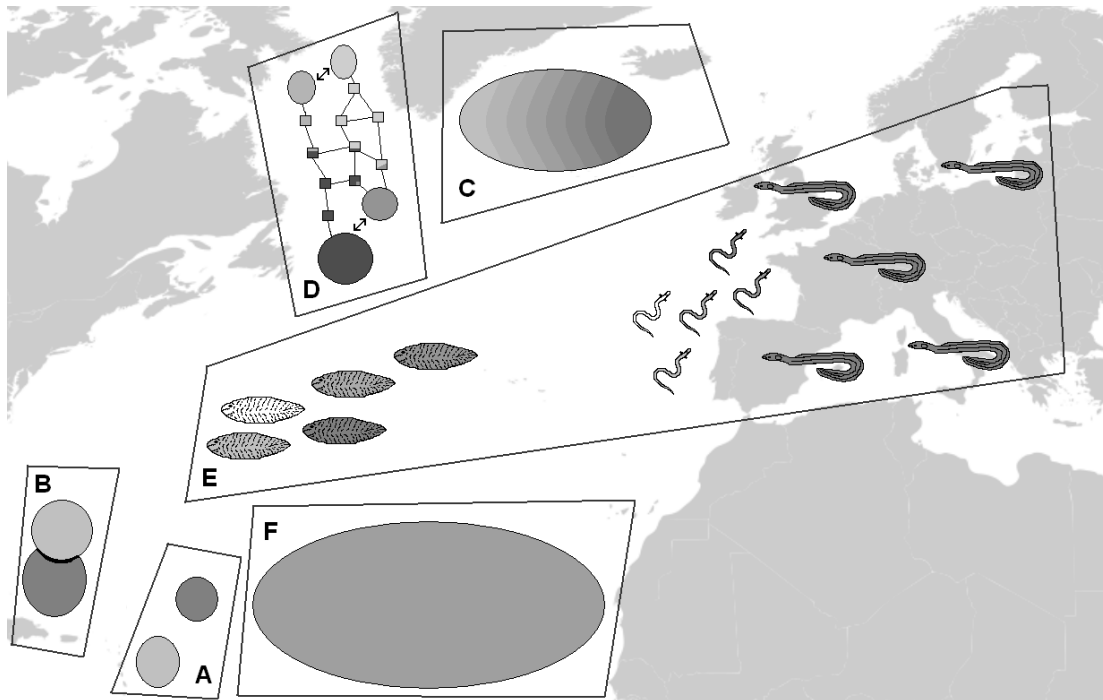
3.3.1. Žuvų populiacinės genetikos teoriniai aspektai

Vidurūšinė genetinė įvairovė, populiacinė-genetinė struktūra ir genetinė diferenciacija. Kiekviena atskiros rūšies populiacija pasižymi skirtingu genofondu, o jų visuma sudaro rūšies vidurūšinę genetinę įvairovę, nes rūšies areale niekada nebūna identiškų aplinkos sąlygų (Marshall *et al.* 2010). Populiacinėje genetikoje organizmų vidurūšinė genetinė įvairovė suprantama kaip alelių, haplotipų ir genotipų visuma, o jos pagrindiniai parametrai yra alelių, haplotipų bei genotipų dažniai, heterozigotiškumas ir polimorfizmas. Kadangi alelių, haplotipų ir genotipų dažniai populiacijose nuolat kinta, tad siekdami įvertinti šių dažnių pokyčius turime vadovautis ne tik vidurūšinės genetinės įvairovės sąvoka, bet ir populiacinės-genetinės struktūros sąvoka. Laikre *et al.* (2005a) populiacinę-genetinę struktūrą apibrėžė kaip rūšies genetinės įvairovės pasiskirstymo pobūdį (angl. *pattern*) populiacijose, t. y. jų viduje, ir tarp populiacijų. Deja, toks apibrėžimas neatsižvelgia į populiacinės-genetinės struktūros savybę kisti. Taigi, populiacinė-genetinė struktūra galėtų būti apibrėžta kaip populiacijos alelių, haplotipų ir genotipų bei jų dažnių pokyčių erdvėje ir laike dėl kryžminimosi tipo, mutacijų, genų dreifo, genų srauto ir gamtinės atrankos visuma. Populiacinės-genetinės struktūros stabilumas gali būti įvertintas Hardžio ir Vainbergo pusiausvyra. Siekiant įvertinti rūšies populiacinę-genetinę struktūrą bei nustatyti skirtumus tarp skirtingų populiacijų ar subpopuliacijų naudojame genetinės diferenciacijos sąvoką. Dažniausiai genetinė diferenciacija vertinama

pasitelkus F statistiką, apskaičiuojant fiksacijos indeksą (F_{ST}) (Çiftci & Okumuş 2002). Šiek tiek rečiau naudojami F_{ST} analogai, pavyzdžiui Φ_{ST} , G_{ST} ir R_{ST} (Marko & Hart 2012).

Populiacijų ryšiai jūrose. Populiacijų ryšių jūrose (angl. *marine connectivity*) tyrimas ir jų nustatymas yra sudėtingas procesas, nes, skirtingai nuo kontinentų ekosistemų, daugeliui vandens gyvūnų rūšių būdingos lervinės stadijos, kurios paplinta labai dideliame plote, todėl ekologiniai tyrimai, paremti organizmų stebėjimu jų lervinių stadijų vystymosi metu ne visada yra galimi (Féral 2002). Todėl tokiais atvejais reikia pasitelkti alternatyvius tyrimo metodus, pavyzdžiui tuos, kurie naudojami populiacinėje genetikoje: genų srauto nustatymas iš molekulinė duomenų suteikia galimybę tirti populiacijų ryšius jūrose netiesiogiai (Hedgecock *et al.* 2007).

Dauguma jūros organizmų pasižymi dideliu geografiniu paplitimu, ilgaamžiškumu, vėlyvu brendimu, dideliu vislumu ir mažu suaugėlių išgyvenamumu dėl kintančių vandenyno sąlygų (Hedgecock & Pudovkin 2011). Daugumai tos pačios rūšies organizmų būdingi subtilūs genetiniai skirtumai, kuriuos populiaciniame lygmenyje daugiau lemia kiekybiniai skirtumai, pavyzdžiui, skirtingas mtDNR haplotipų skaičius ir jų dažnis (Van Ginneken & Maes 2005). Tiriant rūšis, kurioms būdinga silpna arba sunkiai tiriamą genetinę struktūrizaciją (Selkoe *et al.* 2010), būtina ištirti daug individų. Remiantis skirtingu genetinės diferenciacijos pobūdžiu, aptinkamu jūros organizmų populiacijose, ir populiacijų uždaro lygmeniu Hellberg *et al.* (2002) išskyrė šešis skirtingus populiacijų ryšių jūrose tipus: uždara populiacija, filogeografinis lūžis (angl. *phylogeographic break*), geografinis gradientas (angl. *geographic cline*), genų srauto tiltas (angl. *stepping stone gene flow*), chaotiškas genetinis nevienodumas (angl. *chaotic genetic patchiness*) ir plataus masto homogeniškumas (angl. *broad-scale homogeneity*). Šių tipų schematinis pavaizdavimas pateiktas 3 pav.



3 pav. Pagrindiniai tarppopuliacinių ryšių tipai jūrinių žuvų populiacijose: **A** – uždara populiacija (pavyzdžiui, tarp dviejų atskirų populiacijų nevyksta genų mainai); **B** – filogeografinis lūžis; **C** – geografinis gradientas; **D** – genų srauto tiltas (pavyzdžiui, vieną artimiausių populiacijų porą su kita pora sieja „tiltai“); **E** – chaotiškas genetinis nevienodumas (pavyzdžiui, tokia struktūra būdinga *A. anguilla* rūšiai); **F** – plataus masto homogeniškumas; apskritimai ir elipsės žymi atskiras populiacijas; skirtingo intensyvumo spalva pažymėti apskritimai, elipsės ir ungurių vystymosi stadijos atspindi tarppopuliacinių ir vidupopuliacinių genetinių skirtumų mastą; abipusės rodyklės indikuoja intensyvų genų srautą tarp artimų populiacijų porų; kvadratai žymi nedideles tarpines teritorijas, per kurias vyksta genų srautas tarp tolimų populiacijų; leptocefalų ir stiklinių unguriukų siluetai žymi ankstyvesnes postembrioninio vystymosi stadijas, o kontinente gyvenančius geltonuosius ungurius žymi didesnių ungurių siluetai.

Uždara populiacija (3A pav.) – populiacija, kuri pasižymi išreikšta genetinė diferenciacija nuo gretimų populiacijų. Tokios populiacijos dažnai pasižymi unikaliais aleliais (angl. *private alleles*). Unikalūs aleliai – aleliai, kurie yra randami tik tose populiacijose, kuriose jie atsirado. Pagrindiniai mechanizmai, kurie atskiria žuvų rūšių populiacijas, yra apribotas išplitimas (angl. *restricted dispersal*) ir individų gebėjimas sugrįžti į jų tėvų nerštavietes (angl. *natal homing*) (Laikre *et al.* 2005a). Uždaros populiacijos yra būdingos atlantinės menkės – *Gadus morhua* L. (Gadidae) rūšiai (Hauser & Carvalho 2008 bei nuorodos šiame darbe). Šios rūšies populiacijų izoliacija yra nulemta

vandenyno srovių, gelmės ar kitų izoliacijos mechanizmų, pavyzdžiui, biologinių barjerų.

Filogeografinis lūžis (3B pav.) – genetinės diferenciacijos tarp populiacijų atsiradimas dėl praeityje egzistavusių biogeografinių barjerų. Pažymėtina, jog biogeografinis barjeras gali tebeegzistuoti tarp tiriamų populiacijų. Geriausiai žinomas filogeografinis lūžis yra prie Canaveralio kyšulio (JAV, Florida). Šis filogeografinis lūžis įtakoja kelių bestuburių ir žuvų rūšių populiacijų genetinę diferenciaciją.

Geografinis gradientas (3C pav.) – tolygiai kintantis alelių dažnių pokytis tarp skirtingų geografinių vietovių. Geografinių gradientų atradimas jūrose gyvenančių organizmų populiacijose dažniausiai parodo, jog tose populiacijose genų srauto poveikis yra mažesnis už gamtinės atrankos poveikį. Vadinasi, vienas iš būdų kaip susiformuoja geografiniai gradientai yra skirtingas gamtinės atrankos poveikis populiacijos individams priklausomai nuo pastarųjų išplitimo erdvėje. Geografiniai gradientai taip pat gali susiformuoti, kuomet tarp ilgesnį laiko tarpą atsiskyrusių populiacijų vėl atsiranda genų mainai. Geografiniai gradientai buvo rasti tiriant dvi Gadidae šeimos rūšis, t. y. atlantinę menkę ir aliaskinę rudagalvę menkę – *Theragra chalcogramma* (Pallas), molekulinio žymeniu pasirinkus *PanI* (angl. *pantophysin*) geną (Canino *et al.* 2005, Hauser & Carvalho 2008). Geografiniai gradientai taip pat randami naudojant kitus molekulinis žymenis ir tiriant kitas žuvų šeimas. Pavyzdžiui, geografiniai gradientai buvo nustatyti, tiriant kai kurių *Anguilla* genties atstovų baltymų polimorfizmą (Maes & Volckaert 2002).

Genų srauto tiltas (3D pav.) – genetinės diferenciacijos didėjimas tarp populiacijų, kintant geografiniam atstumui tarp jų. Nors dažniausiai vietoj genų srauto tilto sąvokos yra naudojama erdvinės izoliacijos (angl. *isolation by distance* (IBD)) sąvoka, tačiau pastarąją turėtų būti apibrėžiamas procesas, o ne pobūdis. Genų srauto tiltas atsiranda, kuomet genų srautas tarp geografiškai tolimų populiacijų yra apribotas ir vyksta per nedideles tarpines teritorijas, vadinamas „tiltais“, kurie sujungia vieną nuo kitos geografiškai nutolusią populiaciją ar jų grupę, tuo tarpu geografiškai artimoms populiacijoms

būdingas intensyvus genų srautas. Genų srautų tiltai yra gana dažni tarp jūrose gyvenančių žuvų populiacijų. Jais pasižymi bent viena *Anguilla* genties rūšis: *A. australis* (Shen & Tzeng 2007).

Chaotiškas genetinis nevienodumas (3E pav.) – suaugę populiacijos individai pasižymi mažais genetiniais skirtumais, kuomet, tiriant tos pačios vietovės skirtingu metu pagautas jaunų populiacijos individų, pavyzdžiui lervų, imtis, tarp jų nustatoma patikima genetinė diferenciacija. Pažymėtina, jog gana dažnai chaotiško genetinio nevienodumo sąvoka, vadinama genetiniu nevienodumu, taikoma visoms rūšies gyvenimo ciklo stadijoms ir naudojama tais atvejais, kuomet atrastų genetinių skirtumų tarp imčių atsiradimo kilmė yra neaiški, nes jie nėra stabilūs erdvėje ir laike (Selkoe *et al.* 2010, Pujolar *et al.* 2011a). Siekiant tiksliau apibūdinti reiškinius, tekste bus naudojamos dvi atskiros sąvokos: chaotiškas genetinis nevienodumas, apibūdinantis situaciją, kuomet jauni individai pasižymi dideliais genetiniais skirtumais, o suaugę individai pasižymi mažais genetiniais skirtumais, ir genetinis nevienalytiškumas, reiškiantis, kad tiriamų gyvenimo ciklo stadijų individų imtys pasižymi patikima genetinė diferenciacija, kuri nėra stabili erdvėje ir laike. Chaotiškas genetinis nevienodumas gali atsirasti dėl penkių pagrindinių priežasčių: jauni individai atkeliauja iš skirtingų nerštaviečių; jaunų individų paplitimas yra paveiktas skirtingų srovių (Selkoe *et al.* 2006); gamtinė atranka smarkiai veikia jaunus individus; gamtinė atranka dar nespėjo išnaikinti dalies genetinės įvairovės, esančios tarp jaunų gyvūnų; Hedgecock'o efektas (angl. *Hedgecock effect*) (Bergek & Björklund 2009). Hedgecock'o efektas, kuris dažniausiai vadinamas varžovų reprodukcinės sėkmės loterija (angl. *sweepstakes reproductive success* (SRS)) (Hedgecock & Pudovkin 2011), apibūdina dideliu vislumu pasižyminčių rūšių skirtingų kartų individų genetinių pokyčių atsiradimą dėl šių rūšių mažo suaugėlių skaičiaus neršimo procese. Mažas suaugėlių skaičius nerštavietėse yra nulemtas daugelio individų žūties dėl atsitiktinių veiksnių. Vadinasi, dėl Hedgecock'o efekto net skaitlingos, jūrose gyvenančios, žuvų rūšys gali turėti mažus efektyvius populiacijų dydžius (N_e). Viena iš žuvų rūšių, kuri pasižymi chaotišku

genetiniu nevienodumu yra europinis upinis ungurys (3E pav.) (Pujolar *et al.* 2006). Šis chaotiškas genetinis nevienodumas gali būti paaiškintas Hedgecock'o efektu (Pujolar *et al.* 2007).

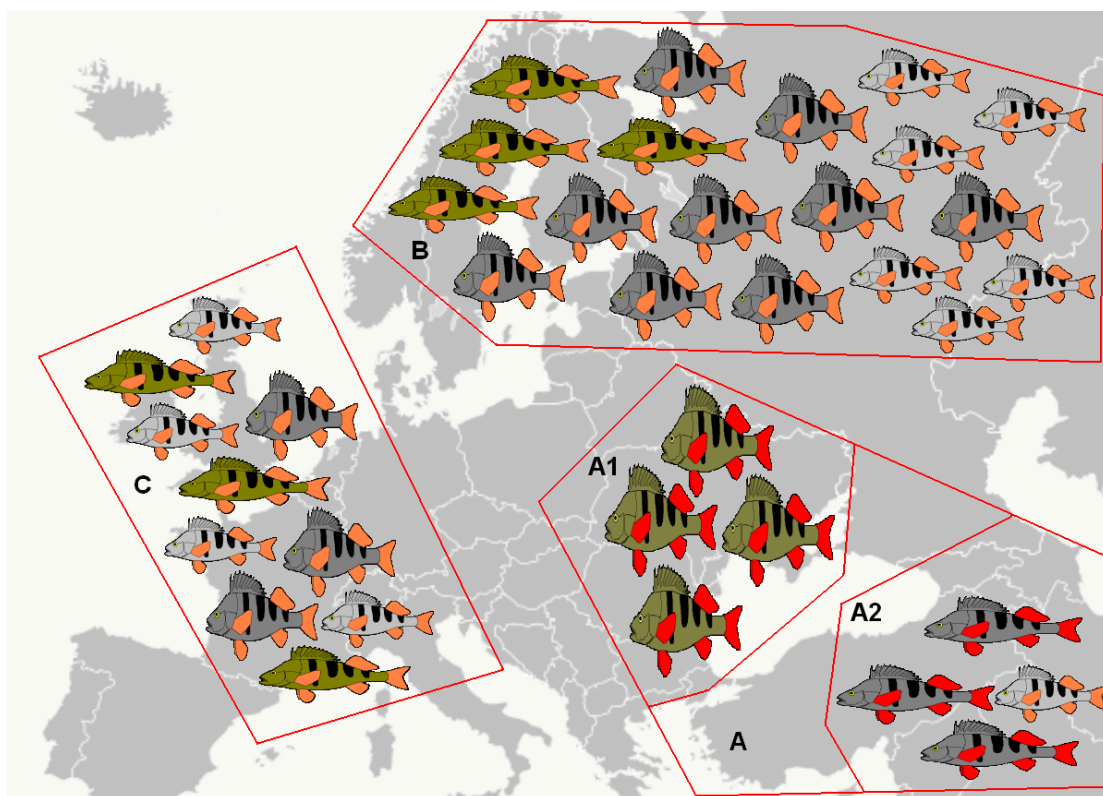
Plataus masto homogeniškumas (3F pav.) – genetinės diferenciacijos nebuvimas plataus masto geografinėse teritorijose dėl intensyvaus genų srauto. Nors anksčiau dėl didelio jūros žuvų skaitlingumo ir paplitimo jūrose buvo manoma, kad plataus masto homogeniškumas yra dažniausias populiacijų ryšių jūrose tipas, tačiau dabar yra žinoma, kad šis tipas yra pakankamai retas (Hauser & Carvalho 2008 bei nuorodos šiame darbe). Geriausiai žinomas pavyzdys yra pienžuvė – *Chanos chanos* (Forsskål) (Chanidae): nenustatyta jokių statistiškai patikimų alelių dažnių pokyčių maždaug 12000 km teritorijoje. Kitas pavyzdys – storasis robalas – *Centropomus parallelus* (Poey) (Centropomidae): nustatytas genetinės diferenciacijos nebuvimas visoje Brazilijos priekrantėje (Prodocimo *et al.* 2008).

Prie šešių Hellberg *et al.* (2002) išskirtų populiacijų ryšių jūrose tipų būtų korektiška pridėti dar vieną esminį tipą – metapopuliaciją. Metapopuliacija – vienos rūšies populiacijų grupė, kurioje tarp atskirų populiacijų vyksta genų mainai ir bet kuri atskira populiacija gali išnykti bei būti rekolonizuota kitų šios grupės populiacijų (Hanski 1998). Kadangi kai kurie mokslininkai siūlo, jog atskirų populiacijų išnykimo ir jų rekolonizavimo dinamika nėra būtina metapopuliacijų savybė, tad galima išskirti kelis metapopuliacijų tipus (Kritzer & Sale 2004). Klasikinės metapopuliacijos pasižymi pusiausvyros tarp genų dreifo ir genų srauto nebuvimu, pradininko (angl. *founder effect*) ir butelio kaklelio (angl. *bottleneck effect*) efektais, kurie rodo kai kurių populiacijų sumažėjimą arba išnykimą, ir asimetriniu genų srautu, kuris indikuoja rekolonizacijas (Bay *et al.* 2008). Vadinasi, metapopuliacijų dinamika turi reikšmingos įtakos rūšies populiacinei-genetinei struktūrai (Hanski 1998). Metapopuliacijomis pasižymi rifų žuvų rūšys, pavyzdžiui *Acanthochromis polyacanthus* (Bleeker) (Pomacentridae) (Marko & Hart 2012).

Apibendrinant, dauguma jūrose gyvenančių žuvų lervų išplinta 10-150 km atstumu nuo nerštaviečių (Hauser & Carvalho 2008). Populiacijų ryšių

jūrose susiformavimui būtini ne tik individų mainai tarp skirtingų populiacijų, bet ir kolonizatorių, t. y. tų individų, kurie pasklinda už savo populiacijos ribų, sėkmingas įsitvirtinimas ir reprodukcija (Marshall *et al.* 2010). Dėl stipraus gamtinės atrankos poveikio kolonizatoriams, dauguma jų žūna. Tai apibūdiname fenotipo-aplinkos neatitikimo (angl. *phenotype-environment mismatch*) sąvoka. Vadinasi, fenotipo-aplinkos neatitikimai formuoja reikšmingus ir nuo didelių atstumų nepriklausančius biologinius barjerus populiacijų ryšiams jūrose. Nors populiacinės genetikos pritaikymas populiacijų ryšių jūrose tyrimuose suteikia daug esminių žinių apie tiriamas žuvų rūšių populiacijas, tačiau genų srauto nustatymas naudojant molekulinį tyrimų duomenis turi ir daug trūkumų (Marko & Hart 2012). Pavyzdžiui, aptikti reikšmingi genetiniai skirtumai arba jų nebuvimas tarp skirtingų populiacijų dar neindukuoja, jog tarp šių populiacijų yra menki arba stiprūs ryšiai (Hedgercock *et al.* 2007). Todėl būtini ekologinių stebėjimų duomenys. Nors populiacijų ryšiai jūrose pasižymi savitumu, tačiau kai kuriais atvejais panašius ryšius pavyksta atrasti ir tarp gėlavandenių žuvų rūšių. Pavyzdžiui, Bergek & Björklund (2009) tirdami paprastąjį europinį ešerį pastebėjo paraleles tarp šios rūšies ankstyvos gyvenimo istorijos bei organizmų, gyvenančių jūrose, gyvenimo istorijų ir nustatė Hedgercock'o efektą.

Žuvų populiacinės-genetinės struktūros tipai. Atsižvelgiant į genų srauto intensyvumą, geografinius atstumus tarp lokalių populiacijų bei poreikį pritaikyti sukauptas populiacinės genetikos žinias žuvų išteklių valdymui, naudojimui ir apsaugai, Laikre *et al.* (2005a) išskyrė tris pagrindinius žuvų populiacinės-genetinės struktūros tipus: genetiškai diferencijuota (angl. *distinct populations*), laipsniškai kintanti erdvėje (angl. *continuous change*) ir genetiškai nediferencijuota (angl. *no differentiation* arba *panmictic*). Šių tipų schematinis pavaizdavimas pateiktas 4 pav.



4 pav. Pagrindiniai žuvų populiacinės-genetinės struktūros tipai: **A** – genetiškai diferencijuota struktūra, kurią iliustruoja dvi skirtingos subpopuliacijos **A1** ir **A2**; **B** – laipsniškai kintanti erdvėje; **C** – genetiškai nediferencijuota, pasižyminti panašia genetinė įvairovė populiacijos paplitimo ribose; skirtingos ešerių formos ir spalvos atspindi jų genetinius skirtumus; apibrauktos ešerių grupės atspindi populiacijas. Paveikslas parengtas remiantis Laikre *et al.* (2005a) publikacija.

Populiacinė-genetinė struktūra yra genetiškai diferencijuota (4A pav.), kuomet dėl apriboto genų srauto tarp geografiškai artimų ir nevykstančio genų srauto tarp geografiškai tolimų populiacijų, šios populiacijos pasižymi aiškiai išreikštais genetiniais skirtumais. Genų srautas dažniausiai yra apribotas įvairiausių barjerų. Keli pavyzdžiai: kriokliai (Storfer *et al.* 2010), smėlėti krantai (Bay *et al.* 2008), gilumos jūrose ir vandenynuose (Olsson *et al.* 2011). Tokio tipo populiacinė-genetinė struktūra ypač pasižymi *Salmo* spp. atstovai, kurių lokalių populiacijų individai neršia atskiruose šaltiniuose, upeliuose ar upėse (Griffiths *et al.* 2010, Samuilovienė 2012).

Laipsniškai kintanti erdvėje (4B pav.) populiacinė-genetinė struktūra formuojasi kuomet genų srautas yra intensyvesnis tarp geografiškai artimų populiacijų, bet nevyksta tarp geografiškai tolimų populiacijų. Genų srautas gali būti apribotas įvairiausių barjerų, bet tai nėra būtina sąlyga antro tipo

struktūros susiformavimui. Šiai struktūrai būdingos genetiškai homogeniškos zonos, kurios yra vadinamos genetinėmis dėmėmis (angl. *genetic patch*), bei genetinė diferenciacija tarp geografiškai tolimų populiacijų. Tiriant europinės lydekas – *Esox lucius* L. (Esocidae), gyvenančias Baltijos jūroje, nustatytos 100-150 km dydžio genetinės dėmės (Laikre *et al.* 2005b). Tokio tipo populiacinės-genetinės struktūros turinčių žuvų rūšių eksploatacija turėtų būti pagrįsta žūkle genetinėse dėmėse, nes dėl genetinės įvairovės homogeniškumo ir dydžio šiose zonose, lyginant su kitomis zonomis, tokia žvejyba yra tvari.

Genetiškai nediferencijuota (4C pav.) populiacinė-genetinė struktūra susiformuoja, kuomet vyksta intensyvus genų srautas, tiek tarp geografiškai artimų, tiek tarp geografiškai tolimų populiacijų. Šiuo atveju, genų srauto barjerų nėra ir aptinkama tik viena nerštavietė, tad tėra viena populiacija, kuri pasižymi genetiniu homogeniškumu visame areale. Taigi, tokia struktūra būdinga panmiksiniams žuvų rūšims, pavyzdžiui europiniam jūrų liežuviui – *Solea solea* (L.) (Soleidae). Norint tvirtinti, jog rūšis yra panmiksinė ir, kad ją galima tvariai eksploatuoti visame areale, būtina atlikti daug populiacinės-genetinės struktūros tyrimų. Be minėtų pagrindinių tipų dar gali būti jų tarpiniai variantai. Deja, dėl genų srauto variacijų ir nepakankamo populiacinės-genetinės struktūros tyrimų skaičiaus šie trys tipai gali būti sunkiai atskiriami.

Žuvų populiacinės-genetinės struktūros erdviniai pokyčiai. Laikre *et al.* (2005a) išskirtuose pagrindiniuose žuvų populiacinės-genetinės struktūros tipuose buvo atsižvelgta tik į tuos erdvinės struktūros pokyčius, kurie yra svarbūs, norint išskirti atskirus tipus. Vadinas, nepaisant atskirų tipų erdvinių skirtumų, iki šiol kiekvieno atskiro tipo populiacinė-genetinė struktūra erdvėje buvo apžvelgta kaip vientisa visuma. Deja, dėl genų srauto pokyčių skirtingose populiacinės-genetinės struktūros dalyse ji yra nevienoda, tad vieno tipo erdvinėje struktūroje gali būti įsiterpusių kitų tipų struktūrų. Genų srautas gali būti apribotas net tarp labai geografiškai artimų žuvų populiacijų dėl geografinių ar kitokių, pavyzdžiui antropogeninės veiklos, barjerų (Storfer *et*

al. 2010). Todėl, siekiant detaliau ištirti supančios aplinkos įtaką organizmų populiacinės-genetinės struktūros kitimui ar formavimuisi, pasitelkiama kraštovaizdžio genetika (angl. *landscape genetics*), kuri yra populiacinės genetikos ir kraštovaizdžio ekologijos disciplinų susijungimo rezultatas (Manel *et al.* 2003). Supratimas kaip kraštovaizdžio efektai veikia genetinius ryšius (angl. *genetic connectivity*) taip pat suteikia daug žinių apie fundamentalius biologinius procesus, pavyzdžiui metapopuliacijos dinamiką, rūšies formavimosi procesus (angl. *speciation*) ir rūšies paplitimą areale (Storfer *et al.* 2007).

Genetinius duomenis bandoma susieti ne tik su geografiniais žemėlapiais, kuriuose matomi paviršiaus nelygumai, bet ir su vandenyno srovių, temperatūros, ar net ekologiniais, pavyzdžiui rudadumblių paplitimo, žemėlapiais (Selkoe *et al.* 2010). Tokiu būdu nustatomi geografiniai gradientai, erdvinė izoliacija, genetiniai trūkiai (angl. *genetic boundaries* arba *genetic discontinuities*), aplinkos varža (angl. *landscape resistance*), metapopuliacijos ar atsitiktiniai reiškiniai (angl. *random patterns*) (Manel *et al.* 2003, Balkenhol *et al.* 2009a). Apie geografinius gradientus, erdvinę izoliaciją ir metapopuliacijas jau buvo rašyta populiacijų ryšių jūrose kontekste, tad dabar bus aptarti tik genetiniai trūkiai, aplinkos varža ir atsitiktiniai reiškiniai.

Genetiniai trūkiai – geografinės zonos, kurios nuo aplinkinių zonų išsiskiria staigiais genetinės įvairovės pokyčiais. Kadangi genetinių trūkių identifikacija yra pagrįsta genetinių duomenų analize, tad dažniausiai iki jų aptikimo apie jų egzistavimą net nėra žinoma. Vadinasi, kuomet tik atrandamas genetinis trūkis, jo kilmė yra nežinoma. Genetinių trūkių kilmė yra įvairi, nes jie atsiranda dėl įvairių fizinių, geografinių, biologinių ar antropogeninių barjerų (Storfer *et al.* 2010). Siekiant išsiaiškinti konkretaus genetinio trūkio kilmę, atliekamos įvairios statistinės analizės, kurios įgalina surasti statistiškai patikimus ryšius tarp genetinio trūkio geografinės vietovės ir tos vietovės kraštovaizdžio. Taigi, po šių analizių paaiškėja ar genetiniai trūkiai atsirado dėl krioklių, gilių vandenų, ar kitų, pavyzdžiui, biogeografinių barjerų. Genetinių trūkių atradimas ir jų kilmės nustatymas yra svarbus rūšių išsaugojimo

biologijoje (angl. *conservation biology*). Genetinių trūkių nustatymo pavyzdžiu galėtų būti neseniai atliktas Baltijos jūroje gyvenančių paprastųjų europinių ešerių Olsson *et al.* (2011) tyrimas.

Aplinkos varža – genų srauto tarp skirtingų populiacijų apribojimas dėl kraštovaizdžio ypatumų, sudarančių kompleksą kliūčių netrikdomam populiacijų susijungimui (Balkenhol *et al.* 2009a). Vadinasi, dėl aplinkos varžos, skirtingų populiacijų individų susitikimo galimybės nėra tiesiogiai įtakotos tolimų atstumų tarp populiacijų, bet priklauso nuo daugelio veiksnių, pavyzdžiui fizinių kliūčių, lokalių populiacijų tankumo, mirtingumo ir elgsenos, sąveikų (Balkenhol *et al.* 2009b). Aplinkos varžos egzistavimo faktas aiškiai parodo klasikinių populiacinės genetikos modelių, kurie pagrįsti atstumų tarp skirtingų populiacijų matavimais, ribotumą (Segelbacher *et al.* 2009).

Atsitiktiniai reiškiniai – erdviniai išsidėstymo pobūdžiai, kuriuose vieno individo buvimas vienoje geografinėje lokacijoje neturi įtakos kitų individų išplitimui. Kitaip tariant, tarp tiriamo kraštovaizdžio ir genetinių duomenų nėra ryšio. Tokie atvejai teoriškai yra galimi dėl nepriklausomo nuo kraštovaizdžio populiacinės-genetinės struktūros formavimosi dėka mutacijų, genų dreifo ar neatsitiktinio kryžminimosi. Atsitiktinių reiškinų atradimas taip pat indikuoja, jog, galbūt, nepavyko nustatyti tų kraštovaizdžio veiksnių, kurie turi reikšmingos įtakos populiacinės-genetinės struktūros formavimuisi (Balkenhol *et al.* 2009a).

Apibendrinant, populiacinė-genetinė struktūra yra kintanti erdvėje. Kraštovaizdžio genetikos disciplinos pagrindinis tikslas yra erdvinės struktūros, t. y. kraštovaizdžio, ir mikroevoliucinių procesų ryšių paieška. Dėl apsunkintų ekologinių tyrimų sąlygų jūrose ir vandenynuose, lyginant su sausumos ekosistemomis, kraštovaizdžio genetika yra labai svarbi jūros gyvūnų populiacijų tyrimuose (Selkoe *et al.* 2008). Pavyzdžiui, pasinaudojus kraštovaizdžio genetika, Selkoe *et al.* (2010) pademonstravo, jog skirtingų taksonominių rangų jūros gyvūnų, t. y. moliusko (*Kelletia kelletii*, Buccinidae), vėžiagyvio (*Panulirus interruptus*, Palinuridae) ir žuvies (*Paralabrax*

clathratus, Serranidae) populacijose chaotiškas genetinis nevienodumas ir genetinis nevienalytiškumas neatsiranda dėl atsitiktinių veiksnių, o turi ekologinę prasmę.

Žuvų populiacinės-genetinės struktūros laiko pokyčiai. Bėgant laikui, kraštovaizdis žymiai kinta (Kindlmann & Burel 2008), tad populiacinės-genetinės struktūros stabilumas yra reliatyvus. Vadinasi, konkrečios rūšies populiacinės-genetinės struktūros laiko pokyčius galime tirti ne tik esamu momentu, bet ir istoriniu bei prognozuojamumo aspektais.

Esamu momentu nustatyta genetinė diferenciacija tarp vienos rūšies skirtingų populiacijų ar tos pačios populiacijos individų grupių gali būti paaiškinta genų srauto apribojimais ne tik erdvėje, bet ir laike (Hendry & Day 2005). Genų srauto apribojimus laike apibūdiname laiko izoliacijos (angl. *isolation by time* (IBT)) sąvoka. Tokie apribojimai atsiranda dėl skirtingų individų grupių neršto laiko variacijų (Maes *et al.* 2006). Pavyzdžiui, vieni individai neršia vieną sezoną, o kiti kitą. Jeigu šios variacijos yra genetiškai užprogramuotos, tuomet jos gali tapti adaptyviomis. Tokius atvejus apibūdiname adaptacijos laike (angl. *adaptation by time* (ABT)) sąvoka. Geriausiai žinomi laiko izoliacijos ir adaptacijos laike pavyzdžiai yra aptinkami tarp Salmonidae šeimos žuvų rūšių (Hendry & Day 2005 bei nuorodos šiame darbe).

Siekiant ištirti populiacinės-genetinės struktūros formavimosi ir kitimo istoriją, pasitelkiama filogeografija, kuri apjungia filogenetiką su biogeografija (Manel *et al.* 2003). Nors filogeografija suteikia daug žinių apie žuvų rūšių populiacinių-genetinių struktūrų formavimosi ir kitimo istorijas, tačiau nustatytas laiko skales, naudojant genetinius duomenis, patartina vertinti atsargiai, nes filogenetinių linijų atsiskyrimo datavimas paremtas molekuliniu laikrodžiu, kuris pagrįstas ne visada adekvačiomis esamai situacijai prielaidomis (Makhrov & Bolotov 2006). Istoriniai veiksniai, kurių poveikio žymės gali atsispindėti šiuo metu tiriamoje populiacinėje-genetinėje struktūroje, yra įvairūs, nes pastarosios formavimasis ir kitimas priklausė nuo

populiacijos istorijos (Bernatchez & Wilson 1998). Populiacijos istorijos sąvoka apima populiacijos kilmės aplinkybes, joje vykusius demografinius procesus ir ją supusią aplinką (Marko & Hart 2012).

Nors populiacijos gali atsirasti skirtingais būdais, visų jų kilmė yra pagrįsta individų grupių atskilimu nuo motininų populiacijų dėl kokių nors barjerų. Vadinasi, visoms populiacijoms yra būdingas pradininko efektas. Vienas iš mechanizmų kaip individų grupės gali atskilti nuo motininės populiacijos yra ribų išplėtimas (angl. *range expansion*). Ribų išplėtimas – geografinių vietovių, kurios yra už populiacijos ribų, kolonizacija (Roman & Darling 2007). Ribų išplėtimas buvo dažnas reiškinys, tirpstant ledynams, nes įvairių žuvų rūšių populiacijos plėtėsi iš refugiumų (angl. *refugium*) (Makhrov & Bolotov 2006).

Istorinių demografinių procesų, kurie vyko populiacijoje, pavyzdžiais būtų populiacijos dydžio svyravimai, jos plėtimasis erdvėje, rekolonizacijos, butelio kaklelio efekto sąlygojami žymūs N_e pokyčiai ir selektyvus individų grupių kryžminimasis. Istoriniai demografiniai procesai, kurie buvo pagrįsti vienos rūšies skirtingų populiacijų kontaktais, atspindi analizuojant istorinių genų srautą tarp šių populiacijų (Marko & Hart 2012) ir skirtingų populiacijų individų kryžminimosi pobūdžius. Kuomet atsiranda genų srautas tarp ilgesnį laiką atskirtų populiacijų, tai apibūdiname antrinio kontakto (angl. *secondary contact*) sąvoka.

Istorinės aplinkos veiksniai yra ne tik abiotinės, bet ir biotinės, pavyzdžiui ekologiniai ryšiai su kitų rūšių populiacijomis, kilmės. Vieni iš istorinių abiotinės kilmės veiksnių yra fiziniai ir geografiniai barjerai. Dėl ilgalaikių barjerų gali atsirasti filogeografiniai lūžiai. Kuomet barjerai atsiranda vienos populiacijos užimamoje geografinėje teritorijoje ir atskiria šios populiacijos individų grupes, tuomet tokį procesą vadiname „populiacijos padalinimu“ (angl. *vicariance*) (Hedges 2005). Tokie „populiacijos padalinimai“ gali būti mažo masto, pavyzdžiui, ežero pasidalinimas į kelis atskirus vandens telkinius (Stepien *et al.* 2009), arba didelio masto, pavyzdžiui, ledynmetis (Bernatchez & Wilson 1998). Vienas iš istorinių biotinės kilmės veiksnių, kuris

atsispindi populiacinėje-genetinėje struktūroje, yra skirtingų rūšių populiacijų individų hibridizacija (Allendorf *et al.* 2001). Pavyzdžiui, tiriant vienos rūšies mtDNR haplotipų įvairovę, galima atrasti kitos giminingos rūšies mtDNR haplotipus (Sousa-Santos *et al.* 2007). Genų srautas tarp skirtingų rūšių populiacijų, kurių individai kryžminasi tarpusavyje, apibūdinamas introgresijos (angl. *introgression*) sąvoka.

Gebėjimas prognozuoti rūšies populiacinės-genetinės struktūros stabilumą suteikia galimybę sukurti tvarią, genų įvairovės lygmenyje, išteklių naudojimo strategiją (Hauser & Carvalho 2008) arba išsaugoti rūšies genetinę įvairovę (Laikre *et al.* 2008). Tai plačiai naudojama žuvininkystės genetikoje (angl. *fisheries genetics*) ir išsaugojimo genetikoje (angl. *conservation genetics*). Prognozės yra paremtos sukaupta informacija apie rūšies populiacinę-genetinę struktūrą ir genetinio monitoringo rezultais (Schwartz *et al.* 2007, Hansen *et al.* 2012). Atsižvelgiant į populiacinės-genetinės struktūros stabilumą laike kelių dešimtmečių laiko skalės ribose, galime išskirti du jos tipus: stabili, nestabili. Stabilia populiacinė-genetinė struktūra pasižymi, pavyzdžiui, atlantinė silkė – *Clupea harengus* L. (Clupeidae) (Larsson *et al.* 2010). Viena iš rūšių, kuri pasižymi nestabilia populiacinė-genetinė struktūra yra europinis upinis unguris (Dannewitz *et al.* 2005, Als *et al.* 2011).

Apibendrinant, populiacinės-genetinės struktūros stabilumas erdvėje ir laike yra reliatyvus. Šiuo metu vis dar trūksta žinių apie natūralius populiacinės-genetinės struktūros pokyčius, įvykstančius per trumpą laiko tarpą (Laikre *et al.* 2008). Tai apsunkina antropogeninio poveikio žuvų rūšių populiacijoms vertinimą vykdant genetinės struktūros pokyčių tyrimus.

3.3.2. *A. anguilla* populiacinės-genetinės struktūros formavimosi modeliai

Prieš pradedant aiškintis europinio upinio ungurio populiacinės-genetinės struktūros formavimosi niuansus pravartu susipažinti su migracijos kilpos (angl. *migration loop*) sąvoka, kurią yra priimta naudoti, analizuojant *Anguilla* genties atstovų gyvenimo strategijas (Tsukamoto *et al.* 2002). Migracijos kilpa

yra elipsė, kurios viename gale yra pažymima migruojančios žuvies nerštavietė, o kitame – jos augimvietė. Taigi, migracijos kilpa yra supaprastintas migruojančio tarp sūriųjų ir gėlųjų vandenų gyvūno gyvenimo ciklas. Europinis upinis unguris pasižymi tolimomis migracijomis, todėl šios rūšies migracijos kilpa yra didžiausia lyginant su kitais *Anguilla* genties atstovais (Van Ginneken & Maes 2005). Nors ši migracijos kilpa apima $5,2 \times 10^6$ km² plotą, tačiau norint ją pavaizduoti schematiškai, tereikėtų nupiešti vieną elipsę. Elipsių piešti reikėtų daugiau, jei norėtume pavaizduoti skirtingose jūrose, pavyzdžiui Viduržemio, Šiaurės ir Baltijos, ar skirtingose buveinėse, pavyzdžiui jūra, estuarija, lagūna, upė, ežeras, gyvenančius ungurius. Taigi, migracijos kilpų skaičius priklauso ne tik nuo geografinių atstumų, bet ir nuo skirtingų buveinių. Dėl susiformavusios nuomonės apie šios rūšies panmiksiją, nagrinėjant europinio upinio ungurio populiacinės-genetinės struktūros formavimosi modelius, neatsižvelgiama į žuvų buveinių skirtumus (Andrello *et al.* 2011).

Šiuo metu yra trys pagrindiniai europinio upinio ungurio populiacinės-genetinės struktūros formavimosi modeliai: panmiksija, erdvinė izoliacija ir laiko izoliacija. Šių modelių schematinis pavaizdavimas pateiktas 5 pav.

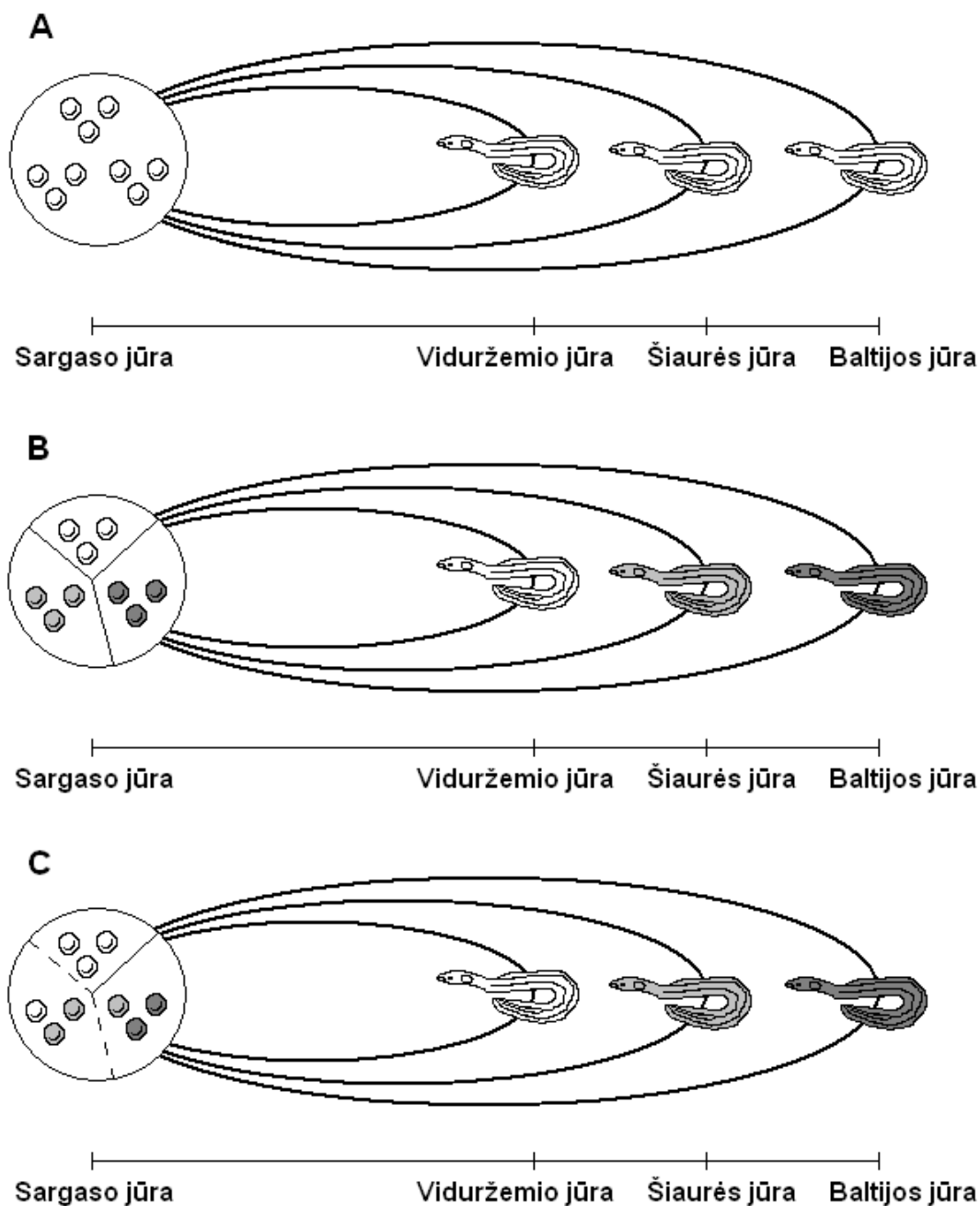
Europinio upinio ungurio gyvenimo ciklas yra įtakojamas neprognozuojamų įvykių vandenyne bei pasižymi lytinės brandos variacijomis, mišriomis neršti plaukiančiomis individų grupėmis, užsitęsusiu neršimo sezonu ir lyčių dimorfizmu bei skirtingų lyčių migracijos kilpų skirtumais (Maes & Volckaert 2007). Visa tai ir naujausia informacija apie europinio upinio ungurio populiacinę genetiką (Vasemägi 2009, Avise 2011) indikuoja, jog šios rūšies populiacinės-genetinės struktūros formavimasis vyksta pagal panmiksijos modelį (5A pav.): egzistuoja viena europinio upinio ungurio populiacija, kurioje individai plačiai išplinta po įvairias buveines kontinente, bet sugrįžusios į nerštavietę žuvys poruojasi atsitiktinai. Nors šis modelis yra gana senas, o jo esmė nepakito net po neseniai atsiradusių rimtų abejonių ar europinis upinis unguris yra išties panmiksinė (Daemen *et al.* 2001, Wirth & Bernatchez 2001, Maes & Volckaert 2002) rūšis, tačiau šiuo metu panmiksijos

hipotezės pagrįstumas šioje rūšyje yra neįmanomas be genetinio nevienalytiškumo ir Hedgecock'o efekto sąvokų (Pujolar *et al.* 2007, Pujolar *et al.* 2011a). Šių sąvokų naudojimas yra reikalingas todėl, kad tarp pasipildymo bangų (angl. *recruitment waves*), t. y. į tą pačią lokaciją skirtingu laiku atplaukiančių stiklinių unguriukų grupių, nustatoma patikima genetinė diferenciacija (Pujolar *et al.* 2006), o rūšiai būdinga genetinė mozaika, kuri reiškia reprodukcinę izoliaciją tarp tam tikrų individų grupių (Kettle *et al.* 2010). Nors Hedgecock'o efekto nustatymo įvairiose jūros gyvūnų rūšyse atvejų daugėja (Hedgecock & Pudovkin 2011) ir šis efektas paaiškina, kaip panmiksiniuose rūšyse gali atsirasti genetinių skirtumų tarp skirtingų individų grupių, tačiau, sprendžiant iš neseniai atlikto Selkoe *et al.* (2010) tyrimo, genetinis nevienalytiškumas nėra svarus argumentas panmiksijos hipotezės *A. anguilla* rūšyje pagrindimui. Pirma, genetinis nevienalytiškumas gali atsirasti ne tik dėl stochastinių procesų vandenyne, bet ir gali turėti biologinę prasmę (Selkoe *et al.* 2008). Antra, dėl problemų, siekiant surinkti tinkamas suaugėlių ir lervų imtis europinio upinio ungurio nerštavietėje, šiuo metu vis dar trūksta esminės informacijos apie šios rūšies populiacinės-genetinės struktūros formavimąsi (Avisé 2011). Trečia, iki šiol vykdamas europinio upinio ungurio populiacinius genetinius tyrimus nebuvo atsižvelgta į kraštovaizdžio įtaką šios rūšies populiacinės-genetinės struktūros formavimuisi.

Erdvinės izoliacijos modelis (5B pav.), kuris rodo, jog yra bent dvi geografiškai atskirtos europinio upinio ungurio nerštavietės, į kurias neatsitiktinai plaukia atskiros individų grupės, yra seniausia alternatyva panmiksijos hipotezei. Taigi, dar prieš kelis dešimtmečius buvo pasiūlyta, kad europiniai upiniai unguriai, gyvenantys rytinėje Viduržemio jūros dalyje, sudaro atskirą populiaciją (Van Ginneken & Maes 2005). Nors tokios populiacijos egzistavimo galimybė nebuvo paneigta kai kurių vėlesnių mokslinių darbų (Wirth & Bernatchez 2001, Maes & Volckaert 2002), tačiau iki šiol Viduržemio jūroje niekam nepavyko atrasti europinio upinio ungurio nerštavietės ir, sprendžiant iš turimos informacijos apie šią žuvį, ungurio nerštas vyksta tik Sargaso jūroje (Als *et al.* 2011). Todėl labiau tikėtina, jog

Sargaso jūroje gali būti kelios atskiros europinio upinio ungurio nerštavietės, į kurias neatsitiktinai atplaukia skirtingos individų grupės, kurių geografinis paplitimas kontinente yra skirtingas. Kadangi Dannewitz *et al.* (2005) pademonstravo europinio upinio ungurio populiacinės-genetinės struktūros nestabilumą, tad šiuo metu yra priimta manyti, jog erdvinė izoliacija gali atsirasti tik tarp mažų skirtingų individų grupių Sargaso jūroje (Andrello *et al.* 2011). Ar tokių individų grupių palikuonys plaukia neatsitiktinai į kontinentą ir sugrįžta neršti į tą pačią Sargaso jūros dalį, kur neršė jų tėvai, yra neaišku (Kettle *et al.* 2010), bet tam tikrų modeliavimų rezultatai rodo, jog tokia situacija yra galima (Kettle & Haines 2006).

Skirtingų europinio upinio ungurio individų grupių reprodukcinė izoliacija gali atsirasti ne tik tada, kai šios grupės yra atskirtos geografiškai, bet ir tuomet, kai šių grupių nerštas vyksta skirtingu metu (Maes *et al.* 2006). Pastarąsias situacijas atvaizduojame laiko izoliacijos modeliu (5C pav.), o jos atsiranda dėl šios žuvies biologijos ypatybių, skirtingų migracijos kilmės ilgio tarp kontinente gyvenančių individų grupių ir neprognozuojamų vandenyno veiksmų (Maes & Volckaert 2007). Nors laiko izoliacija yra netiesiogiai įtakojama skirtingų individų grupių paplitimo kontinente niuansų, nes jų kelionių į Sargaso jūrą trukmė skiriasi, tačiau genų srauto intensyvumas priklauso tik nuo neršto laiko, tad tarp panašiu laiku toje pačioje vietoje neršiančių individų grupių gali vykti genų mainai, net, jei tos grupės atplaukė iš skirtingų geografinių lokacijų. Šiuo metu yra žinoma, jog europinis upinis unguris pasižymi žymiai intensyvesne laiko izoliacija, nei erdvine izoliacija (Van Ginneken & Maes 2005). Kadangi iki šiol laiko izoliacija buvo nustatyta tik lyginant skirtingų metų stiklinių unguriukų imtis (Maes *et al.* 2006), pateiktas įrodymas, kad europinio upinio ungurio populiacinė-genetinė struktūra nėra stabili (Dannewitz *et al.* 2005), o naujausiuose tyrimuose (Palm *et al.* 2009, Als *et al.* 2011, Cagnon *et al.* 2011, Pujolar *et al.* 2011a) laiko izoliacijos tarp įvairių lyginamų ungurių imčių nepavyko nustatyti, tad manoma, jog šis reiškinys atsiranda dėl stochastinių procesų vandenyne (Pujolar *et al.* 2007).



5 pav. Pagrindiniai europinio upinio ungurio populiacinės-genetinės struktūros formavimosi modeliai: **A** – panmiksija; **B** – erdvinė izoliacija; **C** – laiko izoliacija; elipsėmis pažymėtos ungurių migracijos kilpos; skirtingų atspalvių ungurių ir ikrų siluetai atspindi jų genetinius skirtumus; skritulyje pažymėti ikrai atspindi skirtingas nerštavietes Sargaso jūroje; punktyru pažymėta kai kurių individų galimybė neršti kartu su kitų geografinių regionų individais.

Siekiant geriau suprasti europinio upinio ungurio populiacinės-genetinės struktūros formavimosi niuansus, kurie priklauso nuo šioje rūšyje vykstančių demografinių procesų, visai neseniai atsirado pirmieji bandymai apjungti A.

anguilla populiacinės genetikos ir demografijos duomenis. Andrello *et al.* (2011) demografinis-genetinis modelis indikuoja, jog europinis upinis ungurys yra panmiksinė rūšis, tačiau atskiros individų grupės šioje populiacijoje gali pasižymėti laiko ar/ir erdvine izoliacija. Padarius prielaidą, kad į Sargaso jūrą nuplaukia daugiau nei 700000 individų, Pujolar *et al.* (2011a) modeliavimo rezultatai rodo, jog gali būti 2000-5000 reproduktyviai izoliuotų neršto įvykių, iš kurių kiekviename jų dalyvauja 130-375 individai. Vadinas, nepaisant didelio individų skaičiaus, ši rūšis patiria intensyvių genų dreifo poveikį. Nepaisant to, naujausias Pujolar *et al.* (2011b) tyrimas indikuoja, jog net įvykus žymiam europinio upinio ungurio skaitlingumo sumažėjimui, šios žuvies N_e (3000-12000) kito nežymiai, t. y. rūšis nepatyrė butelio kaklelio efekto.

Apibendrinant, europinis upinis ungurys yra „slidus“ tyrimo objektas (Avis 2011). Pagrindiniai argumentai, patvirtinantys ar paneigiantys panmiksijos hipotezę *A. anguilla* rūšyje, yra apžvelgti Van Ginneken & Maes (2005) darbe. Nors per pastarąjį dešimtmetį atlikta daug šios rūšies genetinių tyrimų, naudojant įvairius mikrosatelitinės DNR žymenis (Mank & Avis 2003, Dannewitz *et al.* 2005, Als *et al.* 2011, Pujolar *et al.* 2011a), tačiau per visą šį laikotarpį neatlikta nei vieno, neįskaitant Gamtos tyrimų centro, Ekologijos institute, Molekulinės ekologijos laboratorijoje vykdomų tyrimų, tyrimo, kuris būtų pagrįstas nusekvenuotų mtDNR sekų palyginimo analize. Todėl šiuo metu tėra tik du (Lintas *et al.* 1998, Daemen *et al.* 2001) pagrindiniai darbai, kurių išvados panmiksijos klausimu skiriasi. Deja, iki šiol tik Palm *et al.* (2009) darbe buvo atsižvelgta į europinio upinio ungurio rūšies įžuvinimo niuansų įtaką genetinių tyrimų rezultatams. Vadinas, vis dažnesni siūlymai (Laikre *et al.* 2005a, Andrello *et al.* 2011) šią rūšį eksploatuoti kaip vientisą populiaciją yra skuboti.

3.3.3. *P. fluviatilis* populiacinė-genetinė struktūra

Anksčiau atliktų paprastojo europinio ešerio populiacinės-genetinės struktūros tyrimų, kurie buvo pagrįsti įvairių baltymų bei izofermentų polimorfizmo analizėmis, rezultatai indikavo, jog ši rūšis yra panmiksinė (Gyllensten *et al.* 1985). Ištyrus šią rūšį kitokių tipų molekuliniiais žymenimis, paaiškėjo, kad labiau nutolusios šios rūšies populiacijos tarpusavyje yra genetiškai diferencijuotos (Refseth *et al.* 1998, Bergek & Olsson 2009). Šios rūšies tyrimams dažniausiai naudojami molekuliniai žymenys yra mtDNR D-kilpos regionas (Nesbø *et al.* 1999, Behrmann-Godel *et al.* 2004, Sruoga *et al.* 2007b) bei mikrosatelitinė DNR (Gerlach *et al.* 2001, Sruoga *et al.* 2008, Bergek *et al.* 2010, Demandt 2010). Pažymėtina, jog pastaruoju metu gausėja paprastojo europinio ešerio populiacinės-genetinės struktūros tyrimų pasaulyje. Pavyzdžiui, dėl didėjančios šios rūšies reikšmės akvakultūroje Azijos šalyse, pradėtos tirti ne tik Europos, bet ir Azijos ešerių populiacijos (Yang *et al.* 2009, Yang *et al.* 2012).

Nors daugeliu atvejų nustatyta genetinė diferenciacija tarp ešerių grupių gali būti paaiškinta naudojant erdvinės izoliacijos sąvoką, tačiau genetiniai skirtumai tarp skirtingų ešerių populiacijų atsiranda ir dėl kitų veiksnių (Bergek & Björklund 2009). Pavyzdžiui, net maži temperatūros skirtumai tarp skirtingų ešerių grupių nerštaviečių paveikia šios rūšies populiacinės-genetinės struktūros formavimąsi (Bergek *et al.* 2010). Be to, yra žinoma, jog ešerių patelės substratą ikrams sudėti pasirenka neatsitiktinai: tai priklauso tiek nuo fizinių, tiek nuo cheminių veiksnių (Snickars *et al.* 2010). Taigi, reprodukcinė izoliacija tarp skirtingų ešerių grupių atsiranda tiek dėl erdvinių, tiek dėl laiko veiksnių. Atskleidžiant ešerių populiacijų genetinius skirtumus taip pat galima rekonstruoti šių populiacijų kilmės istorijas. Pavyzdžiui, ribų išplėtimas yra pagrindinis istorinis veiksnys, kuris paaiškina dabartinę paprastojo europinio ešerio mtDNR D-kilpos regiono haplotipų geografinį paplitimą (Nesbø *et al.* 1999). Nors, bėgant laikui, šios rūšies populiacinė-genetinė struktūra išlieka gana stabili (Bergek & Olsson 2009), tačiau pastebimos genetinės

diferenciacijos intensyvėjimo tendencijos (Demandt 2010). Viena iš šios rūšies populiacinės-genetinės struktūros stabilumo priežasčių – jaunų giminingų ešerių grupavimasis į guotus (Gerlach *et al.* 2001). Kita svarbi priežastis – įvairios kilmės barjerai (Bergek & Björklund 2007). Nustatyta, jog kriptiniai barjerai gali egzistuoti net santykinai mažuose, t. y. 24 km² ploto, ežeruose. Paminėtini du svarbūs biologiniai barjerai, kurie buvo nustatyti tiriant įvairias ešerių populiacijas. Vienas biologinis barjeras – skirtinga ešerių grupių migravimo elgsena (Nesbø *et al.* 1998b), o kitas – F₁ kartos palikuonių prastesnis adaptyvumas, lyginant su jų tėvais, kurie reprezentavo skirtingas ešerių populiacijas (Behrmann-Godel & Gerlach 2008). Genetinės diferenciacijos intensyvėjimo tendencijos, bėgant laikui, aiškinamos Hedgecock'o efektu arba genų dreifo intensyvumu mažą N_e turinčiose ešerių grupėse (Bergek & Björklund 2009). Dėl minėtų priežasčių, kurios turi įtakos ešerio populiacinės-genetinės struktūros formavimuisi, net viename vandens telkinyje galime aptikti kelias skirtingas ešerių grupes (Bergek & Björklund 2007) ar net populiacijas (Behrmann-Godel *et al.* 2004). Dažniausiai tokios ešerių grupės tarpusavyje skiriasi ne tik genetiškai, bet ir pagal savo morfologines charakteristikas bei elgseną (Behrmann-Godel *et al.* 2006, Bergek & Björklund 2009). Pažymėtina, jog siekiant identifikuoti tokias ešerių grupes, neužtenka ištirti tik jų atstovų morfologiją ar elgseną, nes rūšiai būdingas fenotipinis plastiškumas (angl. *phenotypic plasticity*) (Svanbäck & Eklöv 2006). Fenotipinis plastiškumas – panašius genotipus turinčių individų potencialas pasižymėti skirtingais fenotipais, kurie susiformuoja ontogenezės eigoje dėl skirtingų aplinkos veiksnių (Allendorf *et al.* 2008).

Nors šiuo metu vis dar trūksta informacijos apie paprastojo europinio ešerio populiacijų genetinę diferenciaciją Baltijos jūroje (Laikre *et al.* 2005a, Olsson *et al.* 2011), tačiau pastaruoju metu atsiranda daug naujų publikacijų apie šios rūšies genetinę įvairovę Baltijos regione (Svanbäck & Eklöv 2006, Bergek & Björklund 2007, Bergek & Björklund 2009, Bergek *et al.* 2010, Demandt 2010). Pažymėtina, jog panašios tendencijos stebimos ir Lietuvoje bei Latvijoje. Iki šiol buvo paskelbtos trys mokslinės publikacijos (Paulauskas

& Ložys 2001, Sruoga *et al.* 2007b, Sruoga *et al.* 2008) apie Lietuvos ir Latvijos ešerių populiacijų genetinės įvairovės tyrimus, pasitelkiant įvairaus tipo molekulinis žymenis. Didžiausias dėmesys šiose publikacijose buvo skiriamas Baltijos jūros (Lietuvos pakrantė bei Rygos įlanka) ir Kuršių marių ešerių populiacijų tyrimams.

3.4. Antropogeninio poveikio įtaka verslinių žuvų rūšių populiacinės-genetinės struktūros formavimuisi

Antropogeninis poveikis tam tikrai rūšiai gali būti neutralus, žalingas arba teigiamas, tačiau ekosistemos mastu antropogeninė veikla dažniausiai vertintina kaip destruktivi. Kadangi „neutrali“, „žalinga“ ir „teigiama“ sąvokos yra reliatyvios, o antropogeninė veikla rūšį ar ekosistemą gali veikti tiek tiesiogiai, tiek netiesiogiai, tad siekis įvertinti antropogeninį poveikį rūšims ar jų populiacijoms yra sudėtingas procesas. Populiacinėje genetikoje įvertinimo sėkmė priklauso nuo gebėjimo atskirti natūraliai vykstančių erdvėje ir laike procesų įtaką formuojantis tam tikros rūšies populiacinei-genetinei struktūrai nuo tiriamo antropogeninio poveikio. Tai yra rimta metodologinė problema, siekiant įvertinti antropogeninį poveikį verslinių žuvų rūšių populiacinės-genetinės struktūros formavimuisi. Verslinių žuvų rūšių populiacinės-genetinės struktūros formavimąsi didžiaja dalimi nulemia procesai, vykstantys neršto metu. Skirtingai nuo teorinio modelio, vadinamo Hardžio-Vainbergo dėsnio, dėl alelių ir genotipų dažnių pokyčių, neatitinkančių teorinius paskaičiavimus, gamtinės populiacijos kiekvienoje naujoje generacijoje pasižymi reliatyviu populiacinės-genetinės struktūros nestabilumu. Deja, šiuo metu duomenų apie tokių alelių ir genotipų dažnių pokyčių įtaką populiacinės-genetinės struktūros stabilumui trūksta (Laikre *et al.* 2008).

Antropogeninis poveikis žuvų populiacinės-genetinės struktūros formavimuisi galėtų būti apibrėžtas kaip dėl antropogeninės veiklos atsiradę alelių ir genotipų dažnių pokyčiai populiacijoje. Alelių ir genotipų dažniai atspindi bendrą alelių skaičių, galimas alelių kombinacijas, konkretaus alelio

skaitlingumo pokyčius, konkretaus alelio išnykimą bei naujo alelio atsiradimą populiacijoje dėl genų srauto ar mutagenezės. Tipišku atveju, priimta manyti, jog lokali populiacija patiria žalingą antropogeninį poveikį, jeigu joje nyksta genetinė įvairovė arba keičiasi jos genetinė sudėtis (angl. *genetic composition*) dėl hibridizacijos ar selektyvių poveikių (Allendorf *et al.* 2008). Remiantis šia analogija, galėtume manyti, jog paspartintas (Maes *et al.* 2005, Møller & Mousseau 2006) mutagenezės procesas, inicijuotas antropogeninės veiklos, yra naudingas lokaliai populiacijai, nes sukuriama nauji aleliai (Féral 2002). Deja, mutacijos dažniausiai yra žalingos ir jos nebūtinai perduodamos naujai generacijai, nes atsiranda ne tik generatyvinėse, bet ir somatinėse ląstelėse (Lynch 2010), arba nulemia individų sterilitumą (Charlesworth & Willis 2009). Todėl net atsiradę nauji aleliai dėl antropogeninės veiklos dažniau liudys apie neigiamą antropogeninį poveikį (Geras'kin *et al.* 2008).

Antropogeninis poveikis žuvų rūšių populiacinės-genetinės struktūros formavimuisi gali būti įvairus, tačiau, atsižvelgiant į pasekmes, galime išskirti du pagrindinius poveikio tipus: neselektyvų ir selektyvų.

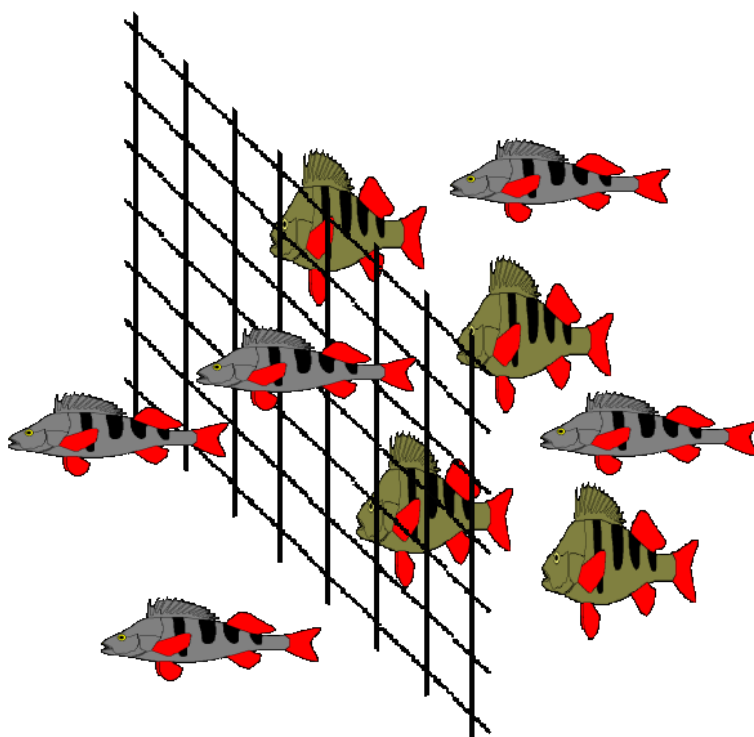
Žvelgiant iš genetikos perspektyvos, neselektyvus antropogeninis poveikis lemtų atsitiktinių fenotipų ir genotipų pašalinimą arba atsiradimą populiacijose (Laikre *et al.* 2008). Tiek didelio masto genetinės įvairovės netektis, tiek autbrendinė depresija (angl. *outbreeding depression*), kuri atsiranda dėl hibridizacijos, sumažina rūšies ar populiacijos galimybes prisitaikyti prie aplinkos (Allendorf *et al.* 2001, Laikre *et al.* 2005a). Didžiausią žalą patiria mažos subpopuliacijos ar populiacijos, nes jos pasižymi mažesniu N_e (Allendorf *et al.* 2008). Pažymėtina, jog didelis jūros verslinių žuvų rūšių populiacijų skaitlingumas negarantuoja didelio N_e , nes jos pasižymi mažu $N_e:N$ santykiu (Hauser & Carvalho 2008). Keli neselektyvaus, žalingo tam tikrai rūšiai antropogeninio poveikio pavyzdžiai: rūšies populiacijų genetinės įvairovės mažėjimas dėl intensyvios žūklės (angl. *overfishing* arba *overharvest*), chemikalų vandenyje ar ekologinių sąveikų su invazinėmis rūšimis, rūšies lokalių populiacijų genų fondų pakitimai dėl hibridizacijos su introdukuotais tos pačios rūšies arba kitų rūšių individais. Tokio poveikio

verslinių žuvų rūšių populiacinės-genetinės struktūros formavimuisi tyrimai pasižymi novatoriškumu. Neseniai Lietuvoje pradėti dviejų *Salmo* genties rūšių genetiniai tyrimai (Leliūna 2008, Samuilovienė 2012), kurių dėka kaupiamos žinios apie dirbtinėm sąlygom užaugintų individų, kurie vėliau yra išuvinami Lietuvos vidaus vandens telkiniuose, įtaką verslinių žuvų rūšių populiacinės-genetinės struktūros formavimuisi. Verslinių žuvų, priklausančių Percidae ir Anguillidae šeimoms, tyrimai vykdomi Gamtos tyrimų centre, Ekologijos institute, Molekulinės ekologijos laboratorijoje.

Selektyvus antropogeninis poveikis atsiranda dėl neplanuotos konkrečių fenotipų, kuriems būdingi tam tikri genotipai, atrankos. Toks poveikis gali turėti reikšmingos įtakos ne tik fenotipų ir genotipų dažnių pokyčiams populiacijoje, bet ir sunaikinti atskiras subpopuliacijas (Allendorf *et al.* 2008). Taip atsitinka tuomet, kai antropogeninė veikla, pavyzdžiui žūklė, turi reikšmingos įtakos konkrečių subpopuliacijų individų mirtingumui. Pažymėtina, jog skirtingų žuvų fenotipų atranka nėra pakankama sąlyga tam, kad pasireikštų selektyvus žalingas antropogeninis poveikis, įtakojantis verslinių žuvų rūšių populiacinės-genetinės struktūros formavimąsi, nes skirtingų fenotipų individai susiformuoja ne tik dėl genetinių, bet ir dėl aplinkos veiksnių, įskaitant laiką (Hansen *et al.* 2012). Pavyzdžiui, žuvims yra būdingas fenotipinis plastiškumas, o konkrečių individų morfologiniai parametrai priklauso nuo jų amžiaus. Taigi, selektyvus žalingas antropogeninis poveikis, įtakojantis verslinių žuvų rūšių populiacinės-genetinės struktūros formavimąsi, pasireikštų tik tuo atveju, jeigu populiacijoje pradėtų nykti konkretūs aleliai. Antropogeninį poveikį, pasireiškiantį selektyvia atranka, patogu pavaizduoti naudojantis tinklo analogija (6 pav.).

Viena iš pagrindinių žmogaus veiklos sričių dėl kurios verslinių žuvų rūšių populiacijose pasireiškia selektyvus antropogeninis poveikis yra selektyvi žvejyba, nes jos metu gaudomos konkrečios formos, dydžio, lyties, amžiaus, gyvenimo istorijos ar elgsenos žuvys (Hutchings & Reynolds 2004). Dėl selektyvios žvejybos žala verslinių žuvų rūšių populiacijoms gali būti matoma jau po kelių dešimtmečių (Hauser & Carvalho 2008 bei nuorodos šiame darbe).

Šiuo metu yra žinoma daug selektyvios žvejybos poveikio verslinių žuvų rūšių populiacijoms pavyzdžių (Hansen *et al.* 2012). Keli iš jų: 1) dėl didesnių atlantinių lašišų selektyvios žūklės jų plaukimo į nerštavietes metu, eksploatuotose populiacijose po kelių generacijų didesniu dažnumu buvo pagaunamos mažesnio kūno ilgio ir mažesnės kūno masės žuvys (Saura *et al.* 2010); 2) įvairaus pobūdžio selektyvi atlantinės menkės žūklė lėmė lėčiau augančių, mažesnio kūno dydžio ar greičiau lytiškai subręstančių individų dažnumą eksploatuojamose populiacijose (Hutchings & Fraser 2008 bei nuorodos šiame darbe); 3) raudonosios lašišos – *Onchorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) individų grupių žūklė, atsižvelgiant į jų atplaukimo laiką, lėmė ankstesnį žuvų atplaukimą, nes vėliau atplaukiančios žuvys būdavo dažniau sugaunamos nei anksčiau atplaukiančios žuvys (Allendorf *et al.* 2008).



6 pav. Selektyvų antropogeninį poveikį žuvų populiacinės-genetinės struktūros formavimuisi, pavyzdžiui, dėl selektyvios žvejybos, schematiškai reprezentuoja tinklas, o skirtingos ešerių formos ir atspalviai atspindi jų genetinius skirtumus.

Selektyvus antropogeninis poveikis verslinių žuvų rūšių populiacijose taip pat gali pasireikšti dėl hidroelektrinių, cheminės taršos ar kitų veiksnių

(Maes *et al.* 2005, Hansen *et al.* 2012). Pavyzdžiui, Calles *et al.* (2010) nustatė, jog migruojančių sidabrinių ungurių žūtys dėl hidroelektrinių priklauso nuo šių žuvų dydžio. Vadinasi, jeigu sidabrinių ungurių dydį apsprendžia ne aplinkos veiksniai, sąlygojantys fenotipinį plastiškumą, o nulemia atskirų individų paveldimos savybės, tuomet tikėtina, kad ilgainiui populiacijoje didesni individai bus reti, nes hidroelektrinių barjerus dažniau įveikia bei išgyvena ir susilaukia palikuonių mažesni unguriai. Atsižvelgiant į daugelį skirtingų antropogeninio poveikio aspektų galime konstatuoti, jog *A. anguilla* individų, kurie pasilieka gyventi jūroje, išgyvenamumas yra didesnis, nei tų individų, kurie plaukia į upes (Edeline 2007). Tokiu būdu, jeigu europinių upinių ungurių fakultatyvinė katadromija yra apspręsta genetinių veiksmų, tuomet ši rūšis patiria žalingą selektyvų antropogeninės veiklos poveikį, kuris paveikia jos populiacinės-genetinės struktūros formavimosi procesą: ilgainiui galime tikėtis reikšmingo plaukiančių į upes stiklinių unguriukų sumažėjimo. Nors šiuo metu yra nežinoma, ar genetiniai veiksniai turi įtakos europinių upinių ungurių migracijos kilpos dydžiui, tačiau jeigu individai, pasižymintys netolimomis migracijomis nuo Sargaso jūros, turi daugiau šansų dalyvauti naujos generacijos formavimo procese, nei toli į kontinentą plaukiantys individai, tuomet galime prognozuoti šios rūšies migracijos kilpos trumpėjimą, bėgant laikui.

Apibendrinant, antropogeninė veikla neišvengiamai paveikia verslinių žuvų rūšių populiacinės-genetinės struktūros formavimąsi. Dažniausiai neselektyvus ir selektyvus antropogeninis poveikis pasireiškia kartu, nes dėl organizmų adaptacijų selektyvus poveikis gamtoje yra neišvengiamas (Hansen *et al.* 2012).

3.5. Tiriamų žuvų rūšių populiacinės-genetinės struktūros tyrimuose naudojami mikrosatelitinės DNR ir mtDNR žymenys

Mikrosatelitinės DNR žymenys. Mikrosatelitinės DNR žymenys yra branduolio genome aptinkamos nekoduojančios labai variabilios 1-6 bp

tandemiškai pasikartojančios DNR sritys (Hansen *et al.* 2001). Kadangi DNR sričių variabilumas ir konservatyvumas priklauso nuo gamtinės atrankos poveikio intensyvumo, t. y. kuo gamtinės atrankos poveikis didesnis, tuo DNR sritis konservatyvesnė, tad kodominuojantys (Féral 2002) mikrosatelitinės DNR žymenys gali būti tiek selektyviai neutralūs, tiek selektyvūs (Chistiakov *et al.* 2006). Selektviai neutralūs žymenys atskleidžia mutacijų, genų dreifo bei genų srauto poveikį tiriamos rūšies genomui, tad jie yra tinkami populiacinės-genetinės struktūros ir reprodukcinių ryšių tyrimams (Laikre *et al.* 2005a). Tuo tarpu, selektyvūs žymenys parodo gamtinės atrankos poveikį jiems ir yra naudojami lokalių adaptacijų tyrimams. Mikrosatelitinės DNR žymenys suteikia galimybę tirti ungurių ir ešerių populiacijų genetinę struktūrizaciją, genetinius ryšius tarp guotų, filopatriją, migracinę elgseną, hibridizaciją ir kitus populiacinės-genetinės struktūros aspektus (Gerlach *et al.* 2001, Mank & Avise 2003, Behrmann-Godel *et al.* 2006, Pujolar *et al.* 2006, Als *et al.* 2011, Cagnon *et al.* 2011, Olsson *et al.* 2011, Pujolar *et al.* 2011a). Pažymėtina, jog nepaisant plataus mikrosatelitinės DNR žymenų pritaikymo molekulinės ekologijos tyrimuose, jie nėra tinkamiausi molekuliniai žymenys filogenetikos ir sistematikos tyrimuose (Wright & Bentzen 1994).

Pirmas europinio upinio ungurio populiacinės-genetinės struktūros tyrimas naudojant mikrosatelitinės DNR žymenis buvo atliktas Wirth & Bernatchez (2001). Šie mokslininkai naudojo 7 dinukleotidinius polimorfinius mikrosatelitinės DNR žymenis: *Ang101* (GenBank: AF237900), *Ang114* (GenBank: AF237902), *Ang151* (GenBank: AF237901), *Aro054* (GenBank: AF237896), *Aro063* (GenBank: AF237899), *Aro095* (GenBank: AF237897), *Aro121* (GenBank: AF237898). Po Wirth & Bernatchez (2001) publikacijos paskelbimo mikrosatelitinės DNR žymenys pradėjo dominuoti ungurio populiacinės genetikos tyrimuose (Mank & Avise 2003, Dannewitz *et al.* 2005, Maes *et al.* 2006, Cagnon *et al.* 2011, Als *et al.* 2011). Pažymėtina, kad pastaruoju metu daugėja selektyvių mikrosatelitinės DNR žymenų naudojimo atvejų (Pujolar *et al.* 2009, Pujolar *et al.* 2011b).

Paprastojo europinio ešerio populiacinės-genetinės struktūros tyrimuose dažniausiai naudojamos nesuspecifinės tiriamai rūšiai pradmenų poros, skirtos *Svi4*, *Svi6*, *Svi7*, *Svi10*, *Svi11*, *Svi17*, *Svi18*, *Svi26*, *Pfla1*, *Pfla2*, *Pfla3*, *Pfla5*, *Pfla6*, *Pfla9* (Gerlach *et al.* 2001, Behrmann-Godel *et al.* 2006, Sruoga *et al.* 2008, Bergek & Björklund 2009, Bergek & Olsson 2009, Demandt 2010, Olsson *et al.* 2011) mikrosatelitinių DNR žymenų analizei. Visai neseniai Yang *et al.* (2009) sukūrė pradmenų poras dvylikai specifiskų *P. fluviatilis* rūšiai mikrosatelitinės DNR žymenų, kurie buvo pritaikyti Kinijos ešerių populiacijų tyrimams (Yang *et al.* 2012).

MtDNR žymenys. MtDNR žymenys yra mitochondrijos genome esančios DNR sritys (Sunnucks 2000). Dėl kompaktiškos šio haploidinio genomo organizacijos jame aptinkama tik viena labai variabili nekoduojanti DNR sritis – D-kilpa, atsakinga už mtDNR replikaciją ir transkripciją, o jo likusi dalis sudaryta iš koduojančių DNR sekų (Féral 2002, Okumuş & Çiftci 2003). D-kilpoje taip pat esama variablesnių ir konservatyvesnių DNR sričių (Lintas *et al.* 1998, Nesbø *et al.* 1998a). MtDNR žymenys naudojami ungurių ir ešerių motininės linijos genetinės įvairovės parametrų įvertinimo, populiacijos istorijos, filogenetikos, filogeografijos, sistematikos ir kituose populiacinės-genetinės struktūros tyrimuose (Refseth *et al.* 1998, Nesbø *et al.* 1999, Daemen *et al.* 2001, Behrmann-Godel *et al.* 2004, Minegishi *et al.* 2005, Frankowski *et al.* 2009). Kaip ir kiti molekuliniai žymenys, mtDNR žymenys turi privalumų ir trūkumų (Sunnucks 2000, Okumuş & Çiftci 2003).

Iki šiol atliktuose europinio upinio ungurio populiacinės-genetinės struktūros tyrimuose, kurie pagrįsti nusekvenuotų mtDNR sekų analizėmis, buvo naudojami šiai rūšiai nesuspecifiniai pradmenys. Lintas *et al.* (1998) *A. anguilla* D-kilpos regiono amplifikacijai naudojo neišvardintą pradmenų porą (pradmenų sekos pateiktos straipsnyje), kuri buvo sukurta *A. japonica* ir *A. marmorata* mtDNR sekų palyginimo analizės pagrindu, t. y. konservatyvių fragmentų sekose paieška. Naudojant šiuos pradmenis nustatomos 493 bp sekos, sudarytos iš tRNR-Thr geno dalies (1-32 bp), tRNR-Pro geno (38-107 bp) ir D-kilpos dalies (108-493 bp). Visos D-kilpos ilgis yra 963 bp, o jos

pozicija mtDNR yra 15720-16683 (GenBank: AP007233). Daemen *et al.* (2001) ungurio mtDNR cyt *b* regiono amplifikacijai naudojo H15149/ND6 pradmenų porą. H15149 – universalus pradmuis, kuris buvo sukurtas skirtingų taksonominių rangų iš gyvūnų karalystės mtDNR sekų palyginimo analizės pagrindu (Kocher *et al.* 1989). ND6 – *Oncorhynchus* genties rūšių mtDNR cyt *b* sekų amplifikacijai skirtas pradmuis (Cronin *et al.* 1993). Naudojant šiuos pradmenis nustatoma 392 bp cyt *b* geno dalies seka. Visas cyt *b* geno ilgis yra 1139 bp, o jo pozicija mtDNR yra 14432-15571 (GenBank: AP007233).

Naudojant nespecifinius HV2 (Hoelzel *et al.* 1991) ir CSB-D (Lee *et al.* 1995) pradmenis, kurie jungiasi atitinkamai prie tRNR-Thr geno ir konservatyvios D-kilpos srities (angl. *conserved sequence block* (CSB)). Nesbø *et al.* (1998a) nustatė ešerio mtDNR D-kilpos regiono ir greta šio regiono esančių genų pirmines DNR sekas. Paaiškėjo, jog šios rūšies ir kitų stuburinių gyvūnų mtDNR D-kilpos regiono organizacija yra panaši. Iki šiol paprastojo europinio ešerio vidurūšinė genetinė įvairovė tirta lyginant 365-378 bp ilgio sekas, sudarytas iš tRNR-Pro geno dalies ir D-kilpos dalies (Refseth *et al.* 1998, Nesbø *et al.* 1999, Behrmann-Godel *et al.* 2004, Sruoga *et al.* 2007b). Bendras D-kilpos ilgis yra 882 bp (GenBank: Y14724).

4. Medžiaga ir metodai

Medžiagos surinkimas. Iš viso tyrimams panaudoti 221 unguriai ir 262 ešeriai. Visi tirti unguriai buvo geltonojo arba sidabrinio ungurio stadijų. Dalis ungurių buvo gauta iš Klaipėdos teritorinės muitinės 2009 metų rudenį Klaipėdos uoste sulaikius 25 t ungurių siuntą. Pasak tiekėjo, visos užšaldytos žuvys dėžėse buvo japoniniai upiniai unguriai. Visi kiti unguriai bei ešeriai buvo sugauti įvairiose Lietuvos ir Latvijos vietovėse. Detalesnė informacija apie surinktas žuvų imtis pateikta 1 lentelėje.

1 lentelė. Tyrimams panaudotų žuvų sugavimo vieta, laikas, mėginių skaičius.

Rūšis	Vietovė / Koordinatės / Kodas	Pagavimo laikas	Individu skaičius
<i>Anguilla anguilla</i> [▲]	Balsys (ežeras) / 54° 47' 43" N, 25° 19' 6" E / BAL	2009. 07	30
	Baltijos jūra (ties Šventaja) / 56° 1' 31" N, 21° 4' 54" E / BJ	2005. 07	40
	Dringis (ežeras) / 55° 22' 11" N, 26° 5' 57" E / DRI	2004. 09	8
		2006. 08	15
	Jungtinė Karalystė (Anglijos pajūris) / UK	2007	1
	Kuršių marios / 55° 21' 0" N, 21° 12' 0" E / KM	2004. 07	8
		2006. 07	10
	Rygos įlanka / 57° 20' 0" N, 23° 7' 0" E / RI	2005. 09	14
	Siesartis (ežeras) / 55° 13' 9.24" N, 25° 29' 25.54" E / SIE	2006. 01	20
		2006. 05	21
		2010. 05. 03	23
<i>A. japonica</i> ^{●●}	Nežinoma [●]	2009. 10	31
<i>Perca fluviatilis</i>	Babytės ežeras / 56° 55' 23" N, 23° 45' 1" E / BAB	2010. 06	24
	Cirīšu (ežeras) / 56° 8' 0" N, 26° 58' 0" E / CIR	2011	38
	Drūkšiai (ežeras) / 55° 37' 17" N, 26° 36' 21" E / DRŪ	2009. 06	45
		2010. 06	8
	Kālezers (ežeras) / 56° 51' 44" N, 25° 49' 42" E / KĀL	2010. 07	24
	Metelys (ežeras) / 54° 17' 51" N, 23° 46' 18" E / MET	2010. 10	19
	Nemunas (upė; žemupys) / 55° 12' 10.8" N, 21° 30' 50.4" E / NEM	2009. 06	14
		2010. 09	18
	Neris (upė; ties Nemenčine) / 54° 51' 43.64" N, 25° 24' 4.70" E / NER	2009. 07	10
		2010. 07	6
	Platelių ežeras / 56° 2' 50" N, 21° 51' 23" E / PLA	2010. 08	20
	Šventės ežeras / 55° 51' 0" N, 26° 21' 0" E / ŠŽ	2011	36

● – žuvų audinių pavyzdžiai yra gauti iš Klaipėdos teritorinės muitinės, muitinės darbuotojams paprašius ištirti abejotinos kilmės šaldytų ungurių siuntą bei nustatyti tiriamų ungurių rūšį; ●● – tiekėjo buvo deklaruojama, kad unguriai priklauso *A. japonica* rūšiai; ▲ – unguriai pagauti Lietuvoje ir Latvijoje preliminarai buvo priskirti *A. anguilla* rūšiai, nes remiantis turimais duomenimis Lietuvos vandens telkiniai iki šiol buvo įžvinami tik europiniais upiniais unguriais.

Remiantis Lietuvoje atliktų *A. anguilla* otolitų tyrimų duomenimis (Shiao et al. 2006, Lin et al. 2007) Baltijos jūroje, Kuršių mariose ir Rygos įlankoje

pagauti unguriai priskirti natūraliai į Lietuvą ir Latviją atplaukiančių ungurių grupei (ATPL), o Balsio, Dringio ir Siesarčio ežerų ungurių imtys reprezentuoja introdukuotus ungurius (INTR).

Ungurių molekulinei analizei sukurtos Ang1 ir Ang2 pradmenų poros. Siekiant standartizuoti Lietuvoje vykdomus europinio upinio ungurio populiacinės-genetinės struktūros tyrimus, pagrįstus nusekvenuotų mtDNR sekų analize, susikurtos dvi originalios *A. anguilla* rūšiai pradmenų poros (2 lentelė): 1) Ang1 – pradmenų pora, skirta ungurio D-kilpos regiono amplifikacijai; 2) Ang2 – pradmenų pora, skirta ungurio cyt *b* amplifikacijai.

2 lentelė. MtDNR regionų amplifikacijai skirtų pradmenų charakteristikos.

Rūšis	Regionas	Pora	Pradmenų sekos (5'-3')	T _m , °C	bp
<i>Anguilla anguilla</i>	D-kilpa	Ang1*	F: tcggtttgtaatccgaaga R: ccaaatgccagtaatagttcattta	59 59	610
	cyt <i>b</i>	Ang2	F: tggcaaacctacgaaaaacc R: aagtgggaatgcgaagaatcg	57 57	547
<i>Perca fluviatilis</i>	D-kilpa	HV2/CSB-D	HV2: ttccccgggtcttgtaaacc CSB-D: ggaaccaaagccaggaa	59 59	550

• – ši pradmenų pora taip pat panaudota *A. japonica* D-kilpos amplifikacijai.

ANG1 pradmenų pora jungiasi prie mtDNR 15598-15617 ir 16181-16206 pozicijose. Tuo tarpu, ANG2 pradmenų pora jungiasi prie mtDNR 14433-14452 ir 14961-14980 pozicijose. Nors mtDNR D-kilpos regiono ir cyt *b* fragmentų amplifikacija, naudojant naujai sukurtas pradmenų poras, yra paremta kitais pradmenų kibimo prie DNR saitais, nei ankstesnių tyrimų metu naudotų pradmenų porų atveju, bet Ang1 ir Ang2 pradmenų poros įgalina tyrimams naudoti visas anksčiau tirtas mtDNR D-kilpos regiono ir cyt *b* sekas. Abi pradmenų poros sukurtos remiantis *Anguilla* genties rūšių mtDNR sekų, kurios buvo įkeltos į GenBank duomenų bazę, palyginamąja analize ir Primer3 programa (Rozen & Skaletsky 2000).

Laboratorinės procedūros. DNR buvo išskirta naudojant Aljanabi & Martinez (1997) metodą su nežymiais pakitimais; dažniausiai buvo naudojamas raumeninis audinys. DNR koncentracijos nustatytos spektrofotometru (Biophotometer, Eppendorf, Vokietija).

Ungurių DNR amplifikacijai panaudotos Ang1, Ang2, bei AF237898, AF237899, AF237900, AF237901 ir AF237902 (Wirth & Bernatchez 2001) pradmenų poros, o ešerių mtDNR D-kilpos regiono dalinės sekos amplifikuotos naudojant HV2 ir CSB-D pradmenis (Nesbø *et al.* 1998a). Pradmenis susintetino „Biomers.net GmbH“ ir „MBI Fermentas“ (2-3 lentelės).

3 lentelė. *A. anguilla* mikrosatelitų amplifikacijai skirtų pradmenų charakteristikos.

Pora	Regionas	Pradmenų sekos (5'-3')	Pradmenys sukurti	Tandemas	T _m , °C
AF237898	<i>Aro121</i>	F: ttgggaaggtcatggacgtg R: ctaataaatgtctgggtaggc	<i>Anguilla rostrata</i>	GT	73,8 61,7
AF237899	<i>Aro063</i>	F: ccagataccttgacaacggc R: tcaagagcttcctgacctc	<i>A. rostrata</i>	GA	69,7 69
AF237900	<i>Ang101</i>	F: gaaaacaatcgggtaccacag R: acagtcagtcacaatgagcc	<i>A. anguilla</i>	CA	68,1 66,3
AF237901	<i>Ang151</i>	F: gatctgtggagagatgttg R: agtagcatgcctagaactgg	<i>A. anguilla</i>	GT	65,5 63,8
AF237902	<i>Ang114</i>	F: cctgtgaatccaacaggtgg R: ggataatgcggcagagtccc	<i>A. anguilla</i>	TC	71 73,5

PGR atliktos naudojant Eppendorf firmos Mastercycler personal prietaisą. Kiekvieno pavyzdžio PGR buvo vykdoma 25 µl tūryje, o reakcijos komponentais buvo 0,04-0,06 µg genomine DNR, 1 x PGR buferis (turintis 50 mM KCl), 2,5 mM MgCl₂, 0,2 mM dNTP, 0,75 U Taq polimerazė (MBI, Fermentas, Lietuva), pradmenys, kiekvieno pradmens koncentracija mišinyje sudarė 0,2-2,2 µM, ir vanduo. DNR mikrosatelitams ir mtDNR regionams amplifikuoti naudotos PGR sąlygos pateiktos 4-5 lentelėse.

4 lentelė. PGR sąlygos *A. anguilla* DNR mikrosatelitams amplifikuoti.

Regionas	I		II		III				IV		V	
					1-12		13-30					
	°C	min	°C	min	°C	min	°C	min	°C	min	°C	min
<i>Aro121</i> •	94	3	94	1	53-64	1	65	1	72	1	72	5
<i>Aro063</i>					57-68		69					
<i>Ang101</i>					67		67					
<i>Ang114</i>					60-71		72					

• – tokios pat PGR sąlygos buvo panaudotos *Ang151* regiono amplifikacijai; I – pradinė denatūracija; II – ciklo denatūracija; III – ciklo pradmenų hibridizacija; IV – ciklo naujos DNR grandinės sintezė; V – galutinis ilginimo žingsnis; II-IV – 30 ciklų.

5 lentelė. PGR sąlygos skirtingų rūšių mtDNR regionams amplifikuoti.

Rūšis	Regionas	C	I		II		III		IV		V	
			°C	min	°C	min	°C	min	°C	min	°C	min
<i>Anguilla anguilla</i>	D-kilpa [•]	35	95	5	94	0,75	54	0,75	72	1	72	5
	cyt b						52					
<i>Perca fluviatilis</i>	D-kilpa	30	96		96	1	54	1		2		

• – tokios pat PGR sąlygos buvo panaudotos *A. japonica* D-kilpos amplifikacijai; C – ciklų skaičius; I – pradinė denatūracija; II – ciklo denatūracija; III – ciklo pradmenų hibridizacija; IV – ciklo naujos DNR grandinės sintezė; V – galutinis ilginimo žingsnis.

Elektroforezė poliakrilamido gelyje (PAGE, angl. *polyacrylamide gel electrophoresis*), kuri buvo skirta amplifikuotų DNR mikrosatelitų vizualizacijai, buvo atliekama vertikaliuose 12% poliakrilamido geliuose. PAGE atlikimo tvarka: 1) sustingus geliui, į kiekvieną šulinėlį įdedama 20-25 µl amplifikuotos DNR, 4 µl dažo (6 x Loading Dye Solution; MBI, Fermentas, Lietuva) ir 2 µl 40% sacharozės tirpalo; 2) į du šulinėlius įdedamas DNR ilgio standartas GeneRuler™ 50 bp DNA Ladder (MBI, Fermentas, Lietuva); 3) 4-5 valandų trukmės elektroforezė, esant 220-230 V įtampai; 4) 10-15 minučių gelio dažymas etidžio bromido tirpale.

Siekiant sulyginti skirtingų elektroforetogramų (angl. *electrophoretogram*) rezultatus, kiekvienos PAGE metu būdavo įdedama kontrolė: pavyzdžiai reprezentuojantys mažiausią ir didžiausią alelius. Kuomet buvo nustatyti visų individų genotipai, buvo atliekamos papildomos PAGE, kuriose atrinkti pavyzdžiai būdavo sudedami alelių didėjimo tvarka. Tokiu būdu patikrinamas nustatytas alelių skaičius konkrečiame DNR mikrosatelitiniame regione.

Elektroforezė agarozės gelyje (AGE, angl. *agarose gel electrophoresis*), kuri buvo skirta amplifikuotų mtDNR fragmentų vizualizacijai, buvo atliekama horizontaliuose 1,5% agarozės geliuose. AGE atlikimo tvarka: 1) sustingus geliui, kuriame yra etidžio bromido, į kiekvieną šulinėlį įdedama 5 µl amplifikuotos DNR ir 2 µl dažo (6 x Loading Dye Solution; MBI, Fermentas,

Lietuva); 2) į du šulinėlius įdedamas DNR ilgio standartas GeneRuler™ 100 bp DNA Ladder (MBI, Fermentas, Lietuva); 3) 35-40 minučių vykdoma elektroforezė, esant 100-120 V įtampai. Tiek poliakrilamido, tiek agarozės geliai buvo stebimi ir fotografuojami naudojant Herolab firmos MiniDoc™ Documentation System prietaisą.

Sėkmingai amplifikuoti mtDNR pavyzdžiai buvo ruošiami sekvenavimui naudojant egzonukleazių mišinį: 5 µl amplifikatas sumaišomas su 1 U FastAP (kartais vietoj FastAP būdavo naudojamos CIAP arba SAP; MBI, Fermentas, Lietuva) ir 10 U egzonukleaze I (MBI, Fermentas, Lietuva), o gautas mišinys šildomas 15 min 37°C ir 15 min 85°C temperatūroje, naudojant prietaisą, kuris yra skirtas PGR. Po šios procedūros pavyzdžiai buvo sekvenuojami.

DNR sekvenavimas. Visų mtDNR sekų, išskyrus 74 ešerių iš Cirišu ir Šventės ežerų, DNR sekvenavimas atliktas Biotechnologijos instituto Sekvenavimo centre, naudojant išgrynintus PGR produktus, Ang1, Ang2 ir HV2/CSB-D pradmenų poras bei „Big-Dye® Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, JAV)“ rinkinį ir „3130xl Genetic Analyzer (Applied Biosystems, JAV)“ prietaisą. Ešerių iš Cirišu ir Šventės ežerų mtDNR fragmentų sekvenavimas atliktas Gamtos tyrimų centro Ekologijos institute, Molekulinės ekologijos laboratorijoje, naudojant „3500 Genetic Analyzer (Applied Biosystems / Hitachi, JAV)“ prietaisą. Siekiant patikslinti nustatytų mikrosatelitinių fragmentų dydžius visuose tirtuose europinio upinio ungurio DNR mikrosatelitiniuose regionuose, daugiau nei 35 mėginiai buvo sekvenuoti Latvijoje (žr. priede, 1 lentelėje).

Ungurių rūšinės priklausomybės nustatymas. Siekiant identifikuoti ungurių, gautų iš Klaipėdos teritorinės muitinės bei pagautų įvairiose Lietuvos ir Latvijos vietovėse, rūšį, atlikta DNR sekų filogenetinė analizė. Naudojant CLC Sequence Viewer 5.1.1 (www.clcbio.com) programą bei remiantis nepasvertų porų-grupių metodu su aritmetiniu vidurkiu (UPGMA, angl. *unweighted pair group method with arithmetic mean*) (Michener & Sokal

1957) ir mtDNR D-kilpos regiono abejotinos kilmės ungurių sekų sulyginimu su genų banke deponuotomis 450-455 bp ilgio *A. anguilla*, *A. japonica* ir *A. rostrata* sekomis (6 lentelė) buvo sukonstruota UPGMA dendrograma.

6 lentelė. Ungurių rūšinei priklausomybei nustatyti naudotos genų banke deponuotos *A. anguilla*, *A. japonica* ir *A. rostrata* mtDNR D-kilpos sekos.

Nr.	Rūšis	Ilgis, bp	GenBank
1	<i>Anguilla anguilla</i>	452	AJ225953
2		451	AJ225956
3			AJ225969
4	<i>A. japonica</i>	455	AM997243
5			AM997253
6			AM997255
7			AM997258
8			M95867
9	<i>A. rostrata</i>	451	AB030662
10		450	AP007249

Šios UPGMA dendrogramos konfigūracija įgalino tiriamąsias sekas priskirti vienai iš ungurių rūšių.

***A. anguilla* DNR mikrosatelitų statistinė analizė.** Alelių santykiniai dydžiai visuose DNR mikrosatelitų regionuose buvo įvertinti analizuojant DNR fragmentų judėjimo pobūdį elektroforetogramose, pasinaudojant TotalLab v1.10 (Amersham Biosciences) programa, bei atsižvelgiant į pasirinktų ungurių individų DNR sekvenavimo rezultatus. Statistinė analizė buvo atliekama remiantis genotipavimo duomenimis (žr. priede, 2 lentelėje) sugrupavus ungurių imtis įvairiomis lyginamomis kombinacijomis (7 lentelė).

Visais atvejais buvo naudojami visų penkių mikrosatelitinių regionų duomenys. Genetiniai atstumai (Nei 1972) buvo apskaičiuoti naudojant TFPGA v1.3 (Miller 1997) programą. F statistika (F_{ST} , F_{IS} bei F_{IT}) (Cockerham 1973, Weir & Cockerham 1984) ir jos patikimumas, t. y. alelinė diferenciacija (angl. *genic differentiation*) (Raymond & Rousset 1995a) ir genotipinė diferenciacija (angl. *genotypic differentiation*) (Goudet *et al.* 1996), buvo apskaičiuotos visoms imčių poroms ir 7 lentelėje pateiktoms lyginamų imčių kombinacijoms, naudojant GENEPOP (Raymond & Rousset 1995b, Rousset 2008) programą.

7 lentelė. Genetinės diferenciacijos nustatymui naudotos ungurių imtys.

Analizė	N	I	Lyginamos imtys
I	8	114	BJ2005 (n = 24) / KM2004 (n = 8) / KM2006 (n = 10) / RĮ2005 (n = 8) / DRI2004 (n = 8) / DRI2006 (n = 15) / SIE2006a (n = 20) / SIE2006b (n = 21)
II	7	114	BJ2005 (n = 24) / KM2004 (n = 8) / KM2006 (n = 10) / RĮ2005 (n = 8) / DRI2004 (n = 8) / DRI2006 (n = 15) / SIE2006a+SIE2006b (SIE, n = 41)
III	5	114	BJ2005 (n = 24) / KM2004+KM2006 (KM, n = 18) / RĮ2005 (n = 8) / DRI2004+DRI2006 (DRI, n = 23) / SIE2006a+SIE2006b (SIE, n = 41)
IV	3	114	BJ2005+RĮ2005 (U2005, n = 32) / KM2004+DRI2004 (U2004, n = 16) / KM2006+DRI2006+SIE2006a+SIE2006b (U2006, n = 66)
V	2	114	BJ2005+KM2004+KM2006+RĮ2005 (ATPL, n = 50) / DRI2004+DRI2006+SIE2006a+SIE2006b (INTR, n = 64)
VI	2	64	DRI2004+DRI2006 (DRI, n = 23) / SIE2006a+SIE2006b (SIE, n = 41)
VII	4	60	Sruoga <i>et al.</i> 2007a tyrimo imtys: BJ2005 (n = 24) / KM2004 (n = 8) / DRI2004 (n = 8) / SIE2006a (n = 20)

I analizė – analizės tikslas – nustatyti, ar yra statistiškai patikima ($p < 0,05$) genetinė diferenciacija tarp visų tiriamų ungurių imčių; II analizė – analizės tikslas – nustatyti, ar yra statistiškai patikima ($p < 0,05$) genetinė diferenciacija tarp visų tiriamų ungurių imčių, kuomet Siesartis reprezentuojamas tik viena ungurių imtimi; III analizė – analizės tikslas – nustatyti, ar yra statistiškai patikima ($p < 0,05$) genetinė diferenciacija tarp visų tirtų geografinių lokacijų ungurių imčių; IV analizė – analizės tikslas – nustatyti, ar yra statistiškai patikima ($p < 0,05$) genetinė diferenciacija tarp 2004, 2005 ir 2006 metų ungurių imčių; V analizė – analizės tikslas – nustatyti, ar yra statistiškai patikima ($p < 0,05$) genetinė diferenciacija tarp natūraliai į Lietuvą ir Latviją atplaukiančių (ATPL) ir introdukuotų (INTR) Lietuvos ežeruose ungurių imčių; VI analizė – analizės tikslas – nustatyti, ar yra statistiškai patikima ($p < 0,05$) genetinė diferenciacija tarp Dringio ir Siesarčio ežerų ungurių imčių; VII analizė – analizės tikslas – nustatyti, ar yra statistiškai patikima ($p < 0,05$) genetinė diferenciacija tarp Sruoga *et al.* 2007a tyrime naudotų ungurių imčių; BJ2005 – Baltijos jūros 2005 metų ungurių imtis; KM2004 – Kuršių marių 2004 metų ungurių imtis; KM2006 – Kuršių marių 2006 metų ungurių imtis; RĮ2005 – Rygos įlankos 2005 metų ungurių imtis; DRI2004 – Dringio ežero 2004 metų ungurių imtis; DRI2006 – Dringio ežero 2006 metų ungurių imtis; SIE2006a – Siesarčio ežero pirmoji 2006 metų ungurių imtis; SIE2006b – Siesarčio ežero antroji 2006 metų ungurių imtis; N – imčių skaičius; I – individų skaičius.

MtDNR sekų analizė. Iš viso europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos sekų analizei panaudotos 493 bp ilgio 229 sekos (8 lentelė), iš kurių 148 nustatytos vykdant šį disertacinį darbą (skirtingų haplotipų sekos GenBank duomenų bazėje: FJ707255-FJ707280, JX162682-JX162753), o 81 buvo deponuota genų banke anksčiau tyrimus vykdžiusių mokslininkų (Lintas *et al.* 1998 (iš viso 55 sekos; GenBank: AJ225953-AJ226007), Murgia R., Tola G., Hirano J. ir Archer S. N. nepublikuotas 25 sekų tyrimas (GenBank: AJ246983-AJ247007), Minegishi *et al.* 2005 (GenBank: AP007233)). Statistinė analizė atlikta su pagrindinėmis imtimis (8 lentelė) ir kai kuriomis imčių kombinacijomis (9 lentelė).

8 lentelė. Pagrindinės imtys naudotos *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono statistinei analizei.

Regionas	Šalis	Imtis	Duomenys
Baltijos jūros (BJR)	Latvija	RĪ (n = 14)	Disertacinio darbo duomenys (GenBank: FJ707255-FJ707280, JX162682-JX162753)
	Lietuva	BJ (n = 40)	
		KM (n = 18)	
		BAL (n = 30)	
		DRI (n = 14)	
		SIE (n = 31)	
Šiaurės jūros (ŠJR)	Danija	DK (n = 6)	Lintas <i>et al.</i> 1998, GenBank duomenys (AJ247002, AJ247004, AJ247006)
	Nyderlandai	NG (n = 6)	Lintas <i>et al.</i> 1998
		NL (n = 5)	
	Švedija	SW (n = 7)	Lintas <i>et al.</i> 1998, GenBank duomenys (AJ246994-AJ246995)
Atlanto vandenyno (AVR)	Airija	D (n = 6)	Lintas <i>et al.</i> 1998, GenBank duomenys (AJ247003, AJ247005)
	Portugalija	GL (n = 6)	GenBank duomenys (AJ246983-AJ246988)
	Prancūzija	FR (n = 6)	Minegishi <i>et al.</i> 2005
		VIL (n = 1)	Disertacinio darbo duomenys
	Jungtinė Karalystė	UK (n = 1)	
Viduržemio jūros (VJR)	Graikija	GR (n = 7)	Lintas <i>et al.</i> 1998, GenBank duomenys (AJ246989, AJ246993)
	Ispanija	SP (n = 2)	Lintas <i>et al.</i> 1998
	Italija	M (n = 6)	Lintas <i>et al.</i> 1998, GenBank duomenys (AJ246990-AJ246992, AJ247007)
		LS (n = 8)	Lintas <i>et al.</i> 1998
		PI (n = 4)	Lintas <i>et al.</i> 1998
		RM (n = 11)	Lintas <i>et al.</i> 1998, GenBank duomenys (AJ246996-AJ247001)

RĪ – Rygos įlanka; BJ – Baltijos jūra; KM – Kuršių marios; BAL – Balsys; DRI – Dringis; SIE – Siesartis; DK – Arresø (ežeras); NG – Reinas (upė); NL – „Nieu Koop“ lagūna; SW – Švedijos pajūris; D – Dublinas; GL – Portugalijos pajūris; FR – Prancūzijos pajūris; VIL – Vilaine (upė); UK – Anglijos pajūris; GR – Messolonghi lagūna; SP – Barcelonos uostas; M – Cabras lagūna; LS – Lesina lagūna; PI – Pizos miestas; RM – Tibras (upė).

Iš viso europinio upinio ungurio mtDNR cyt *b* fragmentų analizei panaudotos 392 bp ilgio 201 sekos (10 lentelė), iš kurių 82 nustatytos šio disertacinio darbo metu (šiuo metu sekos į GenBank neįkeltos), o 119 deponuotos genų banke kitų tyrėjų (Aoyama & Tsukamoto 1997 (GenBank: D84302), Wolf *et al.* 2000 (GenBank: AF165069), Aoyama *et al.* 2001 (GenBank: AB021776), Daemen *et al.* 2001 (GenBank: AF368238-AF368254), Lin *et al.* 2001 (GenBank: AF006714-AF006715), Minegishi *et*

al. 2005 (GenBank: AP007233), įvairūs nepublikuoti tyrimai (GenBank: EF427617-EF427618, EU223996-EU223997, EU492326-EU492327)). Atlikta mtDNR cyt *b* statistinė analizė yra analogiška D-kilpos regiono sekų statistinei analizei: 1) analizuotos pagrindinės ungurių imtys (10 lentelė) ir kai kurios imčių kombinacijos (11 lentelė); 2) rūšies vidurūšinė genetinė įvairovė analizuota tik erdvėje.

9 lentelė. Ungurių imčių kombinacijos analizuojant genetinę diferenciaciją tarp ungurių, sugautų Lietuvos ir Latvijos vidaus ir teritoriniuose vandenyse ir kituose regionuose, naudojant mtDNR D-kilpos sekoskaitos duomenis.

Analizė	N	I	Lyginamos imtys
I	4	147	BJ (n = 40) / KM (n = 18) / RĮ (n = 14) / BAL+DRI+SIE (INTR, n = 75)
II	5	229	AVR (n = 20) / ŠJR (n = 24) / VJR (n = 38) / BJ+KM+RĮ (ATPL, n = 72) / BAL+DRI+SIE (INTR, n = 75)
III	4	229	AVR (n = 20) / VJR (n = 38) / ŠJR+BJ+KM+RĮ (ŠP, n = 96) / BAL+DRI+SIE (INTR, n = 75)

I analizė – analizės tikslas – nustatyti, ar yra statistiškai patikima ($p < 0,05$) genetinė diferenciacija tarp Lietuvos ežerų ungurių imties (INTR) ir visų skirtingų geografinių lokacijų, kurios reprezentuoja natūraliai į Lietuvą ir Latviją atplaukiančias ungurių imtis; II analizė – analizės tikslas – nustatyti, ar yra statistiškai patikima ($p < 0,05$) genetinė diferenciacija tarp Atlanto vandenyno regiono (AVR), Viduržemio jūros regiono (VJR), Šiaurės jūros regiono (ŠJR), natūraliai į Lietuvą ir Latviją atplaukiančių ungurių (ATPL) ir Lietuvos ežerų ungurių imčių (INTR); III analizė – analizės tikslas – nustatyti, ar yra statistiškai patikima ($p < 0,05$) genetinė diferenciacija tarp Atlanto vandenyno regiono (AVR), Viduržemio jūros regiono (VJR), šiaurinės hipotetinės populiacijos (ŠP), kurią reprezentuoja natūraliai į Lietuvą ir Latviją atplaukiantys unguriai (ATPL) bei Šiaurės jūros regione (ŠJR) gyvenantys unguriai, ir Lietuvos ežerų (INTR) ungurių imčių; N – imčių skaičius; I – individų skaičius.

Ešerių vidurūšinė genetinė įvairovė tirta lyginant sekas, sudarytas iš tRNR-Pro geno dalies (1-51 bp) ir D-kilpos dalies (52-390 bp). Iš viso ešerio mtDNR D-kilpos regiono sekų analizei panaudotos 389-400 bp ilgio 807 sekos (12 lentelė), iš kurių 262 nustatė šio disertacinio darbo autorius (skirtingus haplotipus atstovaujančios sekos deponuotos GenBank duomenų bazėje: HM992571-HM992578, JX034742-JX034749). Likusias 545 sekas anksčiau nustatė kiti mokslininkai (Nesbø *et al.* 1998b (iš viso 66 sekos), Refseth *et al.* 1998 (iš viso 109 sekos), Nesbø *et al.* 1999 (iš viso 313 sekos), Sruoga *et al.* 2007b (iš viso 56 sekos) ir viena seka iš GenBank (EF118012)). Asmeninių kontaktų keliu iš dr. C. L. Nesbø buvo gautos 34 skirtingų haplotipų sekos, kurios nebuvo deponuotos genų banke.

10 lentelė. Pagrindinės imtys naudotos *A. anguilla* mtDNR cyt *b* statistinei analizei.

Regionas	Šalis	Imtis	Duomenys
Baltijos jūros (BJR)	Latvija	RĮ (n = 7)	Disertacinio darbo duomenys
	Lietuva	BJ (n = 23)	
		KM (n = 15)	
		DRI (n = 7)	
		SIE (n = 29)	
Šiaurės jūros (ŠJR)	Švedija	SW (n = 2)	GenBank duomenys (EU492326-EU492327)
		VIS (n = 22)	Daemen <i>et al.</i> 2001, Lin <i>et al.</i> 2001
Atlanto vandenyno (AVR)	Airija	BR (n = 21)	Daemen <i>et al.</i> 2001
	Ispanija	SP (n = 2)	GenBank duomenys (EF427617-EF427618)
	Marokas	SR (n = 22)	Daemen <i>et al.</i> 2001
	Prancūzija	FR (n = 4)	Aoyama <i>et al.</i> 2001, Minegishi <i>et al.</i> 2005, GenBank duomenys (EU223996-EU223997)
		EFR (n = 1)	Aoyama & Tsukamoto 1997
	Jungtinė Karalystė	BC (n = 1)	Lin <i>et al.</i> 2001
		SE (n = 20)	Daemen <i>et al.</i> 2001
		UK (n = 1)	Disertacinio darbo duomenys
Viduržemio jūros (VJR)	Italija	AR (n = 23)	Daemen <i>et al.</i> 2001
Nežinomas*	Šveicarija	SWZ (n = 1)	Wolf <i>et al.</i> 2000

• – unguris tirtas Šveicarijoje, mėginio kilmė nežinoma; RĮ – Rygos įlanka; BJ – Baltijos jūra; KM – Kuršių marios; DRI – Dringis; SIE – Siesartis; SW – Švedijos pajūris; VIS – Viskan (upė); BR – Burrishoole (upė); SP – Ispanijos pajūris; SR – Sebu (upė); FR – Prancūzijos pajūris; EFR – Rytų Prancūzija; BC – Bristolio įlanka; SE – Severno estuarija; UK – Anglijos pajūris; AR – Arnas (upė); SWZ – Šveicarija.

11 lentelė. Ungurių imčių kombinacijos analizuojant genetinę diferenciaciją tarp ungurių, sugautų Lietuvos ir Latvijos vidaus ir teritoriniuose vandenyse ir kituose regionuose, naudojant mtDNR cyt *b* sekoskaitos duomenis.

Analizė	N	I	Lyginamos imtys
I	4	81	BJ (n = 23) / KM (n = 15) / RĮ (n = 7) / DRI+SIE (INTR, n = 36)
II	5	200	AVR (n = 72) / ŠJR (n = 24) / VJR (n = 23) / BJ+KM+RĮ (ATPL, n = 45) / DRI+SIE (INTR, n = 36)
III	4	200	AVR (n = 72) / VJR (n = 23) / ŠJR+BJ+KM+RĮ (ŠP, n = 69) / DRI+SIE (INTR, n = 36)

I analizė – analizės tikslas – nustatyti, ar yra statistiškai patikima ($p < 0,05$) genetinė diferenciacija tarp Lietuvos ežerų ungurių imties (INTR) ir visų skirtingų geografinių lokacijų, kurios reprezentuoja natūraliai į Lietuvą ir Latviją atplaukiančias ungurių imtis; II analizė – analizės tikslas – nustatyti, ar yra statistiškai patikima ($p < 0,05$) genetinė diferenciacija tarp Atlanto vandenyno regiono (AVR), Viduržemio jūros regiono (VJR), Šiaurės jūros regiono (ŠJR), natūraliai į Lietuvą ir Latviją atplaukiančių ungurių (ATPL) ir Lietuvos ežerų ungurių imčių; III analizė – analizės tikslas – nustatyti, ar yra statistiškai patikima ($p < 0,05$) genetinė diferenciacija tarp Atlanto vandenyno regiono, Viduržemio jūros regiono, šiaurinės hipotetinės populiacijos (ŠP), kurią reprezentuoja natūraliai į Lietuvą ir Latviją atplaukiantys unguriai (ATPL) bei Šiaurės jūros regione (ŠJR) gyvenantys unguriai, ir Lietuvos ežerų (INTR) ungurių imčių; N – imčių skaičius; I – individų skaičius.

12 lentelė. Pagrindinės imtys naudotos *P. fluviatilis* mtDNR D-kilpos regiono statistinei analizei.

Šalis	Imtis		Duomenys
	Pavadinimas	Baseinas	
Airija (AI)	LI (n = 7)	Li upės	Nesbø <i>et al.</i> 1999
Anglija (ANGL)	W (n = 10)	Temzės upės	
Austrija (AU)	DUN (n = 20)	Dunojaus upės	
Baltarusija (BA)	DUB (n = 10)	Dniepro upės	
Danija (DAN)	LYN (n = 10)	Gudeno-Elbės upių	
Estija (EST)	MĪ (n = 10)	Baltijos jūros	
	EMJ (n = 5)	Emajegio upės	
	PEI (n = 9)	Emajegio-Narvos upių	
Graikija (GR)	DOJ (n = 10)	Vardaro upės	
Italija (ITA)	COR (n = 10)	Tibro upės	
	TRA (n = 10)	Tibro upės	
Latvija (LA)	RĪ [•] (n = 23)	Baltijos jūros	Sruoga <i>et al.</i> 2007b
	ŠŽ [•] (n = 36)	Dauguvos upės	Disertacinio darbo duomenys (GenBank: JX034742-JX034746, JX034748)
	BAB (n = 24)	Lielupės upės	
	CIR (n = 38)	Cirīšu ežero	
	KĀL ^{••} (n = 24)	Dauguvos upės	
Lenkija (LEN)	ANČ (n = 5)	Nemuno upės	Nesbø <i>et al.</i> 1999
	KOR (n = 5)	Priegliaus-Vyslos upių	
	PIL (n = 10)	Vyslos upės	
	POL ^{••} (n = 1)	-	GenBank duomenys (EF118012)
Lietuva (LT)	BJ (n = 18)	Baltijos jūros	Sruoga <i>et al.</i> 2007b
	KM (n = 15)	Baltijos jūros	
	DRŪ (n = 53)	Drūkšių ežero	
	MET (n = 19)	Peršėkės-Nemuno upių	Disertacinio darbo duomenys (GenBank: HM992571-HM992578, JX034747, JX034749)
	NEM [•] (n = 32)	Nemuno upės	
	NER (n = 16)	Neries upės	
	PLA (n = 20)	Minijos-Nemuno upių	
Nyderlandai (NYD)	IJ (n = 11)	Reino upės	Nesbø <i>et al.</i> 1999
Norvegija (NOR)	EI (n = 6)	Drameno upės	Refseth <i>et al.</i> 1998
	MJ (n = 7)	Mjær ežero	
	SL (n = 5)	Store Lavarvant ežero	
	TO (n = 5)	Toke ežero	

• – imtyje yra dvi sekos su 10 bp ilgio insercijomis, kurios buvo nepanaudotos daugelyje dabartinio tyrimo statistinių analizių; •• – imtyje yra viena seka su 10 bp ilgio insercija, kuri buvo nepanaudota daugelyje dabartinio tyrimo statistinių analizių; LI – Li (upė); W – Windermere (ežeras); DUN – Dunojus (upė); DUB – Dubrovskoje (ežeras); LYN – Lyngsø (ežeras); MĪ – Matsalu įlanka; EMJ – Emajegis (upė); PEI – Peipaus ežeras; DOJ – Dojrano ežeras; COR – Corbara (ežeras); TRA – Trazimenas (ežeras); RĪ – Rygos įlanka; ŠŽ – Šventės ežeras; BAB – Babytės ežeras; CIR – Cirīšu (ežeras); KĀL – Kālezers (ežeras); ANČ – Ančia (ežeras); KOR – Kortowo (ežeras); PIL – Pilica (upė); POL – Lenkija (tiksliai žuvies pagavimo vieta nežinoma); BJ – Baltijos jūra; KM – Kuršių marios; DRŪ – Drūkšiai (ežeras); MET – Metelys (ežeras); NEM – Nemunas (upė); NER – Neris (upė); PLA – Plateliai (ežeras); IJ – Eiselio ežeras; EI – Eikern (ežeras); MJ – Mjær (ežeras); SL – „Store Lavarvant“ (ežeras); TO – Toke (ežeras).

12 lentelė. Tęsinys.

Šalis	Imtis		Duomenys
	Pavadinimas	Baseinas	
Norvegija (NOR)	EIN (n = 5)	Einavann ežero	Refseth <i>et al.</i> 1998
	GLO (n = 6)	Glomos upės	
	GØR (n = 7)	Oslo fjordų	
	MØR (n = 5)	Oslo fjordų	
	OSE (n = 5)	Oseidvann ežero	
	RØY (n = 5)	Oslo fjordų	
	SAN (n = 5)	Oslo fjordų	
	SOG (n = 5)	Oslo fjordų	
	STE (n = 5)	Oslo fjordų	Nesbø <i>et al.</i> 1999
	STJ (n = 5)	Glomos upės	Refseth <i>et al.</i> 1998
	STO (n = 5)	Oslo fjordų	
	SVA (n = 5)	Oslo fjordų	
	SUL (n = 7)	Oslo fjordų	
	VER (n = 5)	Glomos upės	
	VOU (n = 10)	Karasjåkka'os-Tanos upių	Refseth <i>et al.</i> 1998, Nesbø <i>et al.</i> 1999
Prancūzija (PRA)	ŽE (n = 10)	Ronos upės	Nesbø <i>et al.</i> 1999
	FER (n = 10)	Ranso-Senos upių	
	MEZ (n = 5)	Mezo-Reino upių	
	MOZ (n = 7)	Mozelio-Reino upių	
	REI (n = 7)	Reino upės	
	RON (n = 9)	Ronos upės	
	SON (n = 9)	Sonos upės	
Rumunija (RUM)	PRU (n = 11)	Pruto upės	
	SIR (n = 10)	Sireto upės	
Rusija (RUS)	AN (n = 10)	Baikalo ežero	
	RT (n = 14)	Volgos upės	
Slovėnija (SLO)	RAC (n = 10)	Dravos-Dunojaus upių	
Suomija (SUOM)	VES (n = 10)	Kiumijokio upės	
Švedija (ŠVE)	AA (n = 20)	Botnijos įlankos	Nesbø <i>et al.</i> 1998b
	AB (n = 17)	Botnijos įlankos	
	ÄN (n = 19)	Botnijos įlankos	
	BOT (n = 20)	Botnijos įlankos	Nesbø <i>et al.</i> 1998b, Refseth <i>et al.</i> 1998
	MAL (n = 5)	Baltijos jūros	Refseth <i>et al.</i> 1998

EIN – Einavann (ežeras); GLO – Gloma (upė); GØR – Gørja (ežeras); MØR – Mørkvann (ežeras); OSE – Oseidvann (ežeras); RØY – Røysjø (ežeras); SAN – Sandungen (ežeras); SOG – Sognsvann (ežeras); STE – Steinbutjønn (ežeras); STJ – Storsjøen (ežeras); STO – Stordammen (ežeras); SVA – Svartvann (ežeras); SUL – Suluvatn (ežeras); VER – Vermunden (ežeras); VOU – Vourasjavre (ežeras); ŽE – Ženevos ežeras; FER – Fermur (ežeras); MEZ – Mezas (upė); MOZ – Mozelis (upė); REI – Reinas (upė); RON – Rona (upė); SON – Sona (upė); PRU – Prutas (upė); SIR – Siretas (upė); AN – Angara (upė); RT – Rybinsko tvenkinys; RAC – Rače (ežeras); VES – Vesijärvi (ežeras). AA – Anadrominiai A (ešeriai, kurie gyvena Botnijos įlankoje, bet migruoja neršti į gėlavandenį ežerą, kuris yra prie Rovägen pusiasalio); AB – Anadrominiai B (ešeriai, kurie gyvena Botnijos įlankoje, bet migruoja neršti į Ängerån upę, kuri jungiasi su gėlavandeniu Ängersjön ežeru); ÄN – Ängersjön (ežeras); BOT – Botnijos įlanka; MAL – Malarenas (ežeras).

12 lentelė. Tęsinys.

Šalis	Imtis		Duomenys
	Pavadinimas	Baseinas	
Šveicarija (ŠVEI)	AEG (n = 10)	Reino upės	Nesbø <i>et al.</i> 1999
	CIU (n = 10)	Reino upės	
Vokietija (GER)	BAU (n = 10)	Elbės upės	
Kaliningrado sritis (KS)	KRY (n = 5)	Neries-Nemuno upių	

AEG – Aegeri (ežeras); CIU – Ciuricho ežeras; BAU – Bautzen (ežeras); KRY – Krylovo (ežeras).

Siekiant įvertinti genetinės diferenciacijos mastą tarp tirtų ešerių populiacijų statistinė analizė atlikta lyginant visas Lietuvoje ir Latvijoje surinktas ešerių imtimis tarpusavyje (12 lentelė), o taip pat su šioje lentelėje pateiktomis šalių imtimis (žr. priede, 3 lentelėje ir 1 pav.), bei kai kuriomis Lietuvoje ir Latvijoje surinktų imčių kombinacijomis (13 lentelė). Kaip ir europinio upinio ungurio mtDNR sekų tyrimų atveju, ešerio vidurūšinė genetinė įvairovė analizuota tik erdvėje.

13 lentelė. Ešerių imčių kombinacijos analizuojant genetinę diferenciaciją tarp ešerių, sugautų Lietuvos ir Latvijos vidaus ir teritoriniuose vandenyse naudojant mtDNR D-kilpos sekoskaitos duomenis.

Analizė	N	I	Lyginamos imtys
I	5	102	BJ (n = 18) / KM (n = 15) / MET (n = 19) / NEM [•] (n = 30) / PLA (n = 20)
II	2	138	DRŪ+MET+PLA (ELT, n = 92) / NEM [•] +NER (ULT, n = 46)
III	2	171	BJ+KM+MET+NEM [•] +PLA (VLT, n = 102) / DRŪ+NER (RLT, n = 69)

• – imčių dydžiai pateikiami be sekų su insersijomis; I analizė – analizės tikslas – nustatyti, ar tarp visų vakarų Lietuvos bei Metelio ežero (VLT) ešerių imčių yra statistiškai patikima ($p < 0,05$) genetinė diferenciacija; II analizė – analizės tikslas – nustatyti, ar yra statistiškai patikima ($p < 0,05$) genetinė diferenciacija tarp Lietuvos ežerų (ELT) ir Lietuvos upių (ULT) ešerių populiacijų; III analizė – analizės tikslas – nustatyti, ar yra statistiškai patikima ($p < 0,05$) genetinė diferenciacija tarp vakarų Lietuvos bei Metelio ežero (VLT) ir rytų Lietuvos (RLT) ešerių populiacijų; N – imčių skaičius; I – individų skaičius.

Tiriamų žuvų rūšių DNR sekų sulyginimas bei dendrogramų, paremtų kaimynų-jungimo metodu (NJ, angl. *neighbor joining*) (Saitou & Nei 1987), konstravimas buvo atliktas naudojant CLC Sequence Viewer 5.1.1 ir/arba MEGA 4 (Tamura *et al.* 2007) programas. MEGA 4 programos atveju, DNR sekų sulyginimui naudotas ClustalW (Thompson *et al.* 1994) algoritmas.

Polimorfinių saitų DNR grandinėje skaičius (S), bendras mutacijų skaičius (η), haplotipų įvairovės parametras (h) (Nei 1987), nukleotidų įvairovės parametras (π) (Lynch & Crease 1990), nukleotidų pakaitų vidurkio

koeficientas (K) (Tajima 1983), genetinis atstumas tarp lyginamų populiacijų, kuris yra išreiškiamas nekoreguotu nukleotidų pakaitų vidurkiu saitui, t. y. lyginamų sekų grupių skirtumų koeficientas (K_{XY}) (Nei 1987) ir fiksacijos indeksas (Φ_{ST}) (Hudson *et al.* 1992b) su patikimumo vertėmis (p) (Hudson *et al.* 1992a) buvo apskaičiuoti naudojant DNASP 4.50.3 programą (Rozas *et al.* 2003). Atliekant skaičiavimus DNASP 4.50.3 programa delecijos buvo vertinamos kaip penkta pozicija (A, C, G, T, -), tačiau mtDNR sekos, kuriose įsiterpusios didesnės nei 5 bp delecijos, iš analizės būdavo pašalinamos.

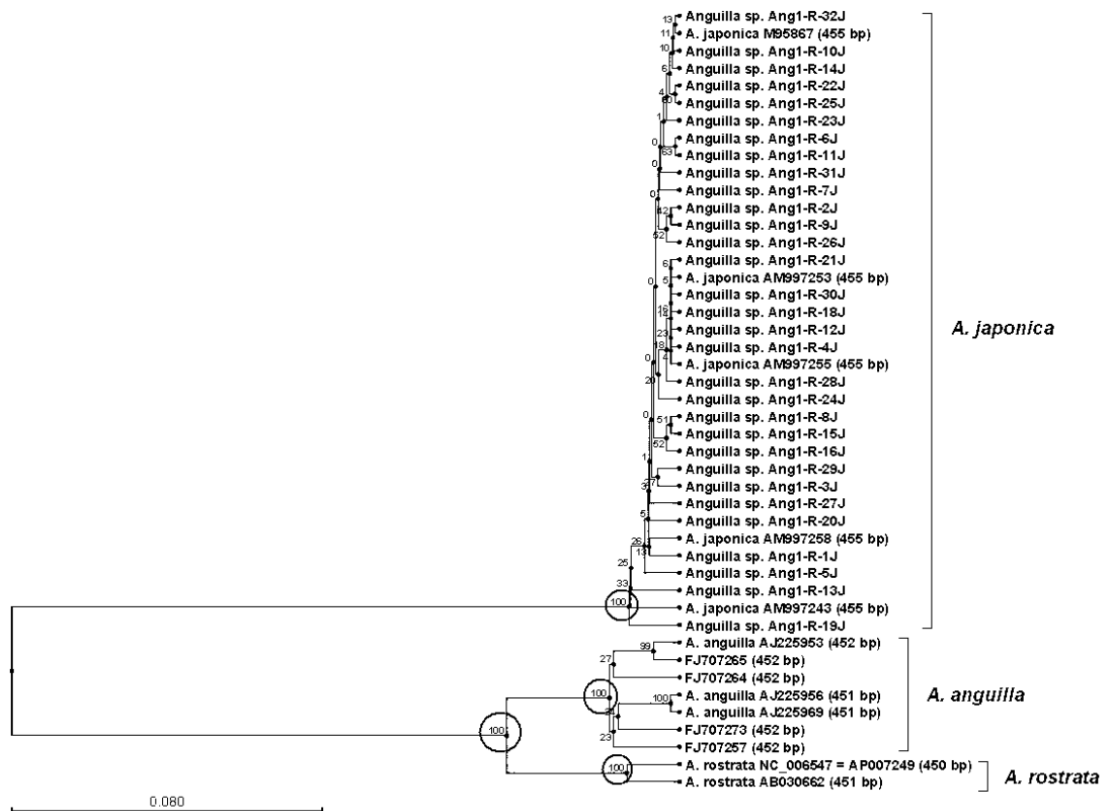
Haplotipų tinklai buvo konstruojami naudojant medianų-jungimo metodą (MJ, angl. *median joining*) (Bandelt *et al.* 1999) įdiegtą NETWORK 4.6.1.0 programoje (www.fluxus-engineering.com/). Siekiant supaprastinti *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono haplotipų tinklą, pasitelktas papildomas maksimalaus šykštumo metodas (MP, angl. *maximum parsimony*) (Polzin & Daneshmand 2003), kuris taip pat įdiegtas NETWORK 4.6.1.0 programoje. Sudėtingam europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono haplotipų tinklui konstruoti pasitelkta papildoma DNA Alignment 1.3.1.1. programa, o kitų haplotipų tinklų konstravimui reikalingi duomenys į NETWORK 4.6.1.0 programą būdavo suvedami rankiniu būdu. Konstruojant haplotipų tinklus delecijos visada būdavo vertinamos kaip penkta pozicija, tačiau mtDNR sekos, kuriose įsiterpusios didesnės nei 5 bp delecijos, iš analizės būdavo pašalinamos. Remiantis sukonstruotais haplotipų tinklais, mažai tarpusavyje besiskiriančios mtDNR sekos būdavo sujungiamos į haplogrupes. Pagrindiniai kriterijai šių haplogrupių išskyrimui: mutacijų skaičius tarp sekų, reprezentuojančių skirtingus haplotipus, haplotipų dažnis, mutacinių žingsnių, skiriančių retus haplotipus nuo juos jungiančio haplotipo, pasižyminčio didesniu dažniu, skaičius.

5. Rezultatai ir jų aptarimas

5.1. *Anguilla anguilla* molekuliniai tyrimai

5.1.1. Ungurių rūšinės priklausomybės nustatymas

Panaudojus Ang1 pradmenų porą, skirtą europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono sekoms pagausinti, buvo sėkmingai amplifikuotos visų tirtų ungurių mtDNR D-kilpos regiono sekos. Atlikus tiriamų ungurių mtDNR D-kilpos regiono sekų ir iš GenBank duomenų bazės paimtų dešimties 450-455 bp ilgio homologinių sekų palyginamąją analizę paaiškėjo, jog visų ungurių, kurie buvo pagauti Lietuvoje ir Latvijoje, tiriamos sekos priklauso *A. anguilla* rūšiai, o visų ungurių, kurie buvo gauti iš Klaipėdos teritorinės muitinės, tiriamos sekos priklauso *A. japonica* rūšiai. Tiriamosios sekos priskirtos konkrečioms ungurių rūšims atsižvelgiant į šių sekų individualų grupavimąsi UPGMA dendrogramoje kartu su žinomomis *A. anguilla*, *A. japonica* ir *A. rostrata* sekomis. Pateiktoje UPGMA dendrogramoje (7 pav.) visų ungurių, kurie buvo gauti iš Klaipėdos teritorinės muitinės, sekos grupuojasi kartu su *A. japonica* rūšies sekomis sudarydamos atskirą klasterį, atsiskyrusį nuo kitų dviejų *A. anguilla* ir *A. rostrata* rūšims priskiriamų sekų klasterių. Šiame paveiksle keturios *A. anguilla* sekų klasteriui priskiriamos sekos buvo nustatytos šio disertacinio darbo metu (GenBank: FJ707257, FJ707264, FJ707265, FJ707273) ir reprezentuoja ungurių, kurie buvo sugauti Lietuvoje ir Latvijoje, rūši.

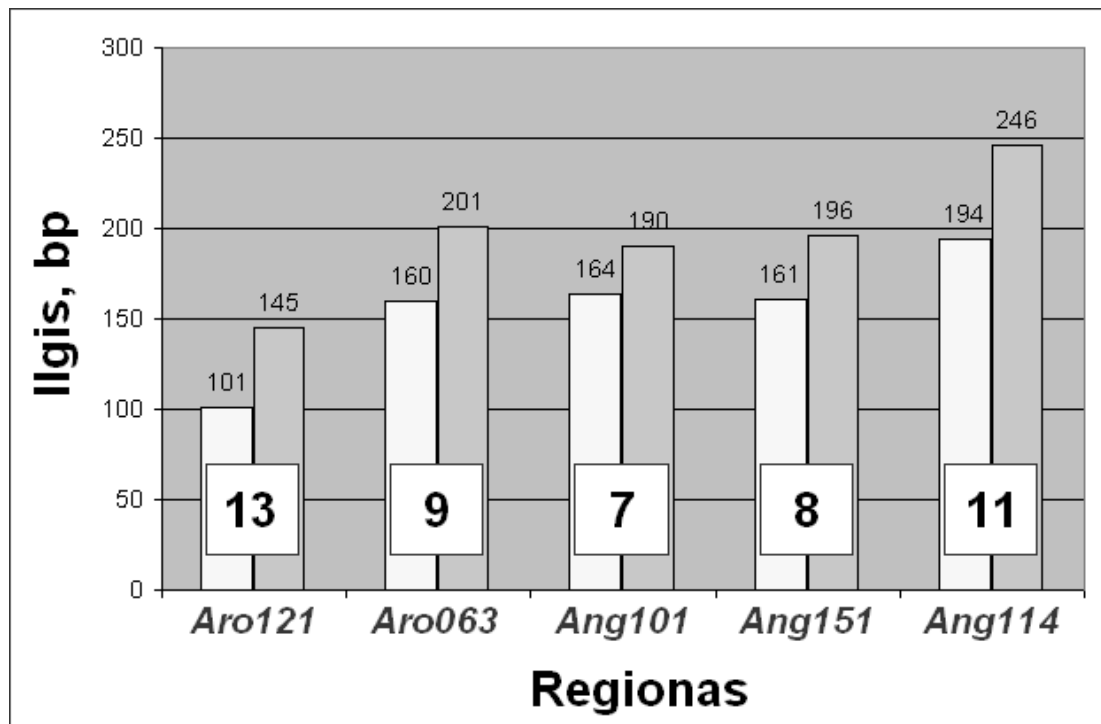


7 pav. Žinomos rūšinės priklausomybės individų, priklausančių *A. anguilla*, *A. rostrata* ir *A. japonica* rūšims bei 35 tiriamojo ungurio (FJ7072^{••}; *Anguilla sp. Ang1-R^{•••}*) mtDNR D-kilpos regiono 450-455 bp ilgio homologinių sekų pagrindu sukonstruota UPGMA dendrograma.

Palyginus tiriamąsias ungurių, kurie buvo gauti iš Klaipėdos teritorinės muitinės, sekas tarpusavyje, nustatyta, kad jos reprezentuoja skirtingus japoniškojo upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono haplotipus (žr. priede, 2 pav.). Lyginamos sekos apėmė dalį tRNR-Thr geno (1-27 bp), visą tRNR-Pro geno seką (28-103 bp) ir dalį D-kilpos sekos (103-500 bp). Remiantis kitų autorių duomenimis, visos Japoniškojo upinio ungurio D-kilpos sekos ilgis yra 966 bp, o jos pozicija mtDNR yra 15719-16685 (GenBank: AB038556).

5.1.2. DNR mikrosatelitų analizė

DNR mikrosatelitų genetinė įvairovė. Amplifikuotų europinio upinio ungurio *Aro121*, *Aro063*, *Ang101*, *Ang151* ir *Ang114* DNR mikrosatelitų regionų fragmentų dydžiai ir bendras alelių skaičius juose pateikti 8 pav.



8 pav. Amplifikuotų *A. anguilla* DNR mikrosatelitų regionų dydžiai, nurodant mažiausio ir didžiausio alelių ilgį bazių poromis ir bendrą alelių skaičių (pažymėta kvadratuose) šiuose regionuose.

Mažiausias skirtumas (26 bp) tarp mažiausio ir didžiausio alelių buvo nustatytas *Ang101* regione, o didžiausias skirtumas (52 bp) buvo nustatytas *Ang114* regione. Likusių trijų regionų skirtumai tarp mažiausio ir didžiausio alelių buvo 35-44 bp. Mažiausiai alelių, septyni, nustatyta *Ang101* regione, o daugiausiai, trylika, nustatyta *Aro121* regione. Rezultatai indikuoja, jog didesniu skirtumu tarp mažiausių ir didžiausių alelių pasižyminčiuose DNR mikrosatelitiniuose regionuose tikėtina didesnė genetinė įvairovė.

Ungurių imčių poriniai palyginimai. Porinių palyginimų tarp visų Lietuvoje ir Latvijoje surinktų ungurių imčių F_{ST} ir Nei (1972) genetinių atstumų vertės pateiktos 14 lentelėje.

14 lentelė. Porinių palyginimų tarp visų Lietuvoje ir Latvijoje surinktų ungurių imčių, naudojant *A. anguilla* DNR mikrosatelitų duomenis, F_{ST} vertės (virš įstrižainės) bei Nei (1972) genetiniai atstumai (žemiau įstrižainės).

n	BJ2005	KM2004	KM2006	RJ2005	DRJ2004	DRJ2006	SIE2006a	SIE2006b
BJ2005	24	-0,0131	0,0037 •	0,0002	-0,0205	0,0003 •• ▲	0,0177 ••	0,0052 •
KM2004	0,135	8	0,0084 ••	0,011 •	-0,0227	-0,0113	0,0456 •• ▲▲	-0,0008 •
KM2006	0,1509	0,2713	10	-0,0129	-0,0067	0,0193 ••	0,0047 •	0,0073
RJ2005	0,181	0,3437	0,189	8	-0,0037	-0,0013	0,019 •• ▲	0,0137
DRJ2004	0,1063	0,2124	0,2085	0,2763	8	-0,0055	0,0162 ••	-0,004
DRJ2006	0,1235	0,1837	0,2505	0,2166	0,2028	15	0,0314 •• ▲▲	0,0204 •• ▲▲
SIE2006a	0,1596	0,3902	0,1625	0,2604	0,252	0,2599	20	0,017 •• ▲
SIE2006b	0,1175	0,1959	0,1754	0,247	0,1797	0,2241	0,1677	21

Alelinė diferenciacija: • – $p < 0,05$, •• – $p < 0,01$; genotipinė diferenciacija: ▲ – $p < 0,05$, ▲▲ – $p < 0,01$; šviesiai geltona spalva pažymėti palyginimai tarp natūraliai į Lietuvą ir Latviją atplaukiančių ungurių (ATPL) grupės pavienių ungurių imčių porų; tamsiai oranžine spalva pažymėti palyginimai tarp introdukuotų Lietuvos ežeruose ungurių (INTR) grupės pavienių ungurių imčių porų; šviesiai oranžine spalva pažymėti palyginimai tarp ATPL ir INTR grupių pavienių ungurių imčių porų.

Sprendžiant iš porinių palyginimų tarp Baltijos jūros, Kuršių marių (2004 ir 2006 metų) bei Rygos įlankos ungurių imčių, visas Baltijos jūroje, Kuršių mariose ir Rygos įlankoje pagautas ungurių imtis galime vertinti kaip vieną ATPL imtį: tarp natūraliai į Lietuvą ir Latviją atplaukiančių ungurių imčių nėra

esminių genetinių skirtumų, nes didžiausia F_{ST} vertė (0,011; nustatyta tarp KM2004 ir RI2005 ungurių imčių) parodo labai mažą genetinę diferenciaciją. Be to, nepaisant šios F_{ST} vertės statistinio patikimumo pagal alelinę diferenciaciją ($p < 0,05$), ji buvo statistiškai nepatikima pagal genotipinę diferenciaciją ($p > 0,05$). Pažymėtina, jog didžiausias genetinis atstumas nustatytas taip pat tarp KM2004 ir RI2005 ungurių imčių (0,3437). Mažiausias genetinis atstumas nustatytas tarp KM2004 ir BJ2005 ungurių imčių (0,135). Kadangi tarp skirtingų metų Kuršių marių ungurių imčių buvo nustatyta statistiškai patikima genetinė diferenciacija ($F_{ST} = 0,0084$; $p < 0,01$ pagal alelinę diferenciaciją), tad galime įtarti, jog kiekvienais metais čia atplaukiantys unguriai tarpusavyje pasižymi nedideliais genetiniais skirtumais. Genetinis atstumas tarp skirtingų metų Kuršių marių ungurių imčių buvo 0,2713.

Sprendžiant iš porinių palyginimų tarp visų tirtų Lietuvos ežerų ungurių imčių, Dringio ir Siesarčio ežeruose ungurių genetinė įvairovė skiriasi. Didžiausia F_{ST} vertė (0,0314) nustatyta tarp DRI2006 ir SIE2006a ungurių imčių ir yra statistiškai patikima ($p < 0,01$), tiek pagal alelinę, tiek pagal genotipinę diferenciaciją. Nors ši F_{ST} vertė yra didesnė už didžiausią nustatytą F_{ST} vertę (0,011) tarp ATPL ungurių imčių porinių palyginimų, tačiau ji kaip ir pastaroji F_{ST} vertė parodo nedidelę genetinę diferenciaciją. Mažiausias genetinis atstumas nustatytas tarp skirtingų Siesarčio ežero ungurių imčių (0,1677), o didžiausias genetinis atstumas nustatytas tarp DRI2006 ir SIE2006a ungurių imčių (0,2599).

ATPL ir INTR pavienių ungurių imčių porų palyginimų rezultatai yra dviprasmiški, nes tarp kai kurių ungurių imčių nustatyta statistiškai patikima nedidelė genetinė diferenciacija, o tarp kitų ungurių imčių, pavyzdžiui, visi ATPL pavienių ungurių imčių palyginimai su DRI2004 ungurių imtimi, statistiškai patikimos genetinės diferenciacijos nėra. Didžiausia F_{ST} vertė (0,0456) nustatyta tarp KM2004 ir SIE2006a ungurių imčių. Ši F_{ST} vertė yra statistiškai labai patikima ($p < 0,01$), tiek pagal alelinę, tiek pagal genotipinę diferenciaciją. KM2004 ir SIE2006a ungurių imčių palyginimas taip pat

pasižymėjo didžiausiu genetiniu atstumu (0,3902). Mažiausias genetinis atstumas (0,1063) nustatytas tarp BJ2005 ir DRI2004 ungurių imčių.

Įvairių lyginamų ungurių imčių kombinacijų F statistika.

Apskaičiuotos europinio upinio ungurio DNR mikrosatelitų F statistikos (F_{ST} , F_{IS} ir F_{IT}) vertės tarp įvairių lyginamų imčių kombinacijų yra pateiktos 15 lentelėje.

15 lentelė. Apskaičiuotos *A. anguilla* DNR mikrosatelitų F statistikos (F_{ST} , F_{IS} ir F_{IT}) vertės tarp įvairių lyginamų imčių kombinacijų.

Analizė	N	I	Lyginamos imtys	F_{ST}	F_{IS}	F_{IT}
I	8	114	BJ2005 / KM2004 / KM2006 / RĮ2005 / DRI2004 / DRI2006 / SIE2006a / SIE2006b	0,0084 ●● ▲▲	0,2514	0,2577
II	7	114	BJ2005 / KM2004 / KM2006 / RĮ2005 / DRI2004 / DRI2006 / SIE	0,005 ●● ▲▲	0,2538	0,2575
III	5	114	BJ2005 / KM / RĮ2005 / DRI / SIE	0,0049 ●● ▲	0,254	0,2576
IV	3	114	U2004 / U2005 / U2006	0,0013 ●	0,2562	0,2572
V	2	114	ATPL / INTR	0,0014	0,2563	0,2573
VI	2	64	DRI / SIE	0,0157 ●● ▲▲	0,2555	0,2672
VII	4	60	Sruoga <i>et al.</i> 2007a tyrimo imtys	0,0087 ●●	0,2626	0,2691

Alelinė diferenciacija: ● – $p < 0,05$, ●● – $p < 0,01$; genotipinė diferenciacija: ▲ – $p < 0,05$, ▲▲ – $p < 0,01$; BJ2005 – Baltijos jūros 2005 metų ungurių imtis; KM2004 – Kuršių marių 2004 metų ungurių imtis; KM2006 – Kuršių marių 2006 metų ungurių imtis; RĮ2005 – Rygos įlankos 2005 metų ungurių imtis; DRI2004 – Dringio ežero 2004 metų ungurių imtis; DRI2006 – Dringio ežero 2006 metų ungurių imtis; SIE2006a – Siesarčio ežero pirmoji 2006 metų ungurių imtis; SIE2006b – Siesarčio ežero antroji 2006 metų ungurių imtis; KM – Kuršių marių ungurių imtis; DRI – Dringio ežero ungurių imtis; SIE – Siesarčio ežero ungurių imtis; U2004 – 2004 metų ungurių imtis; U2005 – 2005 metų ungurių imtis; U2006 – 2006 metų ungurių imtis; ATPL – natūraliai į Lietuvą ir Latviją atplaukiantys unguriai; INTR – introdukuoti į Lietuvos ežerus unguriai; N – imčių skaičius; I – individų skaičius.

Atliktos analizės su visomis turimomis ungurių imtimis iš Lietuvos ir Latvijos rezultatai ($F_{ST} = 0,0084$, $p < 0,01$, tiek pagal alelinę, tiek pagal genotipinę diferenciaciją) parodo, nedidelę, bet statistiškai labai patikimą genetinę diferenciaciją. Kuomet dvi Siesarčio ežero imtys buvo apjungtos tarpusavyje ir gauta ungurių imtis buvo palyginta su visomis kitomis turimomis ungurių imtimis, gauta šiek tiek mažesnė ($F_{ST} = 0,005$), bet taip pat labai patikima ($p < 0,01$) genetinė diferenciacija. Sugrupavus pavienes ungurių imtis

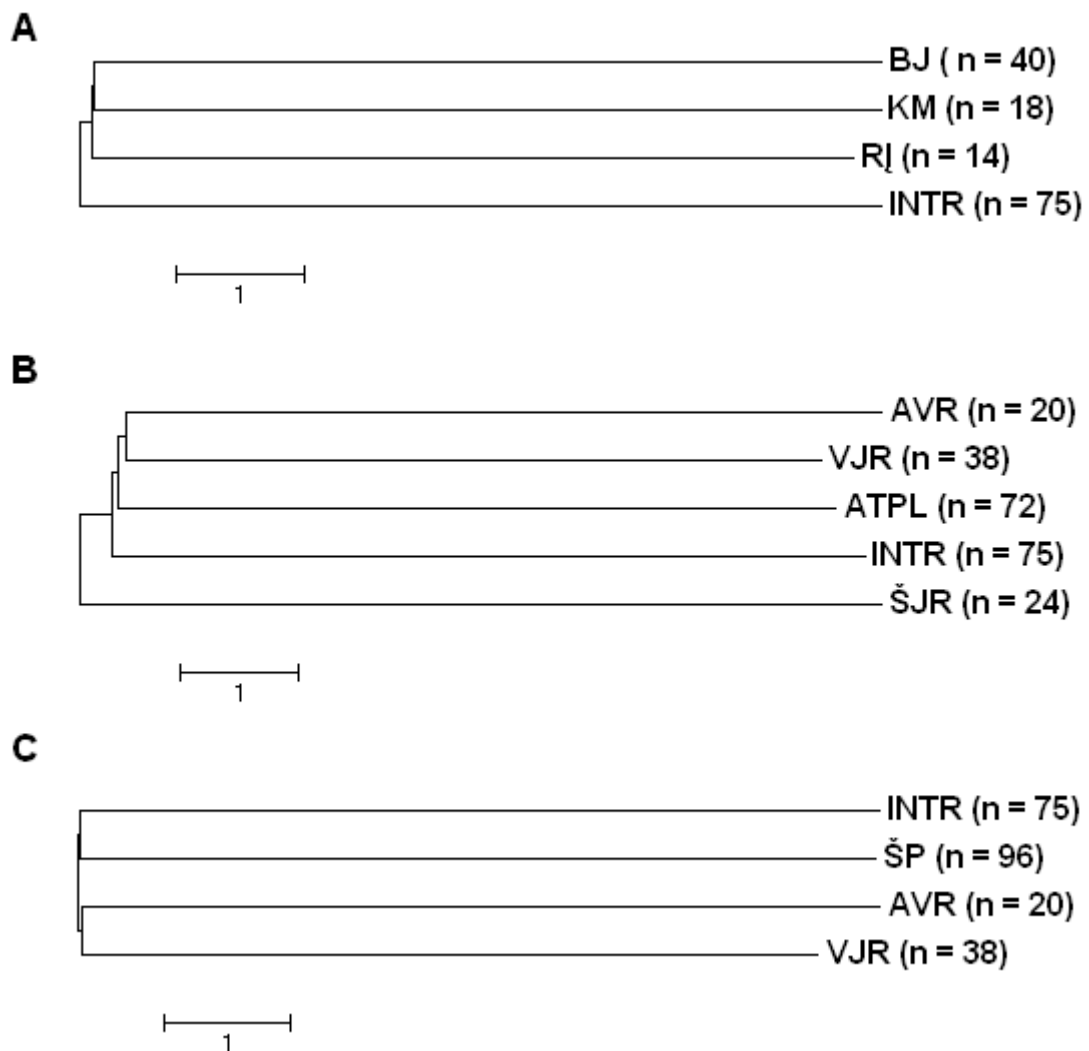
į didesnes imtis, kurios suteikia galimybę įvertinti erdvinę (III analizė), laiko (IV analizė) ar potencialios migracijos istorijos (V analizė) įtaką gaunamai bendrai F_{ST} vertei, nustatytos F_{ST} ir p vertės indikuoja nedidelę genetinę diferenciaciją, kurios statistinis patikimumas kito priklausomai nuo lyginamų ungurių imčių. Tarp ATPL ir INTR ungurių grupių statistiškai patikimos genetinės diferenciacijos nenustatyta (V analizė). Tuo tarpu, iš šių trijų palyginimų didžiausios vertės ($F_{ST} = 0,0049$; $p < 0,01$ pagal alelinę diferenciaciją bei $p < 0,05$ pagal genotipinę diferenciaciją) nustatytos, kuomet ungurių imtys buvo grupuojamos atsižvelgiant į jų erdvinį pasiskirstymą (III analizė). Tarp Dringio ir Siesarčio ežerų ungurių imčių (VI analizė) nustatyta nedidelė, bet statistiškai labai patikima genetinė diferenciacija ($F_{ST} = 0,0157$; $p < 0,01$, tiek pagal alelinę, tiek pagal genotipinę diferenciaciją).

Išskyrus paskutinę analizę, skirtingų analizių F_{IS} ir F_{IT} rezultatai yra panašūs. Kadangi nustatytos F_{IT} vertės buvo didžiausios VI-VII analizėse, tad galime įtarti, jog didesnių F_{IT} verčių atsiradimas šiose analizėse buvo įtakotas mažesnio ištirtų ungurių skaičiaus.

5.1.3. mtDNR D-kilpos regiono sekų genetinė įvairovė

Įvairių lyginamų ungurių imčių kombinacijų ryšiai NJ dendrogramose remiantis mtDNR D-kilpos regiono sekų genetinė įvairovė. NJ dendrogramos pagrįstos K_{XY} koeficientais, atspindinčiais lyginamų sekų grupių skirtumus, kuriais remiantis lyginama skirtingų ungurių imčių genetinė įvairovė, yra pateiktos 9 pav.

9A pav. pateiktoje NJ dendrogramoje aptinkame tris klasterius, iš kurių pirmąjį reprezentuoja Baltijos jūros ir Kuršių marių ungurių imtys, antrąjį – Rygos įlankos ungurių imtis, o trečiąjį – introdukuoti į Lietuvos ežerus unguriai. Sprendžiant iš tokios NJ dendrogramos konfigūracijos, Lietuvos ežeruose gyvenantys unguriai skiriasi nuo pavienių ATPL ungurių imčių, kurių išsidėstymas NJ dendrogramoje atitinka pastarųjų mikrojeografinį išsidėstymą Lietuvos ir Latvijos teritorijose.



9 pav. NJ dendrogramos pagrįstos K_{XY} koeficientais, apskaičiuotais naudojant mtDNR D-kilpos regiono sekas: **A** – natūraliai į Lietuvą (BJ – Baltijos jūra; KM – Kuršių marios) ir Latviją (RĮ – Rygos įlanka) atplaukiančių ungurių bei introdukuotų į Lietuvos ežerus (INTR) ungurių imčių grupavimasis NJ dendrogramoje; **B** – NJ dendrograma, atspindinti keturiuose skirtinguose geografiniuose regionuose (AVR – Atlanto vandenyne, VJR – Viduržemio jūroje, ŠJR – Šiaurės jūros regione, ATPL – Lietuvos ir Latvijos teritoriniuose vandenyse) sugautų natūraliai atplaukiančių ungurių ryšius su introdukuotais į Lietuvos ežerus unguriais; **C** – NJ dendrograma atskleidžianti ryšius tarp trijų hipotetinių ungurių populiacijų bei introdukuotų į Lietuvos ežerus ungurių (ŠP – hipotetinė šiaurinė ungurių populiacija); K_{XY} padalos vertė = 1.

9B pav. pateiktoje NJ dendrogramoje aptinkame keturis klasterius, iš kurių pirmąjį reprezentuoja Atlanto vandenyno (AVR) ir Viduržemio jūros (VJR) regionų ungurių imtys, antrąjį – ATPL ungurių imtis, trečiąjį – INTR ungurių imtis, o ketvirtąjį – Šiaurės jūros regiono (ŠJR) ungurių imtis.

Nustatyta NJ dendrogramos konfigūracija parodo, jog egzistuoja maži genetiniai skirtumai tarp ŠJR ungurių imties ir visų kitų ungurių imčių.

9C pav. pateiktoje NJ dendrogramoje aptinkame du klasterius. Nustatyta NJ dendrogramos konfigūracija gali būti paaiškinta dviem būdais. Pirma, ungurių imčių grupavimosi NJ dendrogramoje ypatumais dėl pastarųjų skirtingų dydžių. Antra, introdukuotų į Lietuvos ežerus ungurių migracijomis į Kuršių marias ir Baltijos jūrą.

Ungurių imčių porinių palyginimų Φ_{ST} ir p vertės apskaičiuotos naudojant *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono sekų duomenis. Porinių palyginimų tarp visų Lietuvoje ir Latvijoje surinktų ungurių imčių Φ_{ST} ir p vertės pateiktos 16 lentelėje.

16 lentelė. Porinių palyginimų tarp visų Lietuvoje ir Latvijoje surinktų ungurių imčių, naudojant *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono duomenis, Φ_{ST} (žemiau įstrižainės) ir p (virš įstrižainės) vertės.

n	BJ	KM	RĮ	BAL	DRI	SIE
BJ	40	0,3296	0,4055	0,4827	0,4351	0,458
KM	-0,00601	18	0,4143	0,3917	0,45	0,4299
RĮ	-0,00972	-0,00747	14	0,3969	0,3878	0,3466
BAL	-0,00798	0,01402	-0,0046	30	0,429	0,5001
DRI	-0,00952	-0,03711	-0,02131	0,00695	14	0,4555
SIE	-0,00557	-0,01658	-0,01449	0,00563	-0,02683	31

Ungurių imtys: BJ – Baltijos jūra; KM – Kuršių marios; RĮ – Rygos įlanka; BAL – Balsio ež.; DRI – Dringio ež.; SIE – Siesarčio ež.

Sprendžiant iš šių rezultatų, europinis upinis unguris yra panmiksinė rūšis, nes nėra jokios statistiškai patikimos genetinės diferenciacijos tarp visų lyginamų ungurių imčių porų. Statistiškai patikima genetinė diferenciacija nenustatyta ($\Phi_{ST} = -0,00921$; $p = 0,3228$) ir hipotetinėje europinio upinio ungurio populiacijoje, sudarytoje iš visų tirtų Lietuvoje ir Latvijoje ungurių imčių (viso 147 individai).

Įvairių lyginamų ungurių imčių kombinacijų Φ_{ST} ir p vertės apskaičiuotos naudojant *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono sekų duomenis. Apskaičiuotos iš turimų europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos

regiono duomenų Φ_{ST} ir p vertės tarp įvairių lyginamų ungurių imčių kombinacijų yra pateiktos 17-18 lentelėse.

17 lentelė. Genetinę diferenciaciją tarp įvairių ungurių imčių kombinacijų atspindinčio fiksacijos indekso Φ_{ST} (žemiau išstrižainės) ir šio rodiklio patikimumo p (virš išstrižainės) vertės, nustatytos naudojant *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono duomenis.

n	ŠP	AVR	ŠJR	VJR	ATPL	INTR
ŠP	96	0,3636	-	0,4577	-	0,4093
AVR	-0,00014	20	0,3850	0,397	0,4073	0,5117
ŠJR	-	0,01103	24	0,3712	0,3455	0,3589
VJR	0,00809	0,00033	0,01074	38	0,4932	0,458
ATPL	-	-0,00603	-0,00689	0,00524	72	0,4471
INTR	-0,00444	-0,00302	-0,00671	0,00365	-0,00546	75

ŠP – hipotetinė šiaurinė ungurių populiacija; AVR – Atlanto vandenyno regionas; ŠJR – Šiaurės jūros regionas; VJR – Viduržemio jūros regionas; ATPL – natūraliai į Lietuvą ir Latviją atplaukiantys unguriai; INTR – introdukuoti į Lietuvos ežerus unguriai.

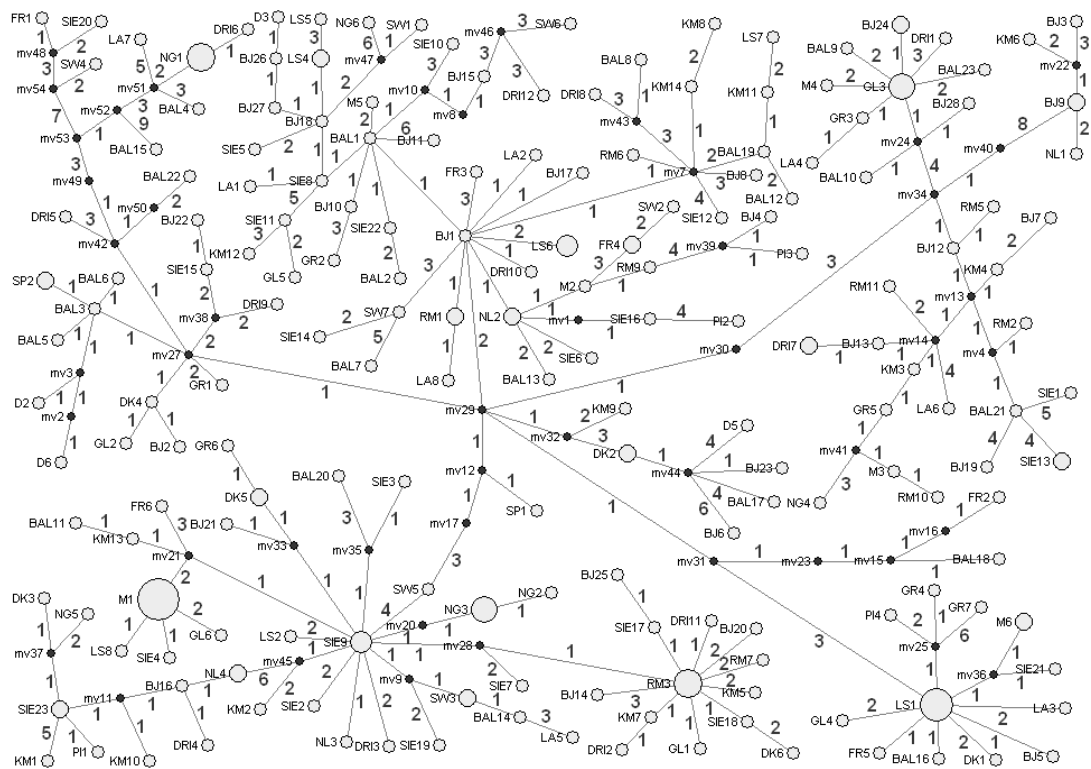
18 lentelė. Apskaičiuotos trijų skirtingų imčių kombinacijų, naudojant *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono duomenis, Φ_{ST} ir p vertės.

Analizė	N	I	Lyginamos imtys	Φ_{ST}	p
I	4	147	BJ / KM / RI / INTR	-0,00804	0,393
II	5	229	AVR / ŠJR / VJR / ATPL / INTR	0,00031	0,3345
III	4	229	ŠP / AVR / VJR / INTR	0,00068	0,3703

N – imčių skaičius; I – individų skaičius.

Visi šie rezultatai vienareikšmiškai indikuoja, jog tiriamoji ungurių rūšis yra panmiksinė.

A. anguilla rūšies mtDNR D-kilpos regiono haplotipų ir haplogrupių tinklai. Siekiant išsiaiškinti galimas priežastis, dėl kurių genetinės diferenciacijos skaičiavimai tarp įvairių lyginamų ungurių imčių porų ir kombinacijų parodė genetinės diferenciacijos nebuvimą tiriamoje rūšyje, buvo nuspręsta panagrinėti europinio upinio ungurio vidurūšinę genetinę įvairovę ir vidurūšinę evoliuciją. Šiam tikslui įgyvendinti, buvo sukonstruotas MP haplotipų tinklas, sudarytas iš 229 europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono sekų (10 pav.).



10 pav. *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono MP haplotipų tinklas, sudarytas iš 229 sekų: skaičiai tarp taškų parodo mutacinius žingsnius tarp artimiausių sekų; skritulių dydis proporcingas haplotipų aptikimo dažnumui; mv• – nenustatytos hipotetinės sekos, panaudotos konstruojant haplotipų tinklą.

Haplotipų tinkle atstumai tarp dviejų skirtingų sekų varijuoja nuo vieno iki devynių mutacinių žingsnių, o dažniausiai aptinkamos (10 sekų) M1 haplotipo sekos. Iš viso haplotipų tinklą sudaro 182 skirtingi haplotipai, iš kurių 107 nustatyti pirmą kartą šio disertacinio darbo metu. Haplotipų tinklo konfigūracija indikuoja, kad europinio upinio ungurio populiacinė-genetinė struktūra pasižymi genetinė mozaika, kurios susiformavimą lemia reproduktyviai izoliuotos grupės. Kadangi didelė haplotipų įvairovė apsunkina šio haplotipų tinklo analizę, buvo nuspręsta artimų haplotipų sekas apjungti į didesnius vienetus – haplogrupes. Tokiu būdu gautas 47 europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono MP haplogrupių tinklas (11 pav.).

Visos 47 išskirtos ungurio mtDNR D-kilpos regiono haplogrupės gali būti grupuojamos į didesnes grupes – superhaplogrupes (A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L), kurios priklauso vienai iš šešių haplogrupių tinklo šakų (A-B-D, C, E, F, G-H ar I-J-K-L). Didžiausia, trylika, haplogrupių įvairovė pasižymi F

[illegible]

Reziumuojant galima konstatuoti, kad europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono genetinė įvairovė yra santykinai labai didelė, nes iš 493 bp ilgio 229 sekų, nustatyti 182 skirtingi haplotipai, o visas sekas galima sugrupuoti į 47 haplogrupes, kurios reprezentuoja 12 superhaplogrupių.

83

19 lentelė. Disertacinio darbo metu nustatytų *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono haplotipų priskyrimas haplogrupėms bei paplitimas tirtose vietovėse.

Nr.	Haplotipas	Haplogrupė	Imtys						
			BJ	KM	RĮ	UK	BAL	DRI	SIE
1	BJ7	A	1						
2	BJ12		1						
3	BJ13		1						
4	KM3			1					
5	KM4			1					
6	BAL21						1		
7	DRI7							1	
8	LA6	A1			1				
9	BJ19	A2	1						
10	SIE13	A3					1		1
11	SIE1	A4							1
12	BJ24	B	2						
13	BJ28		1						
14	GL3		1			1			1
15	LA4				1				
16	BAL9						1		
17	BAL10						1		
18	BAL23						1		
19	DRI1	C						1	
20	KM2			1					
21	DRI3							1	
22	SIE2								1
23	SIE9	C1	1				1		1
24	M1		1	2	2			1	1
25	KM13			1					
26	BAL11						1		
27	SIE4	C2							1
28	DK5		1						
29	BJ21	C3	1						
30	BAL20						1		
31	SIE3	C4							1
32	NG3	C5			2				
33	BJ14		1						
34	BJ20		1						
35	BJ25		1						
36	KM5			1					
37	KM7			1					
38	RM3		2					1	1
39	DRI2							1	
40	DRI11							1	
41	SIE7								1
42	SIE17								1
43	SIE18	C6							1
44	LA5				1				
45	SW3						1		
46	BAL14						1		
47	SIE19	C7							1
48	BJ16		1						
49	KM10			1					
50	DRI4							1	
51	SIE23	C8							2
52	KM1			1					

19 lentelė. Tęsinys.

Nr.	Haplotipas	Haplogrupė	Imtys						
			BJ	KM	RĮ	UK	BAL	DRI	SIE
53	BJ3	D	1						
54	BJ9		1				1		
55	KM6			1					
56	BJ23	E	1						
57	DK2				1				
58	KM9			1					
59	BAL17	E2					1		
60	BJ6	E3	1						
61	KM12	F		1					
62	SIE11								1
63	BJ18	F1	1						
64	BJ26		1						
65	BJ27		1						
66	SIE5								1
67	BJ10	F2	1						
68	LA1				1				
69	BAL1						1		
70	BAL2						1		
71	SIE8								1
72	SIE22								1
73	BJ15	F3	1						
74	DRI12							1	
75	SIE10								1
76	BJ11	F4	1						
77	FR4	F6							1
78	BAL13						1		
79	SIE6								1
80	SIE16								1
81	BJ1	F7	1						
82	BJ17		1						
83	LA2				1				
84	LA8				1				
85	LS6			1					1
86	RM1		1						
87	BAL7						1		
88	DRI10							1	
89	SIE14								1
90	BJ8	F8	1						
91	KM8			1					
92	KM11			1					
93	KM14			1					
94	BAL12						1		
95	BAL19						1		
96	BAL8	F9					1		
97	DRI8							1	
98	SIE12	F10							1
99	BJ4	F11	1						
100	BAL18	G1					1		
101	M6	H					1		
102	BJ5		1						
103	LA3				1				
104	LS1		3		1		1		
105	BAL16						1		
106	SIE21								1

19 lentelė. Tęsinys.

Nr.	Haplotipas	Haplogrupė	Imtys						
			BJ	KM	RĮ	UK	BAL	DRI	SIE
107	BJ2	I	1						
108	SP2			1					
109	BAL3						1		
110	BAL5						1		
111	BAL6						1		
112	BJ22	I1	1						
113	DRI9							1	
114	SIE15								1
115	DRI5	I3						1	
116	BAL22	I4					1		
117	SIE20	J							1
118	BAL15	K					1		
119	NG1	L	1				1		2
120	BAL4						1		
121	DRI6							1	
122	LA7	L1			1				

Ungurių imtys: BJ – Baltijos jūra; KM – Kuršių marios; RĮ – Rygos įlanka; UK – Anglijos pajūris; BAL – Balsio ež.; DRI – Dringio ež.; SIE – Siesarčio ež.

Lietuvoje ir Latvijoje nustatyta penkiolika ankstesnių tyrimų metu aptiktų haplotipų: M1, M6, DK2, DK5, FR4, GL3, LS1, LS6, NG1, NG3, RM1, RM3, SP2, SW3, DRI7 (žr. priede, 5 lentelėje). Septyni iš šių haplotipų (M1, GL3, LS1, LS6, NG1, NG3 ir RM3) aptikti daugiau nei du kartus. Tai rodo, jog dėl kažkokių priežasčių tam tikri haplotipai yra dažnesni Europoje, lyginant su kitais haplotipais. Iš viso Lietuvoje nustatyta 112 skirtingų haplotipų, priklausančių 37 haplogrupėms, iš kurių 15-os haplogrupių atstovai aptikti tik Lietuvos vandens telkiniuose. Tirtoje Latvijos ungurių populiacijoje nustatyta 12 skirtingų haplotipų, priklausančių 10 haplogrupių, iš kurių dvi rastos tik Rygos įlankoje.

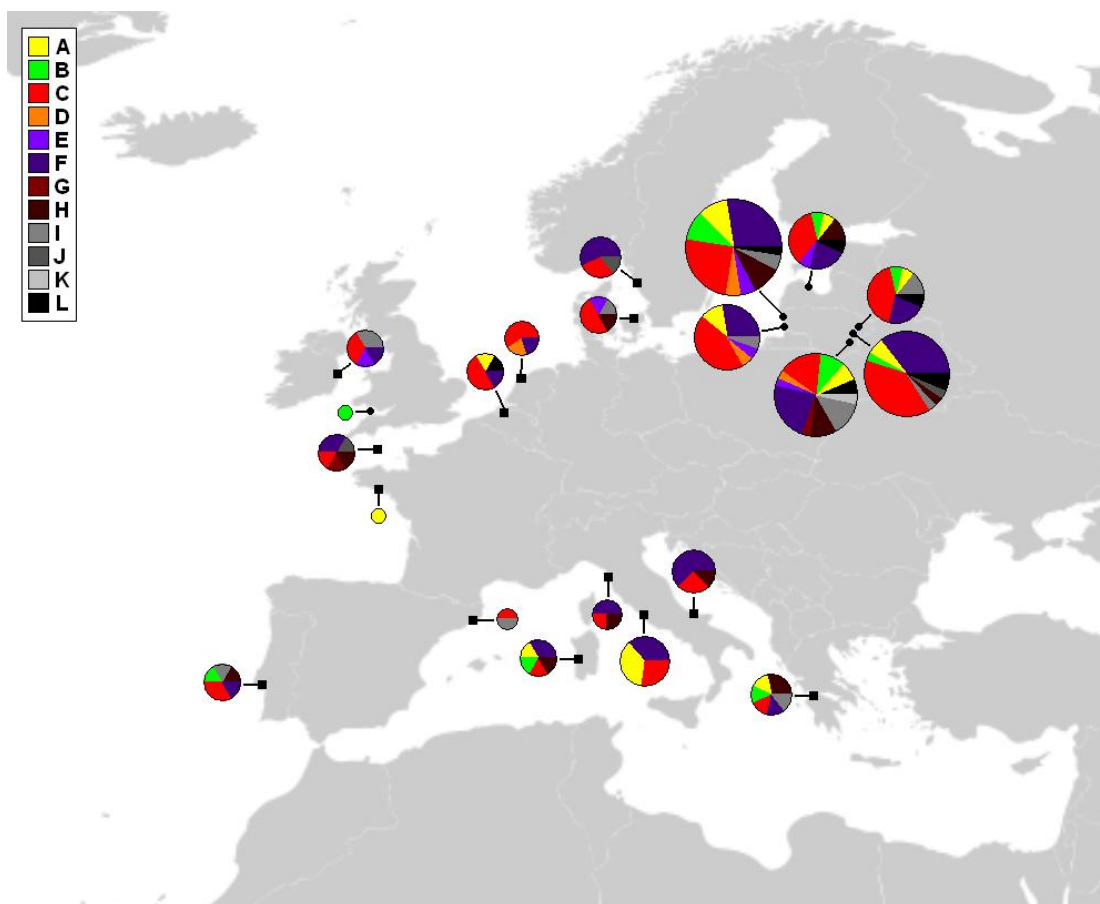
Ištyrus 133 Lietuvoje pagautus ungurius, nustatyta 99 iki tol nerastų haplotipų, priklausančių 37 haplogrupėms. Trys haplotipai (BJ9, SIE9 ir SIE23), kurie anksčiau nebuvo aptikti kitose Europos vietovėse, Lietuvos vandens telkiniuose aptinkami šiek tiek dažniau nei kiti haplotipai. Dauguma Balsio, Dringio ir Siesarčio ežeruose pagautų ungurių haplotipų nebuvo aptikti kitose geografinėse lokacijose. Nors skirtingų Lietuvos ežerų ungurių imtyse nustatyti tie patys M1 ir SIE13 haplotipai, tačiau kiekvieno ežero ungurių populiacija pasižymėjo žymiais ungurių genetinės įvairovės skirtumais.

Pavyzdžiui, Balsio ežere aptikti 23 haplotipai (BAL1-BAL23), kurie nebuvo rasti kitose Europos vietovėse, įskaitant kitus Lietuvos ežerus.

Ištyrus 14 ungurių, kurie buvo pagauti Rygos įlankoje, Latvijos teritoriniuose vandenyse, nustatyti 8 iki tol kitose vietovėse nerasti haplotipai, priklausantys 7 haplogrupėms. Rygos įlankos ungurių imtyje nustatyti M1 ir LS1 haplotipai taip pat rasti ir Baltijos jūroje, Lietuvos teritoriniuose vandenyse. Palyginus šio disertacinio darbo metu vykdytų molekulinį tyrimų duomenis su kitų tyrėjų nustatytomis europinių upinių ungurių mtDNR D-kilpos regiono sekomis nustatyta, kad haplotipai M1 ir LS1 dažniausiai aptinkami ne tik Latvijoje, bet ir kituose Europos regionuose. Be to, Rygos įlankos ungurių imtyje nustatyti DK2 ir NG3 haplotipai, kurie taip pat buvo aptikti kitose Europos vietovėse, tačiau neaptikta BJ1-BJ28 ir KM1-KM14 haplotipų, kurie buvo nustatyti tik Lietuvos teritoriniuose vandenyse, Baltijos jūroje ir Kuršių mariose, sugautų ungurių imtyse. Tai rodo, jog kai kurie Rygos įlankoje, Baltijos jūroje ir Kuršių mariose sugautų ungurių haplotipai aptinkami dažniau ne tiek dėl santykinai mažo geografinio atstumo tarp šių geografinių lokacijų, bet dėl kai kurių haplotipų didesnio gausumo bei universalesnio paplitimo europinio upinio ungurio populiacijoje.

A. *anguilla* rūšies mtDNR D-kilpos regiono superhaplogrupių paplitimas Europoje. Europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono superhaplogrupių paplitimas Europoje pateiktas 12 pav.

Gauti duomenys yra dviprasmiški: 1) A, B, C, F, H ir I superhaplogrupių paplitimas visuose skirtinguose geografiniuose regionuose paremia europinio upinio ungurio panmiksijos hipotezę; 2) D, E, G, J, K ir L superhaplogrupių atstovų neaptikimas Viduržemio jūros regione indikuoja žymesnius genetinės įvairovės skirtumus tarp Viduržemio jūros regione gyvenančių ungurių ir kituose geografiniuose regionuose gyvenančių ungurių.



12 pav. *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono superhaplogrupių paplitimas Europoje: kvadratais pažymėtos imtys reprezentuoja ankstesnių tyrimų duomenis (Lintas *et al.* 1998, Minegishi *et al.* 2005 ir nepublikuotas Murgia R., Tola G., Hirano J. ir Archer S. N. tyrimas), o apskritimais pažymėtos imtys yra šio disertacinio darbo duomenys; skritulinių diagramų diametras proporcingas sekų skaičiui nuo vienos iki 40 sekų.

Remiantis chaotišku skirtingoms superhaplogrupėms priskiriamų ungurių paplitimu Europoje galime teigti, kad šio tyrimo rezultatai dar kartą patvirtina žinomą faktą – tiriamos rūšies populiacinė-genetinė struktūra pasižymi genetinė mozaika, kurios susiformavimą lemia reproduktyviai izoliuotos grupės.

Įvairių lyginamų ungurių imčių kombinacijų genetinės įvairovės charakteristikos. Detali informacija apie Lietuvoje ir Latvijoje surinktų ungurių imčių, kuomet ežeruose sugauti unguriai buvo grupuojami į bendrą INTR ungurių imtį, o Lietuvos ir Latvijos teritoriniuose vandenyse sugauti unguriai buvo grupuojami į bendrą ATPL ungurių imtį, bei Atlanto vandenyno, Šiaurės jūros, Viduržemio jūros regionų ir hipotetinės šiaurinės ungurių

populiacijos imčių genetinės įvairovės charakteristikas yra pateikta 20 lentelėje.

Visų genetinės įvairovės parametrų vertės, kurios yra pateiktos pirmojoje analizėje, parodo, kad šių verčių skaičiavimas yra įtakojamas ištirtų ungurių skaičiaus imtyse: ištyrus mažesnes ungurių imtis, gaunamos mažesnės genetinės įvairovės parametrų vertės. Mažiausios genetinės įvairovės vertės nustatytos RI ungurių imtyje, o didžiausios – INTR ungurių imtyje.

20 lentelė. Apskaičiuotos trijų analizių, naudojant *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono duomenis, haplotipų įvairovės parametro (h), nukleotidų pakaitų vidurkio koeficiento (K), polimorfinių saitų skaičiaus (S) ir nukleotidų įvairovės parametro (π) vertės bei bendras haplotipų ir haplogrupių skaičius tam tikrose ungurių imtyse.

Analizė	Imtys	Haplotipai / Haplogrupės	h	K	S	π
I	BJ (n = 40)	36 / 22	0,99359	12,33077	73	0,02402
	KM (n = 18)	17 / 12	0,99346	12,29412	46	0,02401
	RI (n = 14)	12 / 10	0,97802	11,98901	39	0,0229
	INTR (n = 75)	68 / 30	0,99712	12,77045	98	0,02453
	iš viso (n = 147)	122 / 40	0,99506	12,4569	122	0,02406
II	AVR (n = 20)	19 / 15	0,99474	12,73158	56	0,02462
	ŠJR (n = 24)	23 / 18	0,99638	14,00362	70	0,02741
	VJR (n = 38)	36 / 18	0,99716	11,5761	64	0,0226
	ATPL (n = 72)	62 / 28	0,99257	12,19992	89	0,02369
	INTR (n = 75)	68 / 30	0,99712	12,77045	98	0,02453
	iš viso (n = 229)	182 / 47	0,99567	12,50544	145	0,02426
III	ŠP (n = 96)	81 / 31	0,99452	12,61689	108	0,02456
	AVR (n = 20)	19 / 15	0,99474	12,73158	56	0,02462
	VJR (n = 38)	36 / 18	0,99716	11,5761	64	0,0226
	INTR (n = 75)	68 / 30	0,99712	12,77045	98	0,02453
	iš viso (n = 229)	182 / 47	0,99567	12,50544	145	0,02426

• – šio parametro verčių skaičiavimai atlikti neatsižvelgiant į sekose esančias delecijas; BJ – Baltijos jūra; KM – Kuršių marios; RI – Rygos įlanka; ŠP – hipotetinė šiaurinė ungurių populiacija; AVR – Atlanto vandenyno regionas; ŠJR – Šiaurės jūros regionas, VJR – Viduržemio jūros regionas; ATPL – natūraliai į Lietuvą ir Latviją atplaukiantys unguriai; INTR – introdukuoti į Lietuvos ežerus unguriai.

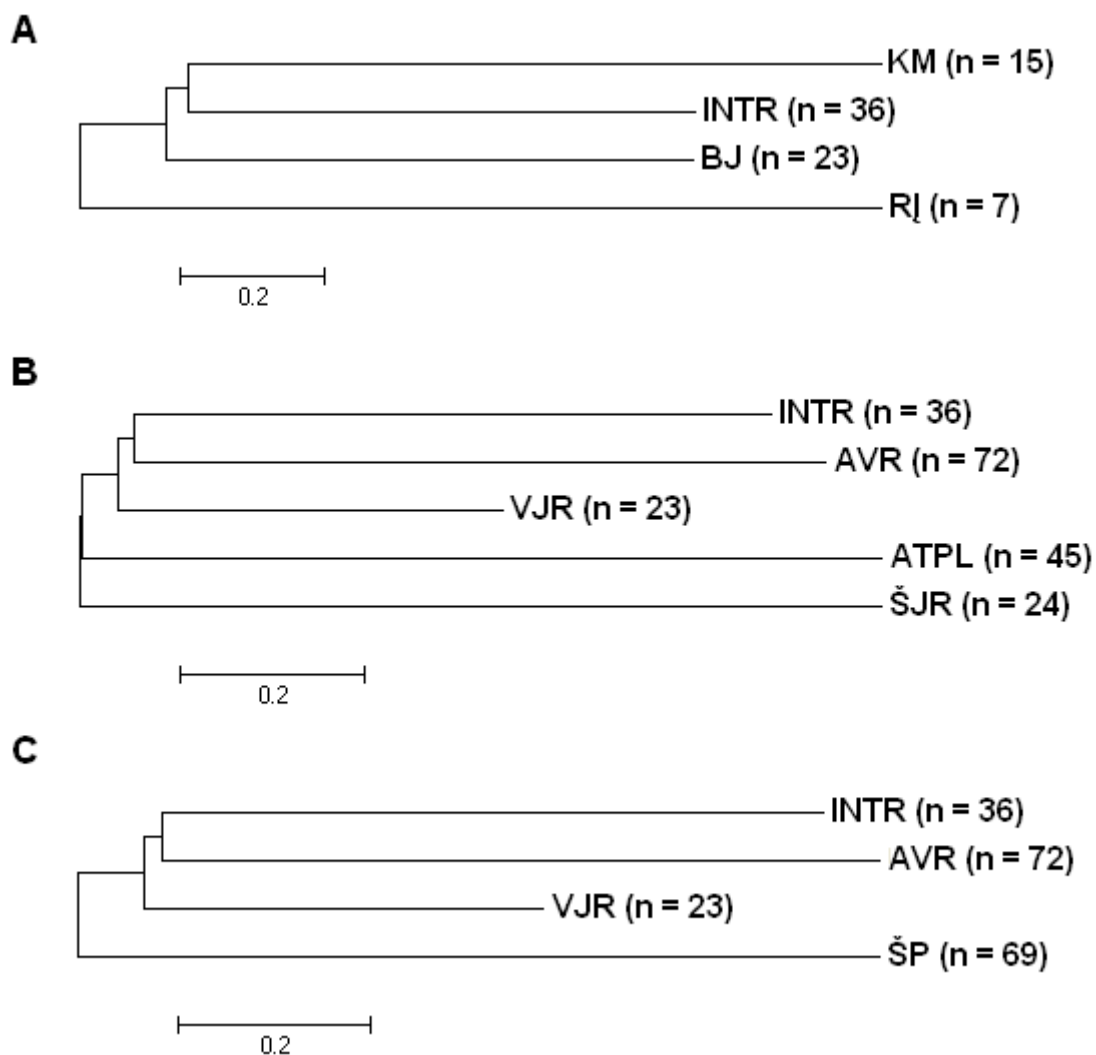
Sprendžiant iš skirtingus geografinius regionus reprezentuojančių ungurių imčių genetinės įvairovės charakteristikų (II analizė), genetinė įvairovė yra panaši visose tirtose ungurių imtyse, išskyrus Viduržemio ir Šiaurės jūrų ungurių imtis. Nors AVR ungurių imtis pasižymėjo mažiausiu, penkiolika, haplogrupių skaičiumi, o ŠJR ir VJR ungurių imtyse buvo nustatyta po 18 haplogrupių, tačiau AVR ungurių imtis buvo sudaryta iš 20 ungurių, kuomet ŠJR ir VJR ungurių imtys buvo sudarytos iš 24 ir 38 ungurių, atitinkamai.

Vadinasi, mažiausia europinio upinio ungurio D-kilpos regiono haplogrupių įvairovė aptinkama Viduržemio jūros regione. VJR ungurių imtis taip pat pasižymėjo mažiausiomis nukleotidų pakaitų vidurkio koeficiento (K) ir nukleotidų įvairovės parametro (π) vertėmis (11,5761 ir 0,0226, atitinkamai), bet ne haplotipų įvairovės parametro (h) verte, kuri buvo didžiausia ($h = 0,99716$) iš tirtų ungurių imčių. Mažiausia h vertė nustatyta ATPL ungurių imtyje ($h = 0,99257$). ŠJR ungurių imtis pasižymėjo didžiausiomis nukleotidų pakaitų vidurkio koeficiento (K) ir nukleotidų įvairovės parametro (π) vertėmis (14,00362 ir 0,02741, atitinkamai). Tai indikuoja, kad Šiaurės jūros regione gyvenančių ungurių genetinė įvairovė šiek tiek skiriasi nuo kituose geografiniuose regionuose gyvenančių ungurių genetinės įvairovės. AVR ir INTR ungurių imčių K ir π verčių panašumas gali būti paaiškintas tuo faktu, kad į Lietuvos ežerus yra introdukuojami Anglijoje ar Prancūzijoje pagauti ungurių jaunikliai. ATPL ir INTR ungurių imčių genetinės įvairovės charakteristikos yra panašios.

Apjungus ŠJR ir ATPL ungurių imtis į vieną ŠP ungurių imtį ir šią imtį palyginus su kitomis ungurių imtimis (III analizė), nustatyta, kad ŠP ungurių imties h , K , ir π vertės mažai skiriasi nuo verčių, kurios buvo nustatytos kitose ungurių imtyse. Vadinasi, tokie duomenys rodo, jog ungurių genetinė įvairovė yra panaši visuose geografiniuose regionuose, išskyrus Viduržemio jūros regioną. Tokie duomenys taip pat rodo, jog nėra reikšmingų genetinės įvairovės skirtumų tarp introdukuotų į Lietuvos ežerus ungurių ir Šiaurės jūroje bei Baltijos jūroje gyvenančių ungurių. Vadinasi, siekiant atskleisti ungurių, kurie gyvena skirtinguose geografiniuose regionuose, genetinius skirtumus, reikia ne tik nustatyti ir įvertinti kiekybinius genetinės įvairovės parametrus, bet ir išanalizuoti jų kokybinius skirtumus, pavyzdžiui, nustatyti, kokie konkretūs haplotipai arba konkrečios haplogrupės aptinkamos konkrečioje geografinėje lokacijoje, nes skirtinguose geografiniuose regionuose gyvenantys unguriai pasižymi subtiliais genetiniais skirtumais.

5.1.4. mtDNR cyt *b* sekų genetinė įvairovė

Įvairių lyginamų ungurių imčių kombinacijų ryšiai NJ dendrogramose remiantis mtDNR cyt *b* sekų genetinė įvairovė. NJ dendrogramos pagrįstos K_{XY} atstumais tarp skirtingose ungurių imtyse esančių mtDNR haplotipų yra pateiktos 13 pav.



13 pav. NJ dendrogramos pagrįstos K_{XY} koeficientais, apskaičiuotais naudojant mtDNR cyt *b* sekas: **A** – natūraliai į Lietuvą (BJ – Baltijos jūra; KM – Kuršių marios) ir Latviją (RĮ – Rygos įlanka) atplaukiančių ungurių bei introdukuotų į Lietuvos ežerus (INTR) ungurių imčių grupavimasis NJ dendrogramoje; **B** – NJ dendrograma, atspindinti keturiuose skirtinguose geografiniuose regionuose (AVR – Atlanto vandenyne, VJR – Viduržemio jūroje, ŠJR – Šiaurės jūros regione, ATPL – Lietuvos ir Latvijos teritoriniuose vandenyse) sugautų natūraliai atplaukiančių ungurių ryšius su introdukuotais į Lietuvos ežerus unguriais; **C** – NJ dendrograma atskleidžianti ryšius tarp trijų hipotetinių ungurių populiacijų bei introdukuotų į Lietuvos ežerus ungurių (ŠP – hipotetinė šiaurinė ungurių populiacija); K_{XY} padalos vertė = 0,2.

13A pav. pateiktoje NJ dendrogramoje introdukuotų į Lietuvos ežerus ir Kuršių mariose sugautų ungurių imtys grupuojasi viename klasteryje, prie kurio šliejasi Baltijos jūros ungurių imtis, o labiausiai atsiskyrė Rygos įlankos ungurių imtis. Aprašyta NJ dendrogramos konfigūracija turi ekologinę prasmę. Kadangi Kuršių mariose būta tiesioginių užuvinimų ungurių jaunikliais bei yra žinoma, kad kai kurie introdukuoti unguriai iš Lietuvos ežerų sugeba nuplaukti į Kuršių marias, tad natūralu, kad KM ir INTR ungurių imtys yra genetiškai artimesnės. Šią išvalgą patvirtina ungurių otolitų mikrocheminė analizė, kurios metu nustatyta, kad 20% Kuršių mariose sugautų ungurių yra introdukuoti (Shiao *et al.* 2006).

13B pav. pateiktoje NJ dendrogramoje aptinkame keturis klasterius, iš kurių pirmąjį reprezentuoja AVR ir INTR ungurių imtys, antrąjį – VJR ungurių imtis, trečiąjį – ATPL ungurių imtis, o ketvirtąjį – ŠJR ungurių imtis. Nustatytas AVR ir INTR ungurių imčių grupavimasis NJ dendrogramoje gali būti nulemtas imčių genetiniu panašumu, kurį sąlygoja ungurių jauniklių gaudymas Anglijoje ir Prancūzijoje ir šių žuvų paleidimas į Lietuvos ežerus. ŠJR ungurių imties artimesnis ryšys su ATPL ungurių imtimi gali būti paaiškintas santykinai mažais geografiniais atstumais tarp Baltijos jūros ir Šiaurės jūros. ŠJR ungurių imties atsiskyrimas, kaip ir europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono tyrimų atveju (9B pav.), parodo šios imties žymesnius genetinius skirtumus lyginant su kitomis tirtomis ungurių imtimis. Pažymėtina, kad panaudojus skirtingus mtDNR žymenis gauti panašūs rezultatai, nors dvi ungurių imtis, tyrinėtas naudojant mtDNR D-kilpos regiono ir mtDNR cyt *b* žymenimis, bei įvardintas kaip ŠJR ungurių imtis, reprezentavo skirtingi individai.

13C pav. pateiktoje NJ dendrogramoje sujungus natūraliai į Baltijos jūrą atplaukiančių ungurių imtį su Šiaurės jūros regiono ungurių imtimi į vieną hipotetinės šiaurinės ungurių populiacijos imtį stebimas ryškus šios imties atsiskyrimas nuo kitų ungurių imčių. Remiantis šios analizės rezultatais negalima atmesti prielaidos, jog genetiniai skirtumai tarp Šiaurės jūros bei

Baltijos jūros regione sugautų natūraliai atplaukiančių ungurių ir Atlanto vandenyno ar Viduržemio jūros regionų ungurių imčių nėra atsitiktiniai, o tai prieštarautų panmiksijos hipotezei.

Ungurių imčių porinių palyginimų Φ_{ST} ir p vertės apskaičiuotos naudojant *A. anguilla* mtDNR cyt *b* sekų duomenis. Porinių palyginimų tarp visų Lietuvoje ir Latvijoje surinktų ungurių imčių Φ_{ST} ir p vertės pateiktos 21 lentelėje.

21 lentelė. Porinių palyginimų tarp visų Lietuvoje ir Latvijoje surinktų ungurių imčių, naudojant *A. anguilla* mtDNR cyt *b* duomenis, Φ_{ST} (žemiau įstrižainės) ir p (virš įstrižainės) vertės.

n	BJ	KM	RĮ	DRI	SIE
BJ	23	0,3534	0,5962	0,4016	0,1578
KM	0,02963	15	0,4831	0,6829	0,2009
RĮ	-0,03901	-0,00641	7	0,4373	0,082
DRI	-0,03825	-0,04926	-0,06156	7	0,2039
SIE	0,04108	0,01989	-0,03509	-0,04741	29

Ungurių imtys: BJ – Baltijos jūra; KM – Kuršių marios; RĮ – Rygos įlanka; DRI – Dringio ež.; SIE – Siesarčio ež.

Genetinės diferenciacijos tarp Lietuvoje ir Latvijoje surinktų ungurių imčių testo, atlikto naudojant mtDNR cyt *b* sekas ir lyginant pavienes ungurių imtis tarpusavyje, rezultatai patvirtina europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono analizės (16 lentelė) rezultatus, indikuojančius, kad tiriamoji rūšis yra panmiksinė. Statistiškai patikima genetinė diferenciacija nenustatyta ($\Phi_{ST} = -0,02156$; $p = 0,1882$) ir hipotetinėje europinio upinio ungurio populiacijoje, sudarytoje iš visų tirtų Lietuvoje ir Latvijoje ungurių imčių (viso 81 individas).

Įvairių lyginamų ungurių imčių kombinacijų Φ_{ST} ir p vertės apskaičiuotos naudojant *A. anguilla* mtDNR cyt *b* sekų duomenis. Įvairių lyginamų ungurių imčių kombinacijų Φ_{ST} ir p vertės apskaičiuotos remiantis europinio upinio ungurio mtDNR cyt *b* sekomis, nustatytomis šio disertacinio darbo metu bei naudojant kitų tyrėjų genų banke deponuotas sekas, yra pateiktos 22-23 lentelėse.

22 lentelė. Genetinę diferenciaciją tarp įvairių ungurių imčių kombinacijų atspindinčio fiksacijos indekso Φ_{ST} (žemiau įstrižainės) ir šio rodiklio patikimumo p (virš įstrižainės) vertės, nustatytos naudojant *A. anguilla* mtDNR cyt *b* duomenis.

n	ŠP	AVR	ŠJR	VJR	ATPL	INTR
ŠP	69	0,0251	-	0,6499	-	0,1431
AVR	0,02968	72	0,0053	0,3117	0,0596	0,3675
ŠJR	-	0,03831	24	0,2513	0,3428	0,0586
VJR	0,02055	0,02393	0,02868	23	0,5285	0,6039
ATPL	-	0,01982	-0,01416	0,00961	45	0,2367
INTR	0,01894	-0,086	0,02367	-0,00595	0,01104	36

Paryškintos Φ_{ST} ir p vertės yra statistškai patikimos ($p < 0,05$); ŠP – hipotetinė šiaurinė ungurių populiacija; AVR – Atlanto vandenyno regionas; ŠJR – Šiaurės jūros regionas; VJR – Viduržemio jūros regionas; ATPL – natūraliai į Lietuvą ir Latviją atplaukiantys unguriai; INTR – introdukuoti į Lietuvos ežerus unguriai.

23 lentelė. Apskaičiuotos trijų skirtingų imčių kombinacijų, naudojant *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono duomenis, Φ_{ST} ir p vertės.

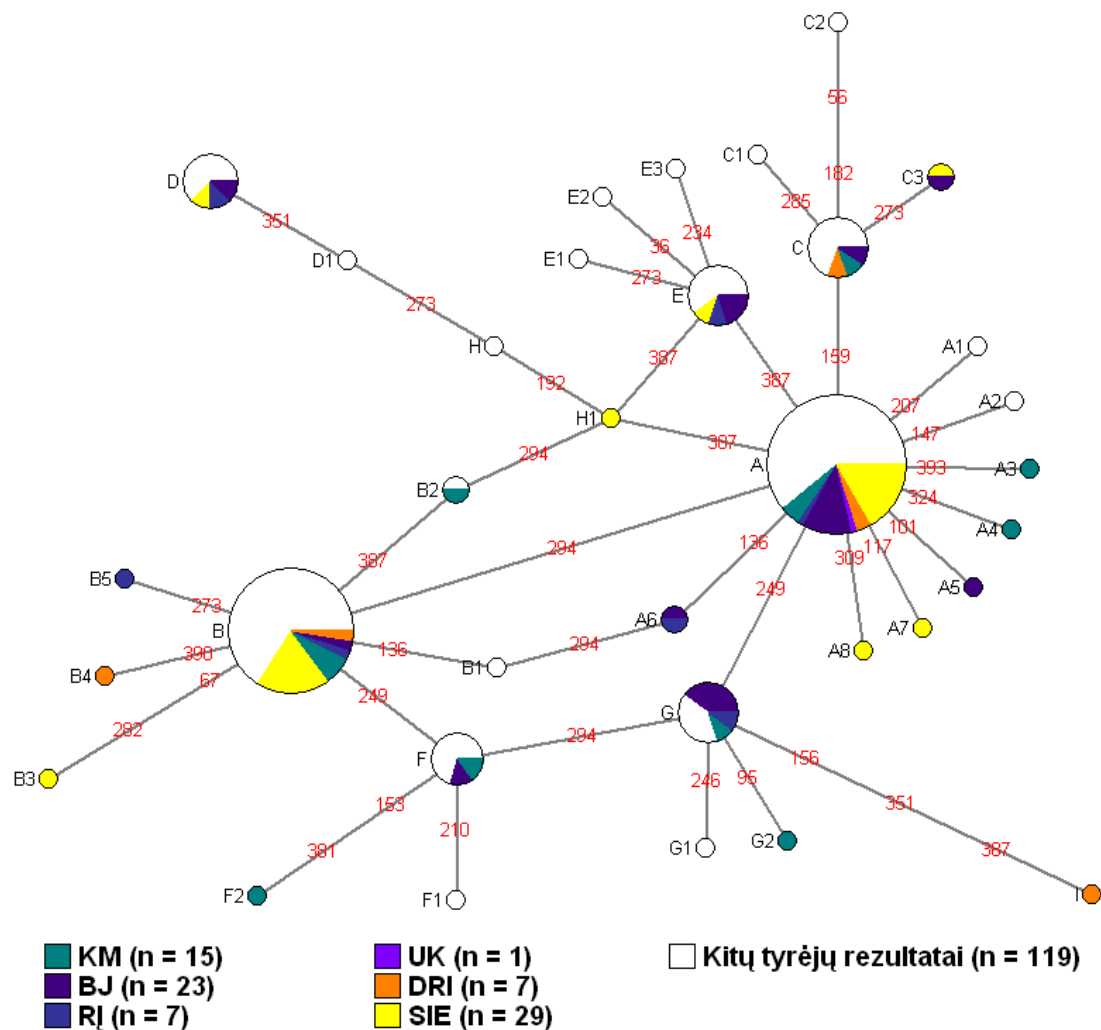
Analizė	N	I	Lyginamos imtys	Φ_{ST}	p
I	4	81	BJ / KM / RĮ / INTR	-0,0038	0,2506
II	5	200	AVR / ŠJR / VJR / ATPL / INTR	0,01285	0,0474
III	4	200	ŠP / AVR / VJR / INTR	0,01397	0,1321

Paryškintos Φ_{ST} ir p vertės yra statistškai patikimos ($p < 0,05$); N – imčių skaičius; I – individų skaičius.

Skirtingai nuo analogiškų europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono analizių (17-18 lentelės), kurios vienareikšmiškai parodė, jog ši rūšis yra panmiksine, mtDNR cyt *b* tyrimo duomenys 22 lentelėje rodo nedidelę, bet statistškai patikimą genetinę diferenciaciją tarp ŠJR ir AVR ungurių imčių ($\Phi_{ST} = 0,03831$, $p = 0,0053$), bei ŠP ir AVR ungurių imčių ($\Phi_{ST} = 0,02968$, $p = 0,0251$). 23 lentelėje antroje analizėje nustatytos Φ_{ST} ir p vertės taip pat rodo nedidelę ($\Phi_{ST} = 0,01285$), bet statistškai patikimą ($p < 0,05$) genetinę diferenciaciją hipotetinėje ungurių populiacijoje, sudarytoje iš AVR, ŠJR, VJR, ATPL ir INTR ungurių imčių. Apjungus ŠJR ir ATPL ungurių imtis į vieną imtį – ŠP, o kitas palikus tokias pat, kaip antroje analizėje, gauta Φ_{ST} vertė yra nepatikima. Vadinas, genetinę diferenciaciją atsiranda dėl ŠJR ungurių imties genetinių skirtumų, lyginant su kitomis ungurių imtimis.

***A. anguilla* rūšies mtDNR cyt *b* haplotipų ir haplogrupių tinklai.**

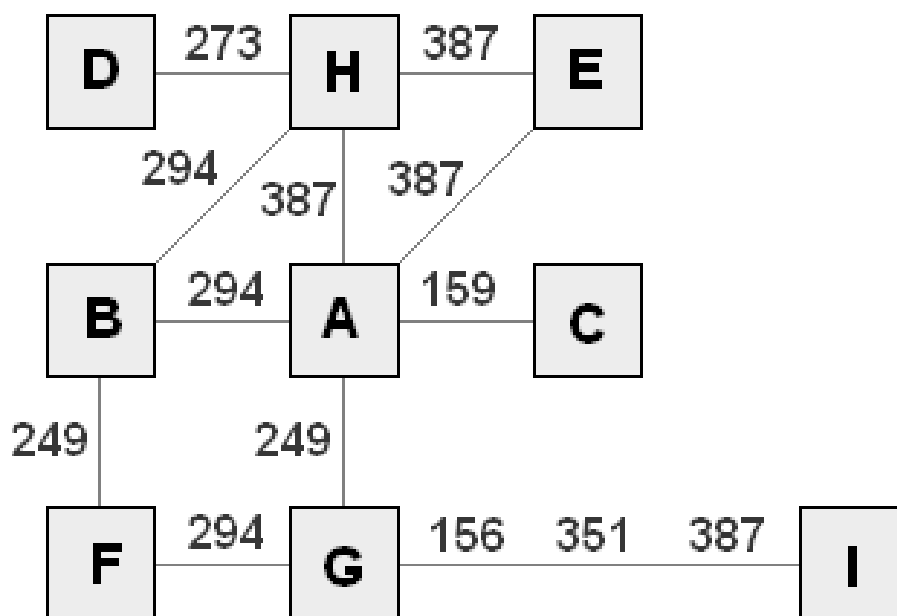
Sukonstruotas MJ haplotipų tinklas, sudarytas iš 201 europinio upinio ungurio mtDNR cyt *b* sekos pateiktas 14 pav.



14 pav. *A. anguilla* mtDNR cyt *b* MJ haplotipų tinklas, sudarytas iš 201 sekos: baltai pažymėtos kitose Europos lokacijose sugautų ungurių mtDNR cyt *b* sekos bei jų dažnis haplotipų tinkle; skaičiai tarp taškų parodo mutacinius žingsnius tarp artimiausių sekų; skritulių dydis proporcingas haplotipų aptikimo dažnumui; BJ – Baltijos jūra; KM – Kuršių marios; RĲ – Rygos įlanka; UK – Anglijos pajūris; DRI – Dringio ež.; SIE – Siesarčio ež.

Didžiausias atstumas (trys mutaciniai žingsniai) tarp dviejų atskirų taškų šiame haplotipų tinkle nustatytas tarp G ir I haplotipų. Didžiausiu dažniu pasižymėjo A haplotipas: šį haplotipą reprezentavo 85 ungurių mtDNR sekos, iš kurių 43 nustatytos disertacinio darbo metu. Iš viso europinio upinio ungurio mtDNR cyt *b* haplotipų tinklą sudaro 34 skirtingi haplotipai, iš kurių 14 nustatyti pirmą kartą šio disertacinio darbo metu: A3, A4, A5, A6, A7, A8, B3, B4, B5, C3, F2, G2, H1 ir I. Sugrupavus visus ungurio mtDNR cyt *b* haplotipus į haplogrupes, sukonstruotas devynių haplogrupių tinklas (15 pav.);

detali informacija apie visas haplogrupes sudarančius haplotipus yra pateikta priede, 3 pav.



15 pav. *A. anguilla* mtDNR cyt *b* MJ haplogrupių tinklas, kuriame skaičiai nurodo konkrečias mutacijas, skiriančias haplogrupes viena nuo kitos.

Išskyrus haplogrupę I, kurią atstovauja vienintelis haplotipas, nutolęs nuo artimiausios haplogrupės G atstovo trim mutaciniais žingsniais, likusias aštuonias haplogrupes vieną nuo kitos skiria vienas mutacinis žingsnis. Didžiausia haplotipų įvairovė pasižymi haplogrupė A (14 pav.). Palyginus europinio upinio ungurio mtDNR cyt *b* sekų genetinę įvairovę su mtDNR D-kilpos regiono genetinė įvairovė akivaizdu, kad mtDNR cyt *b* sekų įvairovė yra kelis kartus mažesnė: ištyrus 201 ungurio mtDNR cyt *b* 392 bp ilgio sekas nustatyti 34 skirtingi haplotipai, kuriuos galima sugrupuoti į 9 haplogrupes.

***A. anguilla* rūšies mtDNR cyt *b* haplotipų pasiskirstymas tirtose Lietuvos ir Latvijos ungurių imtyse.** Detali informacija apie nustatytų europinio upinio ungurio mtDNR cyt *b* haplotipų paplitimą disertaciniame darbe tirtose ungurių imtyse yra pateikta 24 lentelėje.

24 lentelė. Disertacinio darbo metu nustatytų *A. anguilla* mtDNR cyt *b* haplotipų priskyrimas haplogrupėms bei paplitimas tirtose vietovėse.

Nr.	Haplotipas	Haplogrupė	Imtys					
			BJ	KM	RĮ	UK	DRI	SIE
1	A	A	10	4	1	1	3	14
2	A3			1				
3	A4			1				
4	A5		1					
5	A6		1		1			
6	A7							1
7	A8							1
8	B	B	1	3	1		1	8
9	B2			1				
10	B3							1
11	B4						1	
12	B5				1			
13	C	C	1	1			1	
14	C3		1					1
15	D	D	1		1			1
16	E	E	2		1			1
17	F	F	1	1				
18	F2			1				
19	G	G	4	1	1			
20	G2			1				
21	H1	H						1
22	I	I					1	

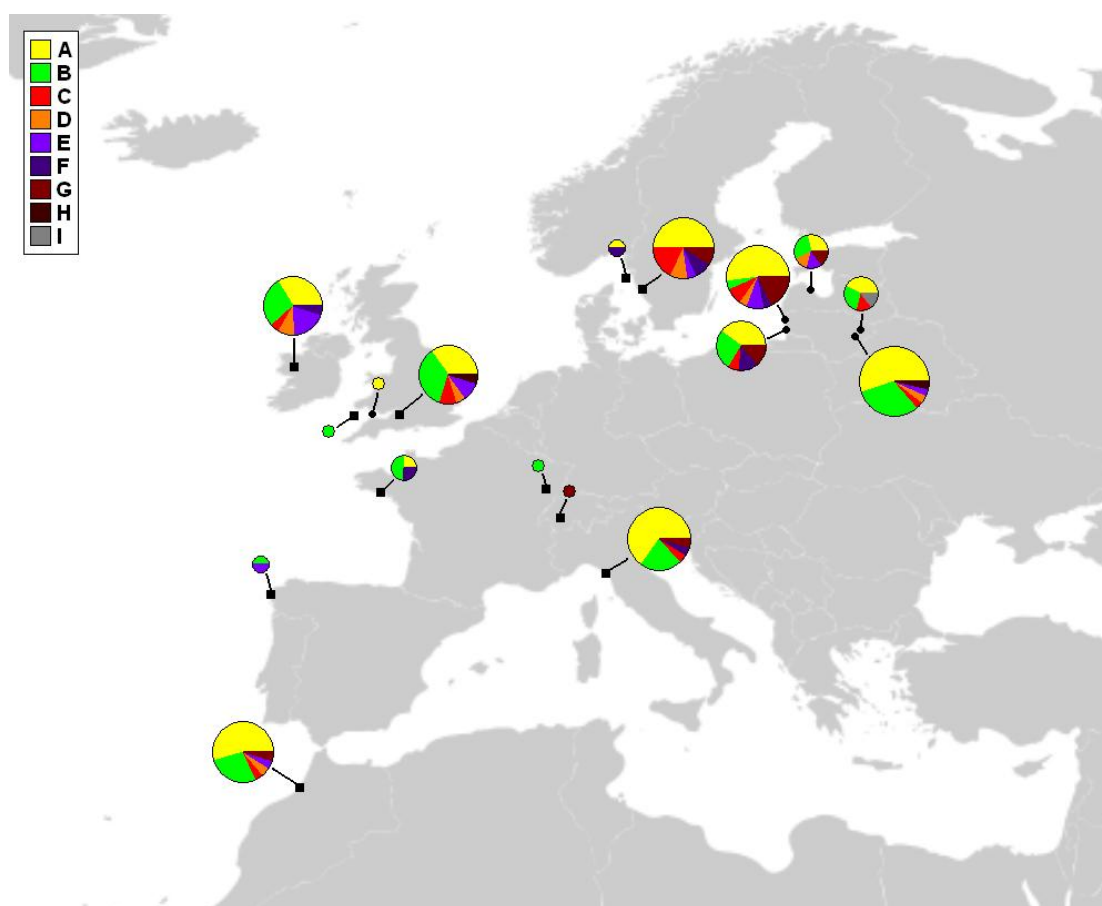
Ungurių imtys: BJ – Baltijos jūra; KM – Kuršių marios; RĮ – Rygos įlanka; UK – Anglijos pajūris; DRI – Dringio ež.; SIE – Siesarčio ež.

Lietuvoje ir Latvijoje nustatyti visi ankstesnių tyrimų metu aptikti haplotipai, pasižymintys didesniu dažniu (A, B, C, D, E, F ir G), tačiau nerasta 12 rečiau aptinkamų haplotipų, nustatytų kitose Europos ir šiaurės Afrikos ungurių imtyse (žr. priede, 6 lentelėje). Iš viso Lietuvoje nustatytas 21 skirtingas haplotipas, priklausantis 9 haplogrupėms. Tuo tarpu, Latvijoje iš viso nustatyti 7 skirtingi haplotipai, priklausantys 5 haplogrupėms.

Ištyrus 74 Lietuvoje pagautus ungurius, nustatyta 13 iki tol nerastų haplotipų, priklausančių 9 haplogrupėms. Daugiausia, keturi, anksčiau neaptiktų haplotipų rasta Kuršių marių ir Siesarčio ežero ungurių imtyse. Pažymėtina, kad Siesarčio ir Dringio ežeruose gyvenantys įžuvinti unguriai pasižymi genetinės įvairovės skirtumais, kuriuos lemia kiekviename iš jų aptikti skirtingi cyt *b* haplotipai. Vadinas, remiantis europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono ir cyt *b* tyrimų rezultatais nustatytos tos pačios tendencijos, būdingos tiriamoms Lietuvos ežerų ungurių imtims.

Ištyrus 7 Latvijoje pagautus ungurius, nustatytas iki tol kitose ungurių imtyse nerastas cyt *b* haplotipas B5, priklausantis B haplogrupei. Nors Baltijos jūroje, ties Šventaja, ir Rygos įlankoje iš viso buvo ištirta 30 ungurių, tačiau šiose imtyse nustatyti tik trys skirtingi haplotipai, iš kurių vienas haplotipas (A6), buvo rastas tiek Baltijos jūroje, tiek Rygos įlankoje.

A. *anguilla* rūšies mtDNR cyt *b* haplogrupių paplitimas Europoje ir šiaurės Afrikoje. Europinio upinio ungurio mtDNR cyt *b* haplogrupių paplitimas Europoje ir šiaurės Afrikoje pateiktas 16 pav.



16 pav. *A. anguilla* mtDNR cyt *b* haplogrupių paplitimas Europoje ir šiaurės Afrikoje: maži kvadratai žymi imtis, surinktas ankstesnių tyrimų metu (Aoyama & Tsukamoto 1997, Wolf *et al.* 2000, Aoyama *et al.* 2001, Daemen *et al.* 2001, Lin *et al.* 2001, Minegishi *et al.* 2005 ir GenBank duomenys (EF427617-EF427618, EU223996-EU223997, EU492326-EU492327)), o apskritimais pažymėtos imtys yra disertacinio darbo duomenys; skritulinių diagramų diametras proporcingas sekų skaičiui nuo vienos iki 29 sekų.

Sprendžiant iš šių duomenų, Šiaurės jūros regioną reprezentuojančios ungurių imtys skiriasi nuo visų kitų geografinių regionų, kuriuos reprezentuoja konkrečios ungurių imtys, nes joje nerasta haplogrupės B atstovų. Baltijos jūroje aptinkami haplogrupės B atstovai galėjo čia atsirasti dėl išplaukusių iš ežerų introdukuotų ungurių. Haplogrupių D ir E atstovų neaptikta Viduržemio Jūros regione. Haplogrupės H atstovai rasti tik Anglijoje ir Siesarčio ežere. Daugiausia, septynios, skirtingų haplogrupių aptikta Baltijos jūros ungurių imtyje.

Įvairių lyginamų ungurių imčių kombinacijų genetinės įvairovės charakteristikos. Detali informacija apie Lietuvoje ir Latvijoje surinktų ungurių imčių, kuomet ežeruose sugauti unguriai buvo grupuojami į bendrą INTR ungurių imtį, o Lietuvos ir Latvijos teritoriniuose vandenyse sugauti unguriai buvo grupuojami į bendrą ATPL ungurių imtį, bei Atlanto vandenyno, Šiaurės jūros, Viduržemio jūros regionų ir hipotetinės šiaurinės ungurių populiacijos imčių genetinės įvairovės charakteristikas yra pateikta 25 lentelėje.

Pirmojoje analizėje pateiktos genetinės įvairovės parametrų vertės parodo, jog šių verčių skaičiavimas yra įtakojamas ištirtų ungurių skaičiaus imtyse. Analogiškos tendencijos buvo nustatytos analizuojant europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono genetinės įvairovės parametrų vertes (20 lentelė; I analizė). Molekulinių tyrimų rezultatai gauti naudojant skirtingus mtDNR žymenis taip pat sutampa šiuo aspektu: kuo mažiau ungurių yra ištiriama, tuo mažesnės S vertės bei nustatytas skirtingų haplotipų ir haplogrupių skaičius imtyje. Mažiausiomis S vertėmis bei skirtingų haplotipų ir haplogrupių skaičiumi imtyje pasižymėjo RĮ ungurių imtis ($S = 7$, bendras haplotipų skaičius = 7 ir bendras haplogrupių skaičius = 5), o didžiausiomis – INTR ungurių imtis ($S = 13$, bendras haplotipų skaičius = 12 ir bendras haplogrupių skaičius = 7). Vis gi, kai kurių europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono ir cyt b genetinės įvairovės parametrų verčių palyginimai rodo priešingas tendencijas: kuo mažiau ungurių yra ištiriama, tuo mažesnės h ,

K ir π vertės yra nustatomos, tiriant mtDNR D-kilpos regioną, tačiau šių parametru vertės yra didesnės, kuomet tiriamo ungurius naudodami cyt b molekulinį žymenį. Todėl tiriant europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono imtis, mažiausiomis h , K ir π vertėmis pasižymėjo RĮ ungurių imtis, o didžiausiomis – INTR ungurių imtis, o tiriant šios rūšies genetinę įvairovę, naudojant cyt b , viskas buvo atvirkščiai – mažiausiomis h , K ir π vertėmis pasižymėjo INTR ungurių imtis ($h = 0,72698$, $K = 1,4127$ ir $\pi = 0,00346$), o didžiausiomis – RĮ ungurių imtis ($h = 1$, $K = 2,61905$ ir $\pi = 0,00668$). Duomenų nesutapimas galėtų būti paaiškintas europinio upinio ungurio mtDNR regionų genetinės įvairovės skirtumais. Tiriamas D-kilpos 493 bp DNR regionas pasižymi daug didesne sekų įvairove, palyginus su cyt b 392 bp ilgio DNR sekų įvairove.

25 lentelė. Apskaičiuotos trijų analizių, naudojant *A. anguilla* mtDNR cyt b duomenis, haplotipų įvairovės parametro (h), nukleotidų pakaitų vidurkio koeficiento (K), polimorfinių saitų skaičiaus (S) ir nukleotidų įvairovės parametro (π) vertės bei bendras haplotipų ir haplogrupių skaičius tam tikrose ungurių imtyse.

Analizė	Imtys	Haplotipai / Haplogrupės	h	K	S	π^*
I	BJ (n = 23)	10 / 7	0,79447	1,44664	9	0,00369
	KM (n = 15)	10 / 5	0,91429	1,86667	9	0,00476
	RĮ (n = 7)	7 / 5	1	2,61905	7	0,00668
	INTR (n = 36)	12 / 7	0,72698	1,4127	13	0,00346
	iš viso (n = 81)	22 / 9	0,80957	1,6216	20	0,00407
II	AVR (n = 72)	13 / 8	0,74374	1,47457	12	0,00376
	ŠJR (n = 24)	9 / 6	0,77536	1,73551	9	0,00443
	VJR (n = 23)	7 / 5	0,6166	0,83004	5	0,00212
	ATPL (n = 45)	16 / 7	0,86162	1,77273	14	0,00452
	INTR (n = 36)	12 / 7	0,72698	1,4127	13	0,00346
	iš viso (n = 200)	33 / 9	0,77	1,50256	28	0,00381
III	ŠP (n = 69)	20 / 7	0,83376	1,74851	16	0,00446
	AVR (n = 72)	13 / 8	0,74374	1,47457	12	0,00376
	VJR (n = 23)	7 / 5	0,6166	0,83004	5	0,00212
	INTR (n = 36)	12 / 7	0,72698	1,4127	13	0,00346
	iš viso (n = 200)	33 / 9	0,77	1,50256	28	0,00381

• – šio parametro verčių skaičiavimai atlikti neatsižvelgiant į sekose esančias delecijas; BJ – Baltijos jūra; KM – Kuršių marios; RĮ – Rygos įlanka; ŠP – hipotetinė šiaurinė ungurių populiacija; AVR – Atlanto vandenyno regionas; ŠJR – Šiaurės jūros regionas, VJR – Viduržemio jūros regionas; ATPL – natūraliai į Lietuvą ir Latviją atplaukiantys unguriai; INTR – introdukuoti į Lietuvos ežerus unguriai.

Visos antrojoje analizėje nustatytos genetinės įvairovės charakteristikos buvo mažiausios VJR ungurių imtyje (bendras haplotipų skaičius = 7, bendras

haplogrupių skaičius = 5, $h = 0,6166$, $K = 0,83004$, $S = 5$, ir $\pi = 0,00212$). Tokie rezultatai indikuoja, jog Viduržemio jūros regione gyvenantys unguriai pasižymi mažesne genetinė įvairove, lyginant su unguriais, kurie gyvena kituose geografiniuose regionuose. Pažymėtina, kad panašūs rezultatai gauti naudojant europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono žymenis, bei tiriant kitus ungurių individus šiame geografiniame regione. Didžiausios genetinės įvairovės charakteristikos nustatytos ATPL ungurių imtyje (bendras haplotipų skaičius = 16, $h = 0,86162$, $K = 1,77273$, $S = 14$, ir $\pi = 0,00452$), išskyrus bendrą haplogrupių skaičių, kuris buvo didžiausias AVR ungurių imtyje. Antrojoje analizėje ŠJR ungurių imtis pasižymi aukštesnėmis h , K ir π vertėmis, lyginant su AVR, VJR ir INTR ungurių imtimis. AVR ir INTR ungurių imčių genetinės įvairovės charakteristikų panašumus galėjo sąlygoti ungurių introdukavimas iš Atlanto vandenyno regiono į Lietuvos ežerus. Skirtingai nuo europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono tyrimo rezultatų, kurie parodė mažus genetinius skirtumus tarp ATPL ir INTR ungurių imčių, gautos antrojoje analizėje h , K ir π vertės skiriasi tarp ATPL ir INTR ungurių imčių.

Trečioji analizė indikuoja, jog unguriai, gyvenantys Šiaurės jūros ir Baltijos jūros regionuose, skiriasi genetiškai nuo Atlanto vandenyno regione aptinkamų ungurių, nes ŠP ungurių imtis skiriasi nuo AVR ungurių imties pagal visas savo genetinės įvairovės charakteristikas, išskyrus bendrą haplogrupių skaičių, kuris buvo didžiausias AVR ungurių imtyje. Tokie rezultatai nesutampa su europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono sekų analizės rezultatais, nes pastarieji indikavo, kad visuose geografiniuose regionuose, išskyrus Viduržemio Jūros regioną, ungurių kiekybiniai genetinės įvairovės parametrai yra panašūs. Kadangi naudojant cyt b žymenį pavyko aptikti genetinius skirtumus tarp kai kurių lyginamų ungurių grupių, tad galima teigti, jog ungurių cyt b genetinės įvairovės skirtumai šiame mtDNR regione, palyginus su mtDNR D-kilpos regionu, yra labiau pastebimi.

5.1.5. Kombinuoti *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono ir cyt *b* tyrimai

Ištirus 76 ungurių individus naudojant skirtingus mtDNR molekulinis žymenis atsirado galimybė išsiaiškinti, ar europinio upinio ungurio D-kilpos regiono genetinė įvairovė, kuri atsispindi haplotipų ir haplogrupių tinkluose (10-11 pav.), rodo atsitiktinius procesus, būdingus tik šiam mtDNR regionui, ar turi biologinę prasmę. Toks palyginimas taip pat suteikė galimybę įvertinti mtDNR D-kilpos regiono haplogrupių išskyrimo prasmingumą bei leido tiesiogiai palyginti skirtingais mtDNR molekuliniiais žymenimis nustatytas genetinės įvairovės charakteristikas.

Detali informacija apie ungurių individų, kurie disertacinio darbo metu buvo ištirti naudojant skirtingus mtDNR molekulinis žymenis, nustatytus haplotipus ir haplogrupes pateikta 26 lentelėje.

26 lentelė. Disertacinio darbo metu tirtų 76 *A. anguilla* individų mtDNR D-kilpos regiono ir cyt *b* haplotipai ir haplogrupės bei mtDNR D-kilpos regiono haplogrupių išsidėstymas haplogrupių tinklo šakose.

Nr.	Individo kodas	D-kilpos regionas			cyt <i>b</i>	
		Haplotipas	Haplogrupė	Šaka	Haplotipas	Haplogrupė
1	K.M. 7	KM4	A	A-B-D	A	A
2	B.J. 16	BJ7	A	A-B-D	A	A
3	14D	DRI7	A	A-B-D	A	A
4	4BU	BJ19	A2	A-B-D	A	A
5	8S	SIE13	A3	A-B-D	A7	A
6	K.M. 6	KM3	A	A-B-D	G2	G
7	L. 635	LA6	A1	A-B-D	G	G
8	I.(S.) 2	SIE1	A4	A-B-D	H1	H
9	B.J. 1	GL3	B	A-B-D	A	A
10	1D	DRI1	B	A-B-D	A	A
11	14BU	BJ28	B	A-B-D	A	A
12	UK 1	GL3	B	A-B-D	A	A
13	I.(S.) 55	SIE2	C	C	B	B
14	K.M.1242	KM2	C	C	B2	B
15	I.(S.) 49	SIE9	C	C	B3	B
16	I.(D.) 109	DRI3	C	C	B4	B
17	K.M. 3	M1	C1	C	B	B
18	K.M. 10	KM13	C1	C	B	B
19	L. 150	NG3	C4	C	B	B
20	B.J. 15	BJ14	C5	C	B	B
21	I.(D.) 114	RM3	C5	C	B	B
22	7S	SIE17	C5	C	B	B
23	13S	RM3	C5	C	B	B
24	14S	SIE18	C5	C	B	B
25	15S	SIE19	C6	C	B	B

26 lentelė. Tęsinys.

Nr.	Individo kodas	D-kilpos regionas			cyt b	
		Haplotipas	Haplogrupė	Šaka	Haplotipas	Haplogrupė
26	L. 223	LA5	C6	C	B5	B
27	B.J. 19	BJ16	C7	C	F	F
28	K.M. 103	KM10	C7	C	F2	F
29	K.M. 102	KM1	C8	C	F	F
30	B.J. 6A	BJ3	D	A-B-D	G	G
31	B.J. 21	BJ9	D	A-B-D	G	G
32	K.M. 2	KM6	D	A-B-D	G	G
33	7BU	BJ23	E	E	A	A
34	B.J. 14	BJ6	E3	E	A	A
35	K.M. 106	KM9	E	E	B	B
36	I.(S.) 57	SIE11	F	F	A	A
37	K.M. 9	KM12	F	F	A3	A
38	B.J. 23	BJ18	F1	F	A	A
39	I.(S.) 9	SIE5	F1	F	A	A
40	6BU	BJ26	F1	F	A6	A
41	1S	SIE8	F2	F	A	A
42	B.J. 9	BJ10	F2	F	A5	A
43	L. 147	LA1	F2	F	A6	A
44	33S	SIE22	F2	F	A8	A
45	I.(S.) 40	SIE10	F3	F	A	A
46	I.(S.) 10	SIE6	F6	F	A	A
47	I.(S.) 16	FR4	F6	F	A	A
48	5S	SIE16	F6	F	A	A
49	B.J. 4	BJ1	F7	F	A	A
50	L. 154	LA8	F7	F	A	A
51	7D	DRI10	F7	F	A	A
52	16BU	RM1	F7	F	A	A
53	2S	SIE14	F7	F	A	A
54	11S	LS6	F7	F	A	A
55	K.M. 5	LS6	F7	F	A4	A
56	K.M. 1	KM14	F8	F	A	A
57	K.M. 8	KM11	F8	F	A	A
58	K.M. 105	KM8	F8	F	A	A
59	B.J. 20	BJ8	F8	F	A	A
60	9S	SIE12	F10	F	A	A
61	B.J. 11	BJ11	F4	F	G	G
62	B.J. 7	BJ4	F11	F	G	G
63	B.J. 18	BJ5	H	H	E	E
64	L. 140	LA3	H	H	E	E
65	1BU	LS1	H	H	E	E
66	24S	SIE21	H	H	E	E
67	B.J. 6	BJ2	I	I-J-K-L	C	C
68	K.M. 107	SP2	I	I-J-K-L	C	C
69	6D	DRI9	I1	I-J-K-L	C	C
70	12BU	BJ22	I1	I-J-K-L	C3	C
71	3S	SIE15	I1	I-J-K-L	C3	C
72	2D	DRI5	I3	I-J-K-L	I	I
73	16S	SIE20	J	I-J-K-L	A	A
74	B.J. 8	NG1	L	I-J-K-L	D	D
75	23S	NG1	L	I-J-K-L	D	D
76	L. 149	LA7	L1	I-J-K-L	D	D

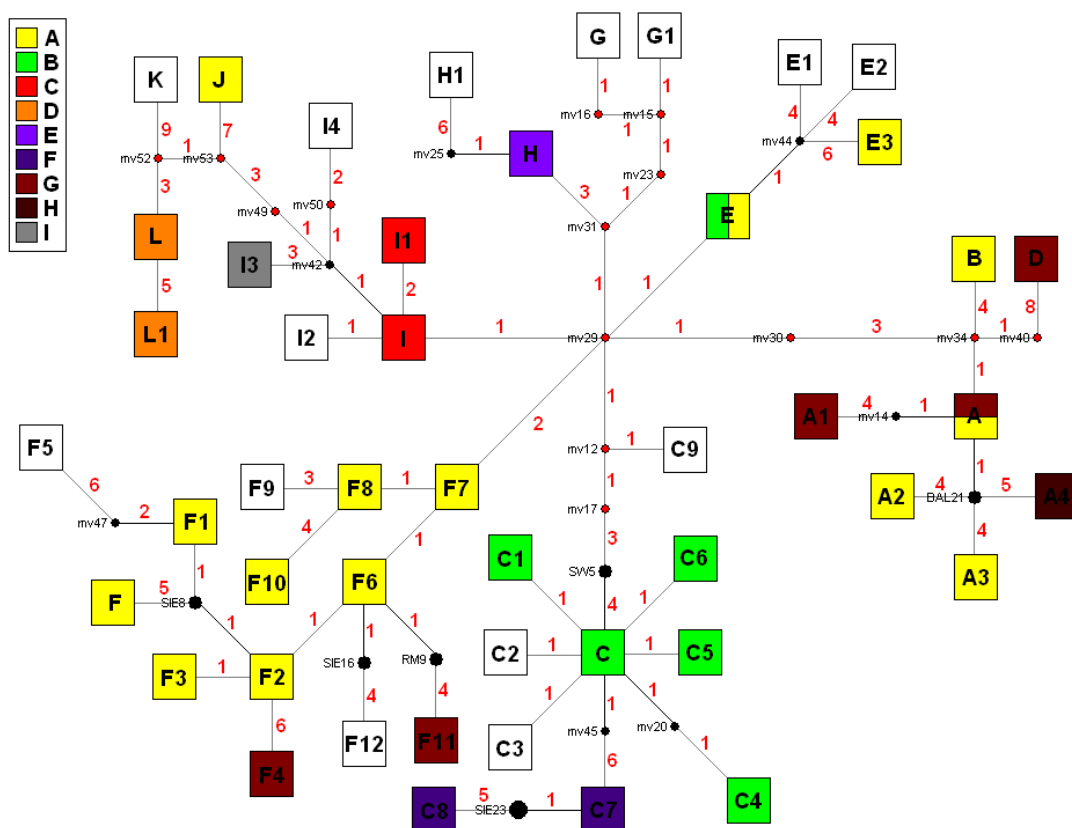
Kadangi šioje lentelėje neatsispindi mutaciniai žingsniai tarp skirtingų europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono haplotipų ir haplogrupių, tad, siekiant atlikti detalesnę turimų duomenų analizę, buvo nuspręsta skirtingų mtDNR molekulinį žymenų haplotipus ir haplogrupes atvaizduoti europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono haplotipų ir haplogrupių tinkluose. Disertacinio darbo metu nustatytų europinio upinio ungurio mtDNR cyt *b* haplotipų pasiskirstymas D-kilpos regiono haplotipų tinkle, sukonstruotame iš 229 sekų, iš kurių 182 sekos yra skirtingi haplotipai, pateiktas 17 pav., o nustatytų europinio upinio ungurio mtDNR cyt *b* haplogrupių pasiskirstymas D-kilpos regiono 47 haplogrupių tinkle pateiktas 18 pav.

Gauti duomenys (26 lentelė ir 17-18 pav.) rodo, jog tarp skirtingų europinio upinio ungurio mtDNR molekulinį žymenų genetinės įvairovės – haplotipų ir haplogrupių – yra paralelių, nes, tipišku atveju, skirtingoms šios rūšies mtDNR D-kilpos regiono haplogrupėms priskiriami unguriai dažnai priklauso skirtingiems mtDNR cyt *b* haplotipams. Bandymas apjungti didesnę europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono haplotipų skaičių į tą pačią haplogrupę, siekiant sumažinti išskiriamų haplogrupių skaičių, nepasiteisino.

Detali informacija apie europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono ir cyt *b* genetinės įvairovės charakteristikas pateikta 27 lentelėje.

Sprendžiant iš šių duomenų, 493 bp ilgio ungurio mtDNR D-kilpos regiono fragmento haplotipų ir haplogrupių bendro skaičiaus bei h , K , S ir π vertės yra didesnės už analogiškas 392 bp ilgio ungurio mtDNR cyt *b* fragmento genetinės įvairovės charakteristikas 3,27 ir 3,6 bei 1,22, 7,43, 5,2 ir 5,78 kartus, atitinkamai. Palyginus 27 lentelėje pateiktus rezultatus su analogiškais skirtingų mtDNR žymenų genetinės įvairovės charakteristikomis, naudojant didesnes ištirtų ungurių imtis (20 ir 25 lentelės), atlikti keli pastebėjimai. Pirma, ungurių imtis, kurią sudaro 76 individai, šio disertacinio darbo metu tirti naudojant du skirtingus mtDNR žymenis, yra pakankama, t. y. reprezentatyvi, norint išsiaiškinti apytiksles europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono h , K ir π vertes, nes 76 ungurių imties nustatytos h , K ir π vertės yra panašios į 229 ungurių imties analogiškas vertes.

17 pav. Dvidešimt dviejų *A. anguilla* mtDNR cyt *b* haplotipų išsidėstymas 182 *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono MP haplotipų tinkle: pilkos figūros žymi skirtingo dydžio 47 *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono haplogrupės; raudoni skaičiai tarp taškų parodo mutacinius žingsnius; skritulių dydis proporcingas haplotipų aptikimo dažnumui; mv[•] – nenustatytos hipotetinės sekos, panaudotos konstruojant haplotipų tinklą; skirtingos spalvos reprezentuoja skirtingus *A. anguilla* mtDNR cyt *b* haplotipus; baltais apskritimais pažymėti *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono haplotipai, apie kurių sąryšį su mtDNR cyt *b* haplotipais informacijos nėra.



18 pav. Devynių *A. anguilla* mtDNR cyt *b* haplogrupių išsidėstymas 47 *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono MP haplogrupių tinkle: kvadratai – nustatytos *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono haplogrupės; raudoni skaičiai tarp kvadratų ir taškų parodo mutacinius žingsnius; mv[•] – nenustatytos hipotetinės sekos, panaudotos konstruojant haplotipų tinklą; skirtingos spalvos reprezentuoja skirtingas *A. anguilla* mtDNR cyt *b* haplogupes; balti kvadratai žymi situacijas, kuomet ungurių individai, reprezentuojantys atskiras *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono haplogrupes, nebuvo ištirti, naudojant mtDNR cyt *b* genetinį žymenį.

27 lentelė. Apskaičiuotos *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono ir cyt *b*, haplotipų įvairovės parametro (*h*), nukleotidų pakaitų vidurkio koeficiento (*K*), polimorfinių saitų skaičiaus (*S*) ir nukleotidų įvairovės parametro (π) vertės bei bendras haplotipų ir haplogrupių skaičius 76 ungurių individų imtyje.

Regionas	Haplotipai / Haplogrupės	<i>h</i>	<i>K</i>	<i>S</i>	π
D-kilpa	72 [•] / 33	0,9986 [•]	11,97579 [•]	102 [•]	0,02434
	72 / 33	0,9986	12,45649	104	
cyt <i>b</i>	21 [•] / 9	0,80702 [•]	1,64842 [•]	19 [•]	0,00421
	22 / 9	0,81754	1,67474	20	

• – verčių skaičiavimai atlikti neatsižvelgiant į sekose esančias delecijas.

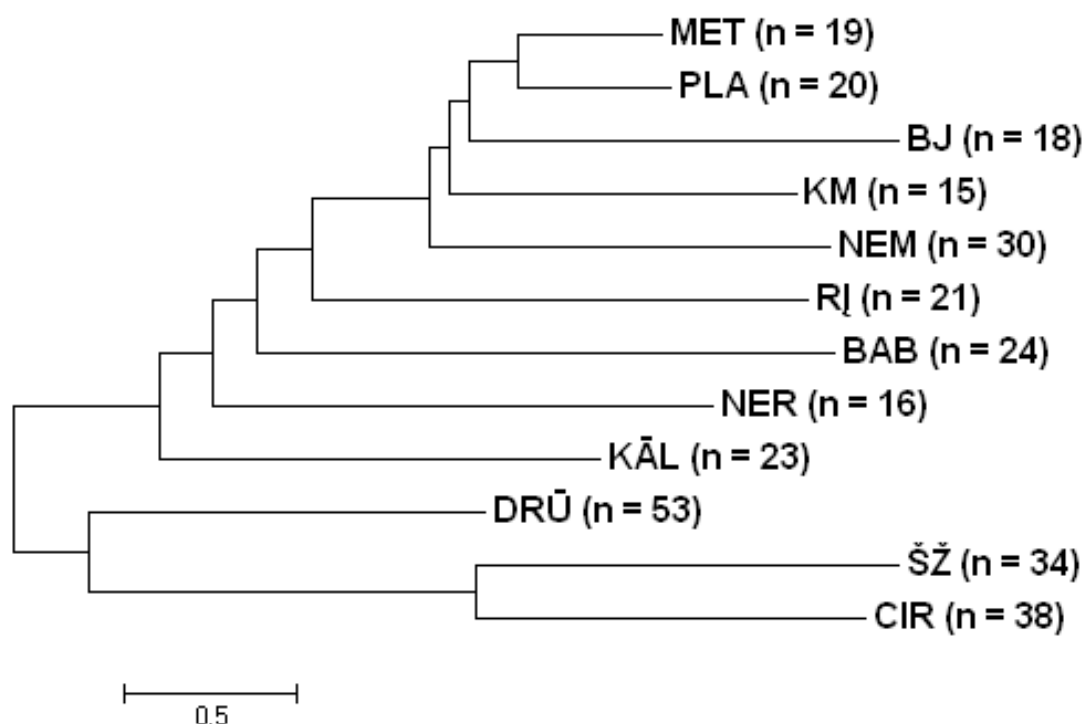
Antra, dėl didelės genetinės įvairovės 76 ungurių imtis yra per maža, norint nustatyti visus skirtingus haplotipus ir haplogrupes, aptinkamas europinio upinio ungurio populiacijoje. Kadangi *S* verčių skaičiavimas priklauso nuo haplotipų įvairovės, tad tikslesnes *S* vertes galima nustatyti tik

ištirus didesnes ungurių imtis. Trečia, mtDNR cyt *b* pasižymėjo mažesne genetinė įvairove, palyginus su D-kilpos regionu, todėl 76 ungurių imtis reprezentavo visas išskirtas europinio upinio ungurio mtDNR cyt *b* haplogrupes. Kadangi iš šiuo metu europinio upinio ungurio populiacijoje nustatytų 34 skirtingų cyt *b* haplotipų 76 ungurių imtyje buvo nustatyti 22 haplotipai, o likę 12 haplotipų buvo nustatyti kitose Europos ir šiaurės Afrikos ungurių imtyse, tad galime manyti, jog nustatomų haplotipų skaičius ungurių imtyse priklauso ne tik nuo bendros imties dydžio, bet ir nuo ungurių genetinės įvairovės pasiskirstymo geografiniuose regionuose niuansų.

Reziumuojant visus šiame skyrelyje pateiktus rezultatus, visų pirma, reikėtų akcentuoti, jog iki šiol pasaulyje nebuvo kompleksinių europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono ir cyt *b* tyrimų. Disertacinio darbo metu gauti rezultatai rodo, jog tarp europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono ir cyt *b* genetinės įvairovės yra bendrų ryšių. Kitaip tariant, naudojant skirtingus mtDNR molekulinis žymenis nustatyta genetinė įvairovė reprezentuoja skirtingas ungurių mtDNR genetines linijas. Pažymėtina, jog ungurių tyrimai, naudojant vien tik mtDNR cyt *b* genetinius žymenis, nėra pakankami, kuomet siekiama identifikuoti visas pagrindines ungurių mtDNR genetines linijas, nes A, B ir G haplogrupės aptinkamos skirtingose mtDNR D-kilpos regiono haplogrupių tinklo šakose (18 pav.).

5.2. *Perca fluviatilis* mtDNR D-kilpos regiono tyrimai

Surinktų Latvijoje ir Lietuvoje ešerių imčių ryšiai NJ dendrogramoje. 19 pav. pateikta NJ dendrograma, kuri yra pagrįsta K_{XY} atstumais tarp skirtingų ešerių imčių, apskaičiuotais naudojant Sruoga *et al.* (2007b) ir disertaciniame darbe tirtų Latvijos ir Lietuvos ešerių mtDNR D-kilpos regiono sekų duomenis.



19 pav. NJ dendrograma pagrįsta K_{XY} atstumais tarp skirtingų Latvijos ir Lietuvos ešerių imčių: BJ – Baltijos jūra; KM – Kuršių marios; RĲ – Rygos įlanka; ŠŽ – Šventės ežeras; BAB – Babytės ežeras; CIR – Cirīšu (ežeras); DRŪ – Drūkšiai (ežeras); KĀL – Kālezers (ežeras); MET – Metelys (ežeras); NEM – Nemunas (upė); NER – Neris (upė); PLA – Plateliai (ežeras); K_{XY} padalos vertė = 0,5.

Ešerių imčių išsidėstymas šioje NJ dendrogramoje atspindi ne tik šių ešerių imčių geografinius skirtumus, bet ir Latvijos ir Lietuvos ešerių genetinės įvairovės panašumą tose imtyse, kurios aptinkamos arčiau Baltijos jūros. Drūkšių ežero ešerių imtis NJ dendrogramoje užima tarpinę padėtį, atskiriančią Drūkšių ežero ešerių populiaciją nuo kitų tiriamų imčių. Latvijos pietrytinėje dalyje tyvuliuojančiuose Cirīšu ir Šventės ežeruose gyvenantys ešeriai pasižymi genetiniu tarpusavio panašumu, tačiau išsiskiria į atskirą atšaką NJ

dendrogramoje, artimiausią Drūkšių ežero ešerių populiacijai. Pažymėtinas geografiškai santykinai nutolusių Platelių ir Metelio ežerų ešerių imčių genetinis panašumas, atspindintis istorinius gamtinius procesus, sąlygojusius šių ešerių populiacijų formavimąsi. NJ dendrogramos, kurios buvo konstruojamos, naudojant tik Lietuvos arba Latvijos ešerių imtis, yra pateiktos priede (4 pav.).

Ešerių imčių porinių palyginimų Φ_{ST} ir p vertės apskaičiuotos naudojant *P. fluviatilis* mtDNR D-kilpos regiono sekų duomenis. Porinių palyginimų tarp visų Lietuvoje ir Latvijoje surinktų ešerių imčių Φ_{ST} ir p vertės pateiktos 28 lentelėje.

Rezultatai indikuoja, jog genetinė diferenciacija didėja tarp geografiškai tolimesnių ešerių imčių. Tarp kai kurių ešerių imčių genetinė diferenciacija yra labai intensyvi ($\Phi_{ST} > 0,25$), tačiau patikimos genetinės diferenciacijos nenustatyta tarp vakarų bei pietų Lietuvos ešerių populiacijų, kurias šiame darbe reprezentuoja Baltijos jūros, Kuršių marių, Nemuno ir Platelių bei Metelio ežerų ešerių imtys. Drūkšių ežero imtis yra genetiškai diferencijuota, lyginant su visomis kitomis disertaciniame darbe tirtomis ešerių imtimis.

28 lentelė. Porinių palyginimų tarp visų Lietuvoje ir Latvijoje surinktų ešerių imčių, naudojant *P. fluviatilis* mtDNR D-kilpos regiono duomenis, Φ_{ST} (žemiau įstrižainės) ir p (virš įstrižainės) vertės.

n	BJ	KM	RĮ	ŠŽ	BAB	CIR	DRŪ	KĀL	MET	NEM	NER	PLA
BJ	18	0,5512	0,0688	■ ■ ■	0,1678	■ ■ ■	■ ■ ■	■ ■ ■	0,3097	0,4891	■	0,1183
KM	-0,04514	15	0,2314	■ ■ ■	0,4341	■ ■ ■	■ ■ ■	■ ■ ■	0,5487	0,6681	■	0,122
RĮ	0,03926	0,03267	21	■ ■ ■	0,2118	■ ■ ■	■ ■	■	0,0734	0,2039	0,2011	■ ■ ■
ŠŽ	0,55821	0,58921	0,38996	34	■ ■	0,0641	■ ■	■ ■ ■	■ ■ ■	■ ■ ■	■ ■ ■	■ ■ ■
BAB	0,0679	0,06457	-0,01747	0,32186	24	■ ■ ■	■ ■ ■	■ ■ ■	0,1489	0,1612	0,0596	■ ■
CIR	0,46276	0,48927	0,29035	-0,00699	0,22437	38	■ ■	■ ■ ■	■ ■ ■	■ ■ ■	■ ■ ■	■ ■ ■
DRŪ	0,23662	0,23349	0,06495	0,22599	0,02712	0,13219	53	■	■ ■ ■	■ ■ ■	■ ■	■ ■
KĀL	0,11628	0,09597	-0,00847	0,37542	0,00015	0,26994	0,0221	23	■ ■ ■	■ ■ ■	0,0668	■ ■ ■
MET	0,0027	-0,02401	0,15935	0,71815	0,19572	0,6251	0,38966	0,2473	19	0,6681	■	0,1505
NEM	-0,03069	-0,0352	0,03123	0,56381	0,07044	0,46705	0,22763	0,10475	0,01569	30	0,0654	0,15
NER	0,10434	0,07708	0,01105	0,39088	-0,00933	0,2824	0,03041	-0,0318	0,22555	0,10836	16	■ ■ ■
PLA	0,07386	0,10047	0,28386	0,74507	0,31626	0,70346	0,34572	0,3976	0,04444	0,1084	0,38056	20

■ – $p > 0,05$; ■ ■ – $p < 0,01$; ■ ■ ■ – $p < 0,001$.

Įvairių lyginamų ešerių imčių kombinacijų Φ_{ST} ir p vertės apskaičiuotos naudojant *P. fluviatilis* mtDNR D-kilpos regiono sekų duomenis. Apskaičiuotos iš turimų paprastojo europinio ešerio mtDNR D-kilpos regiono duomenų Φ_{ST} ir p vertės tarp įvairių lyginamų imčių kombinacijų yra pateiktos 29 lentelėje.

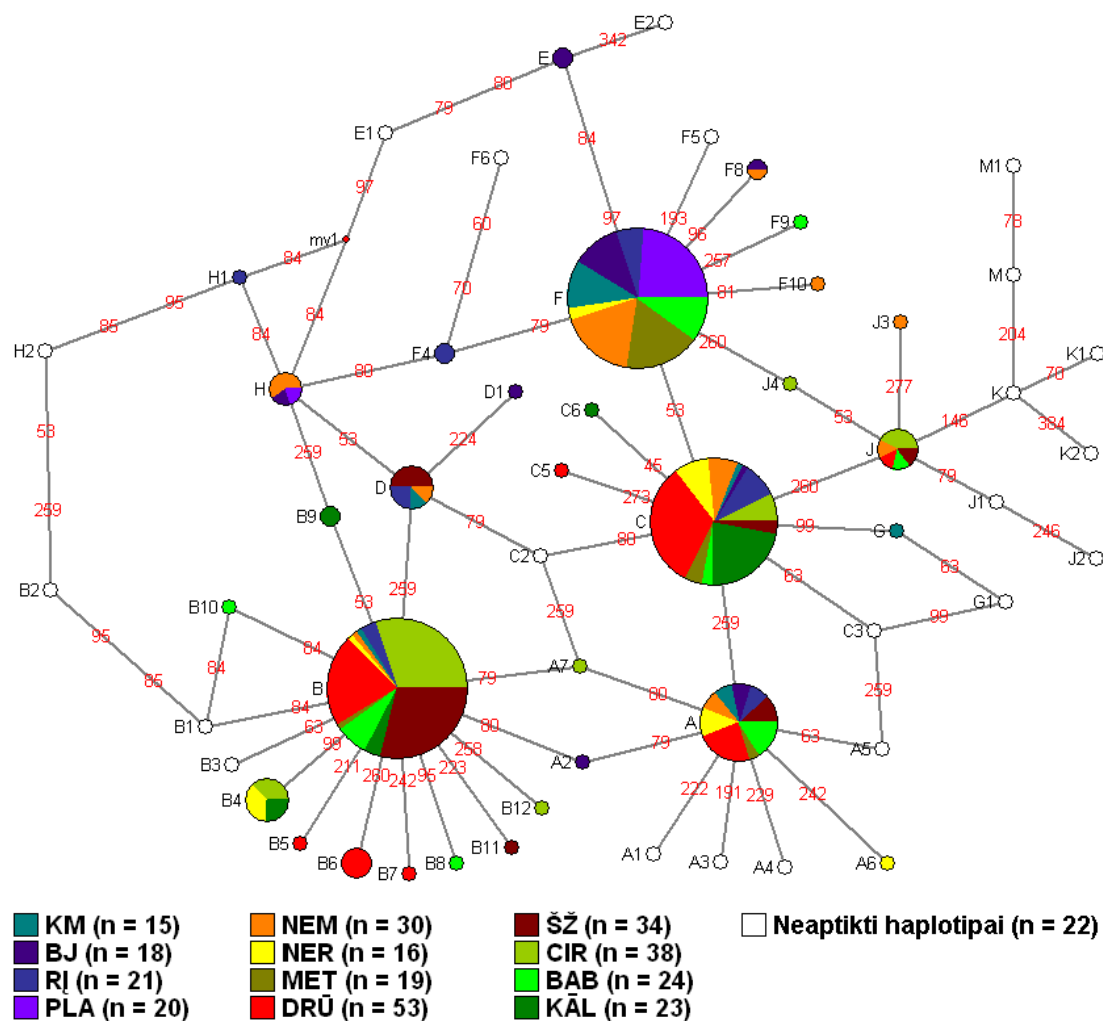
29 lentelė. Apskaičiuotos trijų analizių, naudojant *P. fluviatilis* mtDNR D-kilpos regiono duomenis, Φ_{ST} ir p vertės.

Analizė	N	I	Lyginamos imtys	Φ_{ST}	p
I	5	102	BJ / KM / MET / NEM / PLA	0,01261	0,3451
II	2	138	ELT / ULT	-0,00068	■
III	2	171	VLT / RLT	0,2809	■■■

■ – $p < 0,05$; ■■■ – $p < 0,001$; BJ – Baltijos jūra; KM – Kuršių marios; MET – Metelys (ežeras); NEM – Nemunas (upė); PLA – Plateliai (ežeras); ELT – Lietuvos ežerų ešerių imtis; ULT – Lietuvos upių ešerių imtis; VLT – vakarų Lietuvos bei Metelio ešerių imtis; RLT – rytų Lietuvos ešerių imtis; N – imčių skaičius; I – individų skaičius.

Pirmosios analizės rezultatai patvirtina, kad vakarų bei pietų Lietuvos ešerių imtys reprezentuoja vieną ešerių populiaciją, nes tarp tirtų ešerių imčių statistiškai patikima genetinė diferenciacija nenustatyta ($p > 0,05$). Tarp Lietuvos ežerų ir upių ešerių populiacijų nėra jokių esminių genetinių skirtumų (II analizė). Pažymėtina, jog šis rezultatas yra statistiškai patikimas ($p < 0,05$). Tarp vakarinės, įskaitant Metelio ežero imtį, kuri yra pietuose, ir rytinės Lietuvos ešerių populiacijų nustatyta statistiškai labai patikima ir labai intensyvi genetinė diferenciacija ($\Phi_{ST} > 0,25$, $p < 0,001$; III analizė).

***P. fluviatilis* rūšies mtDNR D-kilpos regiono haplotipų ir haplogrupių tinklai.** Paprastojo europinio ešerio mtDNR D-kilpos regiono MJ haplotipų tinklas, sudarytas iš 333 sekų, kurios buvo nustatytos disertacinio darbo bei ankstesnių tyrimų (Nesbø *et al.* 1998b, Refseth *et al.* 1998, Nesbø *et al.* 1999, Sruoga *et al.* 2007b) metu, pateiktas 20 pav. Konstruojant ešerio mtDNR D-kilpos regiono haplotipų tinklą neįtrauktos septynios sekos, pasižyminčios 10 bp ilgio insercijomis (žr. priede, 5 pav.). Tokios sekos vadinamos heteroplazminiais ilgio variantais (angl. *heteroplasmic length variants*), aprašytos Nesbø *et al.* (1998a) ir Zhaoxia *et al.* (2010) darbuose.

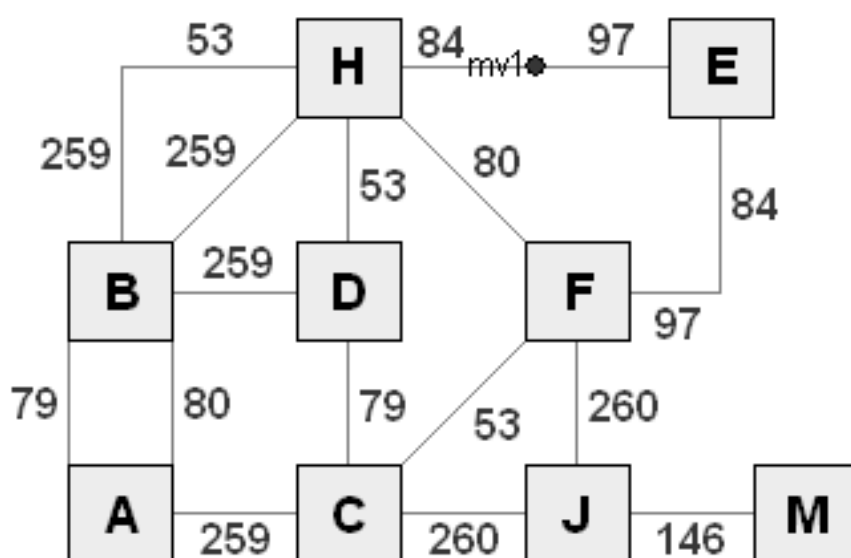


20 pav. *P. fluviatilis* mtDNR D-kilpos regiono MJ haplotipų tinklas, sudarytas iš 333 sekų: baltais apskritimais pažymėti haplotipai, kurie buvo nustatyti kitose Europos šalyse, tačiau neaptikti, tiriant Lietuvos ir Latvijos ešerių imtis (haplotipų tinkle tokių haplotipų dažnis yra nepateikiamas); skaičiai tarp taškų parodo konkrečias mutacijas; skritulių dydis rodo haplotipų aptikimo dažnumą; mv1 – hipotetinė seka, kuri nebuvo nustatyta tarp tiriamų sekų, bet buvo reikalinga konstruojant haplotipų tinklą; BJ – Baltijos jūra; KM – Kuršių marios; RĲ – Rygos įlanka; ŠŽ – Šventės ežeras; BAB – Babytės ežeras; CIR – Cirišu (ežeras); DRŲ – Drūkšiai (ežeras); KĀL – Kālezers (ežeras); MET – Metelys (ežeras); NEM – Nemunas (upė); NER – Neris (upė); PLA – Plateliai (ežeras).

Toliausias atstumas tarp atskirų haplotipų buvo du mutaciniai žingsniai. Dažniausiai Lietuvoje ir Latvijoje aptinkami B ir F haplotipai. Kiekvieną iš šių haplotipų reprezentavo 80 ešerių mtDNR sekų. Iš viso haplotipų tinklą sudaro 53 skirtingi haplotipai, iš kurių 17 nustatyti pirmą kartą atliekant molekulinis tyrimus disertacinio darbo metu: A6, A7, B4, B5, B6, B7, B8, B9, B10, B11, B12, C5, C6, F9, F10, J3 ir J4. Keturi iš šių haplotipų (B5, B6, B7 ir C5) nustatyti tik Drūkšių ežero ešerių imtyje. Haplotipas F,

dažniau aptinkamas Lietuvos ešerių imtyse, neaptiktas Drūkšių ežere bei visose Latvijos ežerų ešerių imtyse, išskyrus Babytės ežero ešerių imtį. Šis haplotipas didesniu dažniu aptinkamas arčiau Baltijos jūros įsikūrusiose ešerių populiacijose.

Remiantis metodinėje disertacinio darbo dalyje aprašytais haplogrupių identifikavimo principais, visi ešerių haplotipai sugrupuoti į devynių ešerio mtDNR D-kilpos regiono haplogrupių tinklą (21 pav.); detali informacija apie haplogrupes sudarančius haplotipus yra pateikta priede (5 pav.).



21 pav. *P. fluviatilis* mtDNR D-kilpos regiono MJ haplogrupių tinklas: skaičiai tarp kvadratų parodo konkretias mutacijas; mv1 – hipotetinė seka, kuri nebuvo nustatyta tarp tiriamų sekų, bet buvo reikalinga konstruojant haplotipų tinklą.

Tolimiausias atstumas tarp atskirų haplogrupių buvo du mutaciniai žingsniai. Baltijos šalyse aptikti daugumos haplogrupių atstovai, išskyrus haplogrupę M. Didžiausia įvairovė, trylika haplotipų, pasižymėjo haplogrupė B. Išskyrus haplotipą B3, kuris nustatytas Glomos upės ešerių imtyje, visi kiti šios haplogrupės atstovai aptikti Lietuvoje, Latvijoje arba Estijoje.

***P. fluviatilis* rūšies mtDNR D-kilpos regiono haplotipų pasiskirstymas tirtose Lietuvos ir Latvijos ešerių imtyse.** Detali informacija apie nustatytų haplotipų paplitimą disertaciniame darbe bei Sruoga *et al.* (2007b) tyrimo metu tirtose ešerių imtyse yra pateikta 30 lentelėje.

30 lentelė. Lietuvos ir Latvijos vandens telkiniuose sugautų *P. fluviatilis* atstovų mtDNR D-kilpos regiono haplotipų pasiskirstymas tirtose imtyse.

Nr.	Haplotipas	Haplogrupė	Imtys												
			B J	K M	R Į	Š Ž	B A B	C I R	D R Ū	K Ā L	M E T	N E M	N E R	P L A	
1	A	A	2	2	2	3	4		6		1	2	3		
2	A2		1												
3	A6												1		
4	A7							1							
5	B	B		1	3	2 3	6	2 4	1 7	3	1	1	1		
6	B4							3		2			3		
7	B5								1						
8	B6								4						
9	B7								1						
10	B8						1								
11	B9									2					
12	B10						1								
13	B11					1									
14	B12							1							
15	C	C	1	1	6	2	2	5	2 2	1 5	3	5	6		
16	C5								1						
17	C6									1					
18	G			1											
19	D	D		1	2	4						1			
20	D1		1												
21	E	E	2												
22	F	F	9	9	5		8				1 4	1 4	2	1 9	
23	F4				2										
24	F8		1									1			
25	F9						1								
26	F10											1			
27	H	H	1									3		1	
28	H1				1										
29	J	J				1	1	3	1			1			
30	J3											1			
31	J4							1							
32	L1	-			1										
33	L2				1										
34	L4											1			
35	L5					1				1					
36	L6											1			
37	L7					1									

Disertacinio darbo ir ankstesnio Sruoga *et al.* (2007b) tyrimo imtys: BJ – Baltijos jūra; KM – Kuršių marios; RĮ – Rygos įlanka; ŠŽ – Šventės ežeras; BAB – Babytės ežeras; CIR – Cirīšu (ežeras); DRŪ – Drūkšiai (ežeras); KĀL – Kālezers (ežeras); MET – Metels (ežeras); NEM – Nemunas (upė); NER – Neris (upė); PLA – Plateliai (ežeras).

Pirmojo tyrimo, skirto pajūrio ešerių populiacijos genetinės įvairovės tyrimams naudojant D-kilpos sekų analizės metodą (Sruoga *et al.*, 2007b), metu Lietuvoje buvo ištirti 33 ešeriai, reprezentuojantys Baltijos jūros, ties

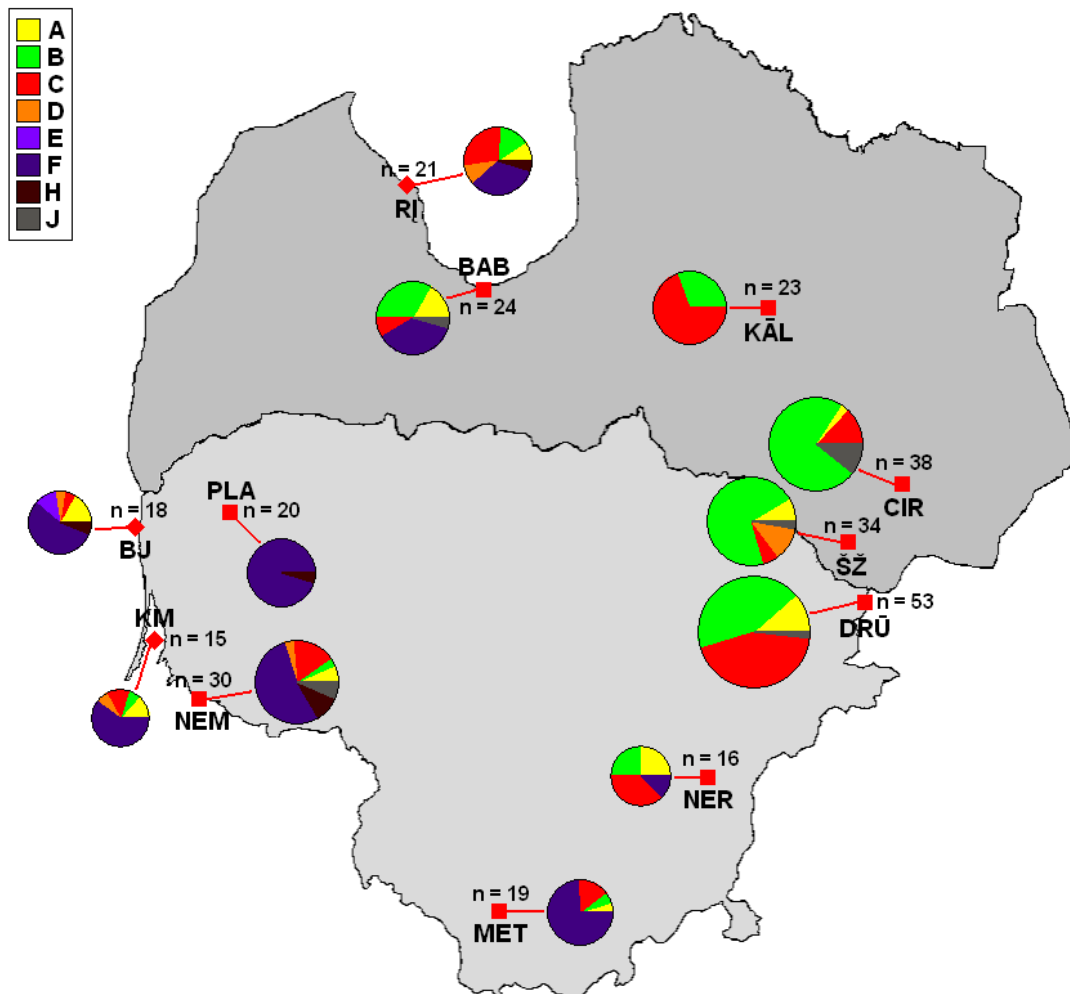
Šventaja, ir Kuršių marių ešerių populiacijas. Buvo nustatyta 11 skirtingų haplotipų, iš kurių D1 ir F8 aptikti pirmą kartą. Šie 11 haplotipų reprezentavo septynias haplogrupes iš devynių galimų, aptiktų anksčiau tirtose Eurazijos vietovėse: Lietuvos ešerių imtyje neaptikti tik haplogrupių J ir M atstovai. Tęsiant ešerių genetinės įvairovės tyrimus disertacinio darbo metu papildomai buvo ištirti 140 ešeriai, pagauti keliuose Lietuvos vidaus vandens telkiniuose, ir nustatyta 18 skirtingų haplotipų. Iš šių 18 haplotipų, kurie reprezentavo septynias haplogrupes, 10 haplotipų (A6, B4, B5, B6, B7, C5, F10, J3, L4 ir L6), nebuvo aptikti visų ankstesnių tyrimų (Nesbø *et al.* 1998b, Refseth *et al.* 1998, Nesbø *et al.* 1999, Sruoga *et al.* 2007b ir viena seka iš GenBank (EF118012)) metu. Pažymėtina, kad Platelių ir Metelio ežeruose naujų haplotipų neaptikta.

Ankstesnio Sruoga *et al.* (2007b) tyrimo metu Latvijoje buvo ištirti 23 ešeriai, reprezentuojantys Rygos įlankos populiaciją. Tirtoje ešerių imtyje nustatyti devyni skirtingi haplotipai, priskirti šešioms haplogrupėms, iš kurių L1 ir L2 haplotipai nebuvo aptikti kitų tyrėjų anksčiau tirtose Eurazijos vietovėse. Pažymėtina, kad abu šie haplotipai pasižymėjo 10 bp ilgio insersijomis. Disertacinio darbo metu buvo ištirti 122 ešeriai, pagauti keliuose Latvijos vidaus vandens telkiniuose ir nustatyta 18 skirtingų haplotipų. Iš šių 18 haplotipų, kurie reprezentavo šešias haplogrupes, 12 haplotipų (A7, B4, B8, B9, B10, B11, B12, C6, F9, J4, L5 ir L7), buvo neaptikti visų ankstesnių tyrimų (Nesbø *et al.* 1998b, Refseth *et al.* 1998, Nesbø *et al.* 1999, Sruoga *et al.* 2007b ir viena seka iš GenBank (EF118012)) metu. Išskyrus haplotipą B4, kuris buvo nustatytas kai kuriose Lietuvos ešerių imtyse, visi kiti 11 haplotipų būdingi tik Latvijos ešerių populiacijoms.

Reziumuojant, nustatyti žymūs haplotipų įvairovės bei jų dažnių skirtumai tarp vakarų ir pietų Lietuvos bei rytų Lietuvos ešerių populiacijų. Tiek Lietuvoje, tiek Latvijoje dominuoja B haplogrupės atstovai, tačiau tik dažniausiai aptinkami B ir B4 haplotipai aptikti abiejose šalyse. Retesnių haplotipų, priskiriamų B ir C haplogrupėms, nustatymas Drūkšių ir Kālezers ežerų ešerių imtyse leidžia išskirti bendrus ešerių genetinės įvairovės

formavimosi procesus šiame giliau kontinentinėje dalyje besidriekiančiame dviejų Baltijos šalių regione.

***P. fluviatilis* rūšies mtDNR D-kilpos regiono haplogrupių paplitimas Lietuvoje ir Latvijoje.** Paprastojo europinio ešerio mtDNR D-kilpos regiono haplogrupių paplitimas Lietuvoje ir Latvijoje pateiktas 22 pav.



22 pav. *P. fluviatilis* mtDNR D-kilpos regiono haplogrupių paplitimas tirtuose Lietuvos ir Latvijos vandens telkiniuose: rombais pažymėtos imtys surinktos ankstesnio Sruoga *et al.* (2007b) tyrimo metu, o kvadratais pažymėtos imtys yra disertacinio darbo duomenys; skritulinės diagramos proporcingos individų skaičiui imtyje; BJ – Baltijos jūra; KM – Kuršių marios; RĮ – Rygos įlanka; ŠŽ – Šventės ežeras; BAB – Babytės ežeras; CIR – Cirīšu (ežeras); DRŪ – Drūkšiai (ežeras); KĀL – Kālezers (ežeras); MET – Metelys (ežeras); NEM – Nemunas (upė); NER – Neris (upė); PLA – Plateliai (ežeras).

Lietuvoje mažiausiai – tik dviejų haplogrupių atstovų – nustatyta Platelių ežero ešerių imtyje. Kadangi Platelių ežeras tyvuliuoja vakarų Lietuvoje, o

Baltijos jūros, Kuršių marių ir Nemuno žemupio ešerių imtyse nustatyta atitinkamai šešių, penkių ir septynių haplogrupių atstovų, tad tokie rezultatai rodo neatsitiktinai mažesnę Platelių ežero ešerių genetinę įvairovės mastą, palyginus su pajūrio bei pamario ešerių populiacijomis. Nors prielaida, kad Platelių ežero ešerių imties redukuotą genetinę įvairovę galėjo nulemti tai, kad tirtą imtį reprezentavo to paties ešerių guoto atstovai, neatmestina, tačiau pagrindiniai veiksniai, galėję įtakoti šio Žemaitijos nacionalinio parko teritorijoje plytinčio vieno didžiausių Lietuvos ežerų ešerių populiacijos palyginti mažą genetinę įvairovę – tai Platelių ežero istorinio formavimosi ypatybės, ežero aukštis virš jūros lygio, ribotas sąlytis su kitais didesniais vandens telkiniais, per kuriuos galėtų vykti ešerių migracija. Pietų ir rytų Lietuvos ešerių imtyse nustatytas šiek tiek mažesnis haplogrupių skaičius, lyginant su vakarų Lietuvos ešerių imtimis.

Latvijoje mažiausiai – dviejų haplogrupių atstovų – nustatyta Kālezers ežero ešerių imtyje, o daugiausiai, šešioms haplogrupėms priskiriamų atstovų – Rygos įlankos imtyje. Kaip ir vakarų Lietuvos atveju, vakarų Latviją reprezentuojančios ešerių imtys pasižymi didesne haplogrupių įvairove. Be to, čia dominuoja haplogrupės F atstovai, kuomet Latvijos pietryčiuose dominuoja haplogrupės B atstovai.

Apibendrinant, nustatyti ešerių haplogrupių pasiskirstymo ypatumai Lietuvos vakarinėje ir rytinėje dalyse bei Latvijos vakarinėje ir pietrytinėje dalyse. Didesnis haplogrupių skaičius aptinkamas Latvijos ir Lietuvos vakaruose.

5.3. Rezultatų aptarimas

Ungurių rūšinės priklausomybės nustatymas. Prieš kelis metus europinis upinis ungurys buvo įrašytas į CITES sąrašą (Maes & Volckaert 2007). Tai lėmė šios rūšies reikšmingus prekybos apribojimus bei kontrolę. Šiuo metu Europos Sąjungoje ungurių prekybos kontrolei užtikrinti naudojamos molekulinės technologijos (Keszka *et al.* 2009, Lago *et al.* 2012).

Nors kai kurių Europos šalių vandenyse be europinio upinio ungurio buvo aptikta kitų *Anguilla* spp. atstovų (Trautner 2006, Frankowski *et al.* 2009), tačiau remiantis ungurių žuvinimo statistika iki šiol yra teigiama, jog Lietuvos vandenyse gyvena tik europiniai upiniai unguriai. Todėl visi disertacinio darbo metu Lietuvoje ir Latvijoje pagauti unguriai buvo preliminariai priskirti *A. anguilla* rūšiai. Tuo tarpu, unguriai gauti iš 2009 metų rudenį Klaipėdos uoste sulaikytos 25 t ungurių siuntos buvo preliminariai priskirti *A. japonica* rūšiai, nes tiekėjo buvo deklaruojama, jog šie unguriai yra japoniniai upiniai unguriai. LR muitinės departamento atstovai kreipėsi į tuometinio VU Ekologijos instituto Molekulinės ekologijos laboratoriją su prašymu identifikuoti šių ungurių rūšį, nes anksčiau ungurių tiekėjo siuntose be deklaruojamos rūšies individų buvo rasta kitų *Anguilla* genties rūšių individų. Atsižvelgiant į Lietuvos Respublikos muitinės departamento prašymą operatyviai nustatyti *Anguilla* spp. individų rūšinę priklausomybę, buvo pritaikytas molekulinis metodas, paremtas Gamtos tyrimų centro Ekologijos instituto Molekulinės ekologijos laboratorijoje sukurtos Ang1 pradmenų poros panaudojimu. Metodo pasirinkimo priežastys: 1) dėl DNR sekvenavimo ne tik atliekama homologinių sekų analizė, bet ir kaupiama duomenų bazė, kuri vėliau gali būti panaudota, tiriant konkrečių rūšių populiacinę-genetinę struktūrą; 2) gauti rezultatai gali būti patikrinti kitų mokslinių grupių.

Gauti rezultatai vienareikšmiškai patvirtina, kad *A. anguilla*, *A. rostrata* ir *A. japonica* rūšių identifikacija, analizuojant mtDNR D-kilpos regiono 450-455 bp ilgio homologines sekas, buvo patikima. UPGMA dendrogramoje skirtingų *Anguilla* genties rūšių sekos patikimai grupavosi į atskirus klasterius (7 pav.). Kadangi atlikus tyrimą nustatyta, kad visi identifikuoti individai, kurie buvo gauti iš Klaipėdos teritorinės muitinės, buvo japoniniai upiniai unguriai ir jų sekos skyrėsi (žr. priede, 2 pav.), o naudota Ang1 pradmenų pora buvo skirta europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono sekoms amplifikuoti, akivaizdu, jog ši pradmenų pora taip pat tinkama *A. japonica* rūšies genetiniams tyrimams. Remiantis disertacinio darbo metu atliktais *Anguilla* genties rūšių mtDNR D-kilpos regiono tyrimais, galima teigti, jog šiuo metu *A.*

japonica ir *A. rostrata* rūšių, tiek tirtuose Lietuvos vidaus vandens telkiniuose, tiek Lietuvos teritoriniuose vandenyse nėra. Ištyrus 133 ungurių individus, pagautus Baltijos jūroje, Kuršių mariose bei Balsio, Dringio ir Siesarčio ežeruose, paaiškėjo, kad visi individai reprezentuoja *A. anguilla* rūšį. Šie duomenys patvirtina turimą informaciją, kad iki šiol Lietuvoje buvo įžuvinta tik *A. anguilla* rūšis. Kadangi ateityje tikėtinas kitų *Anguilla* genties rūšių importavimas, prekyba bei įžuvinimas ungurių jaunikliais, būtina šiuos procesus kontroliuoti.

Vis dėlto, DNR sekvenavimas ne visada yra optimalus metodas *A. anguilla* ir *A. japonica* individų identifikacijai. Pavyzdžiui, kuomet apsiribojama tik skirtingų *Anguilla* genties rūšių atskyrimu, vietoje DNR sekvenavimo racionaliau taikyti kitus metodus, aprašytus Lin *et al.* (2002), Itoi *et al.* (2005), Trautner (2006), Keszka *et al.* (2009). Be to, mūsų mokslinės grupės sukurtas ir pritaikytas metodas nėra tinkamas, norint identifikuoti *Anguilla* genties rūšių hibridus, nes mtDNR yra paveldima tik motinine linija (Hwang *et al.* 2004).

Reziumuojant: taikytas molekulinis metodas atitinka tarptautinius rūšies identifikavimo reikalavimus ir gali būti naudojamas kaip alternatyva kitiems metodams (Lee *et al.* 1997, Lin *et al.* 2002, Itoi *et al.* 2005, Trautner 2006).

***A. anguilla* DNR mikrosatelitų tyrimų rezultatų aptarimas.** Pirmoji publikacija (Sruoga *et al.* 2007a) apie europinio upinio ungurio genetinės įvairovės tyrimus Lietuvoje buvo paskelbta prieš kelis metus. Skirtingai nuo kitų tuo metu pasaulyje vykdytų europinio upinio ungurio populiacinės-genetinės struktūros tyrimų, šio darbo metu buvo bandoma nustatyti natūraliai į Lietuvą atplaukiančių ir introdukuotų Lietuvos ežeruose ungurių grupių genetinius ypatumus ir skirtumus. Publikuoti rezultatai vertintini kaip įvadiniai. Todėl disertacinio darbo metu vykdyti europinio upinio ungurio DNR mikrosatelitų tyrimai buvo Sruoga *et al.* (2007a) tyrimo tęsa.

Sruoga *et al.* (2007a) ištyrė 60 ungurių, pagautų Baltijos jūroje, Kuršių mariose bei Dringio ir Siesarčio ežeruose, naudojant penkis DNR

mikrosatelitinius žymenis, nustatė mažą ($F_{ST} = 0,0228$), bet statistiškai patikimą ($p = 0,0281$) genetinę diferenciaciją tarp visų tirtų ungurių imčių. Disertacinio darbo metu gauti rezultatai taip pat patvirtina mažą ir statistiškai patikimą genetinę diferenciaciją, tačiau gautos vertės yra mažesnės ($F_{ST} = 0,0087$; $p < 0,01$ pagal alelinę diferenciaciją). Didesnės F_{ST} vertės Sruoga *et al.* (2007a) darbe, lyginant su kitais ungurių DNR mikrosatelitų tyrimais (Daemen *et al.* 2001, Wirth & Bernatchez 2001, Dannewitz *et al.* 2005, Maes *et al.* 2006) aiškinamos santykinai mažu ištirtų ungurių skaičiumi ir/arba nepakankamai tiksliomis ungurių individų genotipų įvertinimo procedūromis. Disertacinio darbo metu gautos F_{ST} vertės, ištyrus 114 ungurių (15 lentelė), yra panašios į kitų tyrėjų gautas F_{ST} vertes. Disertacinio darbo metu nustatytos F_{IS} vertės buvo 0,2514-0,2626, o Sruoga *et al.* (2007a) tyrimo metu nustatytos F_{IS} vertės buvo 0,3046-0,3128. Vadinasi, šių tyrimų rezultatai skiriasi nežymiai ir patvirtina tas pačias tendencijas. Gautos F_{IS} vertės indikuoja, jog europinio upinio ungurio populiacijoje turėtų vykti heterozigotiškumo praradimas dėl neatsitiktinio kryžminimosi. Tokių F_{IS} verčių nustatymas taip pat gali būti aiškinamas europinio upinio ungurio gaudymo ypatumais, siekiant perkelti ungurių jaunikius auginimui į ežerus. Kitaip tariant, gaudant ungurių jaunikius, kurie plaukia susispietę į guotus, pagaunama daug giminingų individų. Sruoga *et al.* (2007a) tyrimo metu nustatyta, jog tarp Baltijos jūros ir Kuršių marių ungurių imčių nėra genetinės diferenciacijos, Dringio ir Siesarčio ežeruose aptinkama skirtinga ungurių genetinė įvairovė, o ATPL ir INTR ungurių grupės tarpusavyje pasižymi maža genetinė diferenciacija. Disertacinio darbo rezultatai patvirtina, jog unguriai, kurie yra aptinkami Baltijos jūroje, Kuršių mariose ir Rygos įlankoje, gali būti vertinami kaip viena ATPL ungurių grupė, o skirtinguose Lietuvos ežeruose gyvenantys unguriai pasižymi skirtinga genetinė įvairove. Siekiant įvertinti ungurių pasipildymo bangų, kurias sudaro kasmet natūraliai į Lietuvą ir Latviją atplaukiantys ungurių jaunikliai, genetinius skirtumus, reikia papildomų tyrimų. Kadangi Lietuvos ežeruose būdavo paleidžiami ungurių jaunikliai, pagaunami Anglijoje ir Prancūzijoje skirtingais metais, tad racionalu manyti, jog skirtingų atvežamų ir

išleidžiamų ungurių jaunikių partijų genotipai žymiai skyrėsi. Toks palaipsniui vykdomas vis naujų ungurių grupių introdukavimas į Lietuvos ežerus turėjo įtakoti Lietuvos ežerų ungurių genetinės įvairovės formavimąsi. Šią prielaidą patvirtina disertacinio darbo rezultatai, gauti nustačius patikimą genetinę diferenciaciją tarp Dringio ir Siesarčio ežerų ungurių imčių (15 lentelė, VI analizė).

Reziumuojant, disertacinio darbo metu atliktas ungurių DNR mikrosatelitų tyrimas pagrindinai buvo skirtas išsiaiškinti ATPL ir INTR ungurių grupių ypatybes ir skirtumus. Tenka konstatuoti, kad mikrosatelitiniai žymenys neatskleidė statistiškai patikimų genetinės įvairovės skirtumų tarp ATPL ir INTR ungurių grupių. Siekiant patikrinti panmiksijos hipotezę *A. anguilla* rūšyje, buvo nuspręsta naudoti mtDNR molekulinis žymenis.

***A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono tyrimų rezultatų aptarimas.**

Ištyrus 81 ungurį, iš viso Europoje buvo nustatyti 75 skirtingi mtDNR D-kilpos regiono haplotipai, priklausantys 30 haplogrupių (Lintas *et al.* 1998, Minegishi *et al.* 2005 bei nepublikuotas Murgia R., Tola G., Hirano J. ir Archer S. N. tyrimas). Iš šių 30 haplogrupių, septynių haplogrupių (C9, E1, F5, F12, G, H1 ir I2) atstovai nebuvo aptikti Lietuvoje ir Latvijoje. Disertacinio darbo metu buvo ištirti 148 unguriai. Nustatyti 107 skirtingi haplotipai, priklausantys 39 haplogrupėms. Apjungus disertacinio darbo ir ankstesnių tyrėjų duomenis, analizuoti 229 sekų duomenys. Gauti rezultatai yra dviprasmiški, nes vieni iš jų paremia panmiksijos hipotezę *A. anguilla* rūšyje, o kiti – neigia šią hipotezę. Pagrindiniai argumentai už šios rūšies panmiksiją: 1) nenustatyta patikima genetinė diferenciacija tarp įvairių lyginamų ungurių imčių; 2) atsitiktinis dažnesnių haplotipų, haplogrupių ir superhaplogrupių paplitimas tarp visų skirtingų geografinių regionų. Pagrindiniai argumentai prieš šios rūšies panmiksiją: 1) ungurių populiacinė-genetinė struktūra identifikuojama kaip genetinė mozaika; 2) fragmentuotai aptinkamos retos haplogrupės bei superhaplogrupės; 3) neatsitiktinis haplotipų, kurie yra artimi evoliuciškai,

paplitimas mikrogeografiniu mastu; 4) ŠJR ir VJR ungurių imčių genetinės įvairovės charakteristikų skirtumai, lyginant su kitomis ungurių imtimis.

Genetinė mozaika atsiradusi dėl šioje rūšyje egzistuojančių reproduktyviai izoliuotų grupių geriausiai atsispindi 10-11 pav. Nors daugelio haplogrupių atstovų paplitimas šiuo metu yra atsitiktinis, tačiau analizuojant haplotipų ir haplogrupių tinklus galima daryti prielaidą, kad praeityje kai kurių ungurių genetinės linijos formavosi dėl reproduktyvinės izoliacijos nuo kitų ungurių grupių neršto metu. Akcentuotinos D, E ir I2 haplogrupės. Visos šios haplogrupės pasižymi evoliuciškai artimais haplotipais (10 pav.), kurie buvo aptikti tik tam tikrose geografinėse lokacijose: 1) D haplogrupės atstovai (BJ3, BJ9, KM6 ir NL1 haplotipai) aptikti tik Baltijos jūros ir Šiaurės jūros regionuose; 2) E haplogrupės atstovai (BJ23, DK2 ir KM9 haplotipai) taip pat aptikti tik Baltijos jūros ir Šiaurės jūros regionuose; 3) I2 haplogrupės atstovai (D2 ir D6 haplotipai) aptikti tik Airijos ungurių imtyje. Deja, visas šias haplogrupes reprezentuoja mažas haplotipų skaičius, tad po detalesnių ungurių mtDNR D-kilpos regiono tyrimų gali paaiškėti, kad šioms haplogrupėms priklausantys haplotipai yra paplitę ir kituose tolimuose geografiniuose regionuose, pavyzdžiui Viduržemio jūros regione.

Retų haplogrupių bei superhaplogrupių nustatymas tik tam tikruose geografiniuose regionuose taip pat suponuoja mintį, kad europinis upinis ungurys negali būti visiškai panmiksiniis gyvūnas. Retų haplogrupių pavyzdžiai: 1) E1 ir G haplogrupės nustatytos tik Atlanto vandenyno regione; 2) C9, F12 ir H1 haplogrupės nustatytos tik Viduržemio jūros regione; 3) F5 haplogrupė nustatyta tik Šiaurės jūros regione; 4) A1, A2, C8, E3, F4 ir L1 haplogrupės nustatytos tik Lietuvos ir Latvijos teritoriniuose vandenyse. Nors visas šias haplogrupes atstovauja nedidelis haplotipų skaičius, tačiau jų pozicijos haplogrupių tinkle (11 pav.) yra unikalios. Pavyzdžiui, haplogrupė K reprezentuoja superhaplogrupę K. Pažymėtina, kad iš 14 ištirtų ungurių, kurie buvo pagauti Rygos įlankoje, net du haplotipai reprezentuoja dvi skirtingas haplogrupes (A1 ir L1, atitinkamai), kurios iki šiol niekur kitur nebuvo rastos.

Neatsitiktinis haplotipų, kurie yra artimi evoliuciškai, paplitimas mikogeografiniu mastu indikuoja, kad, beplaukiant į tam tikras lokacijas, tam tikrų stiklinių unguriukų grupių individai yra labiau genetiškai artimi, lyginant su tos pačios ar kitų stiklinių unguriukų grupėmis. Vadinas, toks reiškinys neigia idealų panmiksijos paradigmos modelį. Keli neatsitiktinio haplotipų, kurie yra artimi evoliuciškai, paplitimo mikogeografiniu mastu pavyzdžiai: 1) Baltijos jūros ungurių imtyje buvo nustatyti BJ7, BJ12 ir BJ13 haplotipai, kurie priklauso A haplogrupei; 2) Baltijos jūros ungurių imtyje buvo nustatyti BJ18, BJ26 ir BJ27 haplotipai, kurie priklauso F1 haplogrupei; 3) Kuršių marių ungurių imtyje buvo nustatyti KM8, KM11 ir KM14 haplotipai, kurie priklauso F8 haplogrupei (žr. priede, 4 lentelėje). Panašūs rezultatai buvo gauti ir ankstesnių tyrėjų. Pavyzdžiui, Lintas *et al.* (1998) Lesina lagūnos ungurių imtyje nustatė LS4 ir LS5 haplotipus, kurie priklauso F1 haplogrupei, o Reino upės ungurių imtyje nustatė NG2 ir NG3 haplotipus, kurie priklauso C4 haplogrupei. Tokie pavyzdžiai aiškiai parodo, jog konkrečioje lokacijoje surinktoje natūraliai atplaukiančių ungurių imtyje yra didelė tikimybė aptikti evoliuciškai artimus haplotipus. Disertacinio darbo duomenys taip pat paremia Kettle *et al.* (2010) hipotezę, jog kiekvieno ungurių neršto metu reprodukciniame procese dalyvauja skirtinga genetinė įvairovė pasižymintys individai. Be to, duomenys indikuoja, kad neršto metu dalyvaujantys moteriškos lyties individai pasižymi evoliuciškai artimais haplotipais.

ŠJR ir VJR ungurių imčių genetinės įvairovės charakteristikų skirtumai, lyginant su kitomis ungurių imtimis (20 lentelė) taip pat neigia idealų panmiksijos modelį. Akumuluotų ungurių D-kilpos sekų genetinės įvairovės tyrimų duomenų panaudojimas įgalino atskleisti neatsitiktinius ungurių, sugautų skirtinguose geografiniuose regionuose genetinės įvairovės parametrų skirtumus. Pažymėtina, kad ŠJR ungurių imtis pasižymėjo didesne, o VJR ungurių imtis, priešingai – mažesne, genetinė įvairovė, lyginant su kitomis ungurių imtimis.

Tarp introdukuotų į Lietuvos ežerus ungurių genetinės įvairovės ir Šiaurės jūroje bei Baltijos jūroje esančios ungurių genetinės įvairovės nėra

žymių skirtumų. Tačiau, nustatyti žymūs genetinės įvairovės skirtumai, kuriuos atspindi skirtingi haplotipai ir haplogrupės, ar net superhaplogrupės, tarp Lietuvos ežerų ungurių imčių.

Apibendrinant visus gautus duomenis galime teigti, jog pagal motininę liniją europinis upinis ungurys yra panmiksinė rūšis, tačiau daugėja įrodymų, kad ankstesniais rūšies evoliucionavimo etapais ši žuvis panmiksija nepasižymėjo.

A. *anguilla* mtDNR cyt b tyrimų rezultatų aptarimas. Ištyrus 119 ungurių, iš viso Europoje ir šiaurės Afrikoje buvo nustatyta 20 skirtingų mtDNR cyt *b* haplotipų, priklausančių 8 haplogrupėms (Aoyama & Tsukamoto 1997, Wolf *et al.* 2000, Aoyama *et al.* 2001, Daemen *et al.* 2001, Lin *et al.* 2001, Minegishi *et al.* 2005 ir GenBank duomenys (EF427617-EF427618, EU223996-EU223997, EU492326-EU492327)). Visų šių haplogrupių atstovų buvo aptikta Lietuvoje ir Latvijoje. Palyginus disertacinio darbo metu gautus mtDNR cyt *b* tyrimų duomenis su kituose Europos ir šiaurės Afrikos regionuose sugautų ungurių analogiškų tyrimų duomenimis nustatyta, kad dažniausiai aptinkami tie patys A ir B haplotipai, tačiau kituose Europos regionuose nustatyta mažesnė A ir B haplogrupių haplotipų įvairovė, lyginant su Lietuvoje ir Latvijoje gyvenančiais unguriais. Be to, kitose Europos šalyse aptikta didesnė C ir E haplogrupių haplotipų įvairovė. Pažymėtina, jog E2 ir E3 haplotipai, kurie priklauso haplogrupei E, rasti tik Airijoje. Disertacinio darbo metu buvo ištirti 82 unguriai. Nustatyta 14 skirtingų ir ankstesnių tyrimų metu neaptiktų haplotipų, priklausančių 7 haplogrupėms. Apjungus disertacinio darbo ir ankstesnių tyrėjų duomenis, analizuoti 201 sekos duomenys. Gauti rezultatai rodo, kad europinis upinis ungurys pasižymi genetinė mozaika. Skirtingai nuo šios rūšies mtDNR D-kilpos regiono tyrimų, kurių metu dauguma ungurių buvo geltonojo ungurio ar sidabrinio ungurio stadijų, didžioji dalis anksčiau tirtų ungurių individų buvo stiklinio unguriuko stadijos, pagauti jiems ką tik atplaukus į konkrečias Europos ir šiaurės Afrikos upes (Daemen *et al.* 2001). Šis faktas, matyt, ir lėmė statistiškai patikimos ($p < 0,05$) genetinės

diferenciacijos tarp kai kurių lyginamų ungurių imčių porų nustatymą. Pirmąkart nustatytos statistiškai patikimos Φ_{ST} vertės, kurios indikuoja nedidelę genetinę diferenciaciją tarp Šiaurės jūroje bei Baltijos jūroje pagautų ir Atlanto vandenyno regione pagautų ungurių, neigia idealų panmiksijos modelį, bet gali būti paaiškintos Hedgecock'o efektu, nes tyrimams panaudoti įvairaus amžiaus unguriai. Viduržemio jūros ir Šiaurės jūros regionuose gyvenantys unguriai atitinkamai pasižymi mažesne ir didesne genetinė įvairove, lyginant su unguriais, kurie gyvena kituose geografiniuose regionuose. Pažymėtina, kad gauti panašūs rezultatai, naudojant europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono žymenis ir tiriant kitus ungurių individus šiuose geografiniuose regionuose. VJR ir ŠJR ungurių imtys pasižymi ne tik kiekybiniais genetinės įvairovės parametrų verčių skirtumais, bet ir kokybiniais skirtumais. Pavyzdžiui, VJR ungurių imtyje nerasti haplogrupių D ir E atstovai, o Šiaurės jūros regioną reprezentuojančios ungurių imtys skiriasi nuo visų kitų geografinių regionų, kuriuos reprezentuoja konkrečios ungurių imtys, nes šiame regione nerasta haplogrupės B atstovų.

Statistiškai patikima ($p < 0,05$) genetinė diferenciacija tarp ATPL ir INTR ungurių grupių, naudojant cyt *b* tyrimų duomenis, nenustatyta. Tačiau Siesarčio ir Dringio ežeruose gyvenantys unguriai pasižymi genetinės įvairovės skirtumais, nes kiekviename iš jų aptikta skirtingų haplotipų. Analizuojant europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono ir cyt *b* tyrimų rezultatus išryškėja, jog dviejų skirtingų mtDNR genetinių žymenų panaudojimas leidžia atskleisti panašias genetinės įvairovės formavimosi tendencijas.

A. *anguilla* mtDNR genetinės linijos ir jų paplitimas Europoje.

Naudojant disertacinio darbo metu atlikto kombinuoto europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono ir cyt *b* 76 ungurių individų tyrimo duomenis buvo nuspręsta analizuoti skirtingų ungurių evoliucinių linijų, kurias reprezentuoja turimi mtDNR duomenys, ypatybes. Remiantis visais iki šiol atliktų europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono ir cyt *b* tyrimų rezultatais, gautais disertacinio darbo bei ankstesnių tyrimų metu (Aoyama &

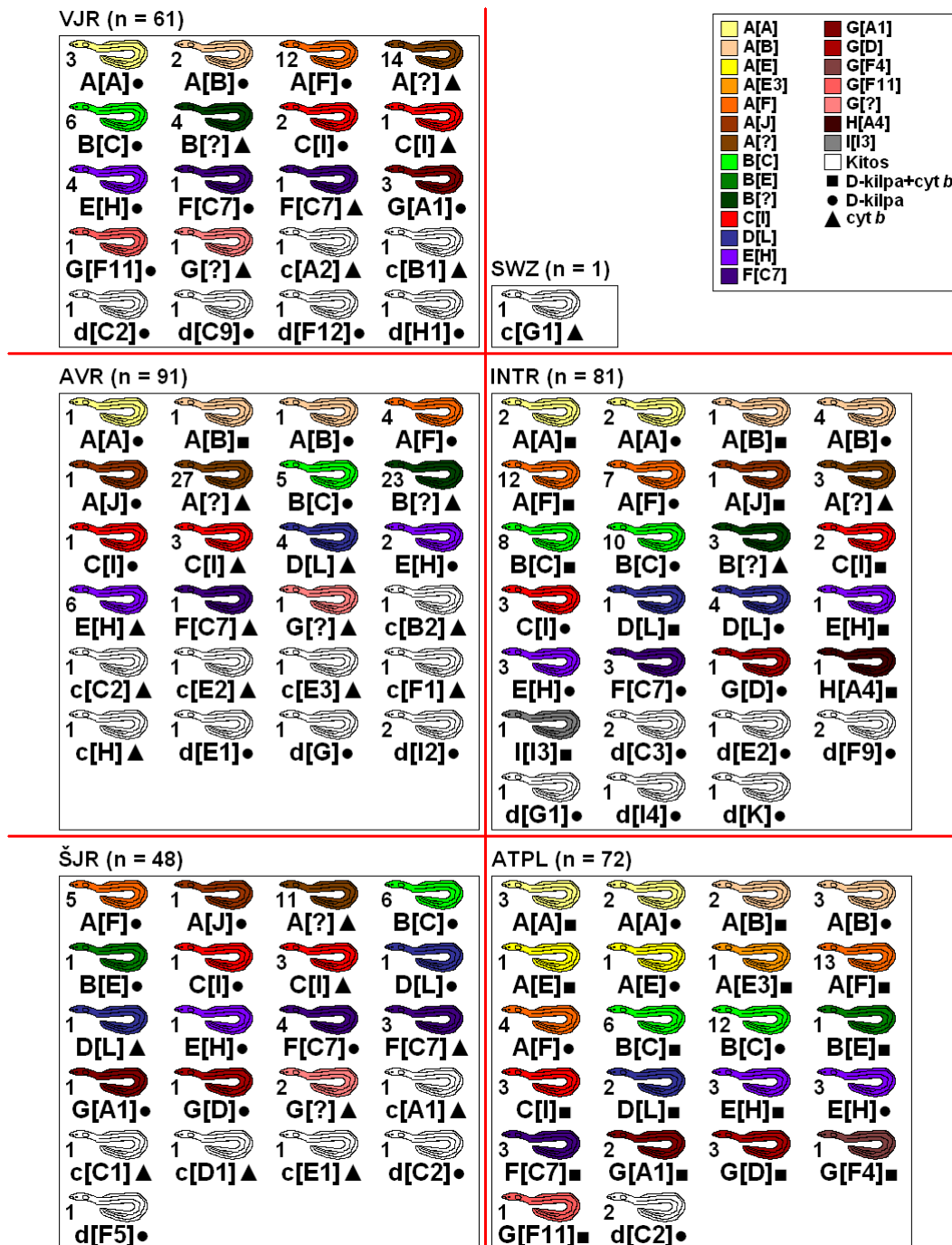
Tsukamoto 1997, Wolf *et al.* 2000, Aoyama *et al.* 2001, Daemen *et al.* 2001, Lin *et al.* 2001, Lintas *et al.* 1998, Minegishi *et al.* 2005 ir GenBank duomenys (EF427617-EF427618, EU223996-EU223997, EU492326-EU492327) bei nepublikuotas Murgia R., Tola G., Hirano J. ir Archer S. N. tyrimas), galime išskirti mažiausiai 45 pagrindines europinio upinio ungurio mtDNR genetines linijas, kurių charakteristikos yra pateiktos 31 lentelėje.

Iš šių 45 ungurių mtDNR genetinių linijų, 18 buvo išskirtos, atsižvelgiant į abiejų skirtingų mtDNR molekulinį žymenų rezultatus, 13 – atsižvelgiant tik į mtDNR cyt *b* rezultatus, o 14 – atsižvelgiant tik į mtDNR D-kilpos regiono rezultatus. Visos ungurių mtDNR genetinės linijos, kurios buvo išskirtos atsižvelgiant į abiejų skirtingų mtDNR molekulinį žymenų rezultatus, aiškiai reprezentuoja atskiras ungurių evoliucines linijas. Deja, kelių šių ungurių genetinių linijų neįmanoma identifikuoti, naudojantis vien tik europinio upinio ungurio mtDNR cyt *b* tyrimais, nes labiausiai išplitusios cyt *b* A, B ir G haplogrūpės aptinkamos unguriuose, kurie reprezentuoja įvairias *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono haplogrūpes. Ateityje taip pat būtų prasminga ištirti ungurius, reprezentuojančius atskiras ungurių evoliucines linijas pagal mtDNR, skirtingais molekuliniiais žymenimis, pavyzdžiui DNR mikrosatelitiniais žymenimis.

Išskyrus 45 ungurių mtDNR genetines linijas bei panaudojus 354 ungurių duomenis gauta reprezentatyvi ungurių imtis, kuri buvo analizuota siekiant išsiaiškinti šių ungurių evoliucinių linijų paplitimo dideliuose geografiniuose regionuose tendencijas (23 pav.), kurios yra svarbios nagrinėjant panmiksijos hipotezės *A. anguilla* rūšyje klausimą.

31 lentelė. *A. anguilla* mtDNR genetinės linijos, išskirtos remiantis atliktų mtDNR D-kilpos regiono ir *cyt b* tyrimų duomenimis (disertacinio darbo duomenys, ankstesnių tyrimų duomenys (Aoyama & Tsukamoto 1997, Wolf *et al.* 2000, Aoyama *et al.* 2001, Daemen *et al.* 2001, Lin *et al.* 2001, Lintas *et al.* 1998, Minegishi *et al.* 2005 ir GenBank duomenys (EF427617-EF427618, EU223996-EU223997, EU492326-EU492327) bei nepublikuoti Murgia R., Tola G., Hirano J. ir Archer S. N. tyrimo duomenys)).

Nr.	Genetinė linija	D-kilpos regionas		cyt b	
		Haplogrupės	Šaka	Haplotipai	Haplogrupė
1	A[A]	A, A3	A-B-D	A, A7	A
2	A[B]	B	A-B-D	A	A
3	A[E]	E	E	A	A
4	A[E3]	E3	E	A	A
5	A[F]	F, F1, F2, F3, F6, F7, F8, F10	F	A, A3, A4, A5, A6, A8	A
6	A[J]	J	I-J-K-L	A	A
7	B[C]	C, C1, C4, C5, C6	C	B, B2, B3, B4, B5	B
8	B[E]	E	E	B	B
9	C[I]	I, I1	I-J-K-L	C, C3	C
10	D[L]	L, L1	I-J-K-L	D	D
11	E[H]	H	G-H	E	E
12	F[C7]	C7, C8	C	F, F2	F
13	G[A1]	A1	A-B-D	G	G
14	G[D]	D	A-B-D	G	G
15	G[F4]	F4	F	G	G
16	G[F11]	F11	F	G	G
17	H[A4]	A4	A-B-D	H1	H
18	I[I3]	I3	I-J-K-L	I	I
19	c[A1]	-	-	A1	A
20	c[A2]	-	-	A2	A
21	c[B1]	-	-	B1	B
22	c[B2]	-	-	B2	B
23	c[C1]	-	-	C1	C
24	c[C2]	-	-	C2	C
25	c[D1]	-	-	D1	D
26	c[E1]	-	-	E1	E
27	c[E2]	-	-	E2	E
28	c[E3]	-	-	E3	E
29	c[F1]	-	-	F1	F
30	c[G1]	-	-	G1	G
31	c[H]	-	-	H	H
32	d[C2]	C2	C	-	-
33	d[C3]	C3	C	-	-
34	d[C9]	C9	C	-	-
35	d[E1]	E1	E	-	-
36	d[E2]	E2	E	-	-
37	d[F5]	F5	F	-	-
38	d[F9]	F9	F	-	-
39	d[F12]	F12	F	-	-
40	d[G]	G	G-H	-	-
41	d[G1]	G1	G-H	-	-
42	d[H1]	H1	G-H	-	-
43	d[I2]	I2	I-J-K-L	-	-
44	d[I4]	I4	I-J-K-L	-	-
45	d[K]	K	I-J-K-L	-	-



23 pav. *A. anguilla* mtDNR genetinių linijų paplitimas įvairiose ungurių imtyse: panaudoti visi turimi *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono ir cyt *b* tyrimų duomenys (disertacinio darbo duomenys, ankstesnių tyrimų duomenys (Aoyama & Tsukamoto 1997, Wolf *et al.* 2000, Aoyama *et al.* 2001, Daemen *et al.* 2001, Lin *et al.* 2001, Lintas *et al.* 1998, Minegishi *et al.* 2005 ir GenBank duomenys (EF427617-EF427618, EU223996-EU223997, EU492326-EU492327) bei nepublikuoti Murgia R., Tola G., Hirano J. ir Archer S. N. tyrimo duomenys)); numeriai šalia ungurių parodo ungurių mtDNR genetinės linijos atstovų skaičių; SWZ – Šveicarija; AVR – Atlanto vandenyno regionas; ŠJR – Šiaurės jūros regionas; VJR – Viduržemio jūros regionas; ATPL – natūraliai į Lietuvą ir Latviją atplaukiantys unguriai; INTR – introdukuoti į Lietuvos ežerus unguriai.

Gauti rezultatai parodo, kad tirtose ungurių imtyse dažniau nustatomos ungurių evoliucinės linijos aptinkamos neatsitiktinai. Pavyzdžiui, ŠJR imtyje F[C7] ungurių mtDNR genetinę liniją reprezentuoja keturios ir trys europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono ir cyt *b* sekos, atitinkamai. Turimi rezultatai taip pat indikuoja, kad europinio upinio ungurio populiacijoje gali egzistuoti lokalsios ungurių grupės, nes AVR, ŠJR, VJR, ATPL ir INTR ungurių imtyse aptiktos devynios (c[B2], c[C2], c[E2], c[E3], c[F1], c[H], d[E1], d[G] ir d[I2]), penkios (c[A1], c[C1], c[D1], c[E1] ir d[F5]), penkios (c[A2], c[B1], d[C9], d[F12] ir d[H1]), trys (A[E], A[E3] ir G[F4]) ir aštuonios (H[A4], I[I3], d[C3], d[E2], d[F9], d[G1], d[I4] ir d[K]) ungurių mtDNR genetinės linijos, kurios buvo rastos tik konkrečiose ungurių imtyse, atitinkamai. Be to, VJR imtyje iki šiol nebuvo nustatytos D[L] ir G[D] ungurių evoliucinės linijos. Pažymėtina, kad G[D] ungurių genetinės linijos atstovai aptikti tik ŠJR, ATPL ir INTR ungurių imtyse, kas rodo galimybę, kad ši evoliucinė ungurių linija neatsitiktinai aptinkama Europos šiaurėje. Kita vertus, penkios dažniau aptinkamos ungurių evoliucinės linijos (A[F], B[C], C[I], E[H] ir F[C7]) buvo aptiktos visuose dideliuose geografiniuose regionuose, o kai kurios ungurių mtDNR genetinės linijos buvo aptiktos, tiek VJR, tiek kitose ungurių imtyse. Tokie rezultatai paremia panmiksijos hipotezę *A. anguilla* rūšyje.

Reziumuojant, disertacinio darbo duomenys patvirtina tai, kas šiuo metu yra žinoma apie europinio upinio ungurio populiacinę-genetinę struktūrą: globaliu lygmeniu ši rūšis yra panmiksinė, tačiau ji pasižymi genetinė mozaika, kurios atsiradimo priežastys yra diskutuotinos (Kettle *et al.* 2010, Andrello *et al.* 2011).

A. *anguilla* rūšies genetinė mozaika. Kadangi iki šiol pasaulyje per mažai dėmesio buvo skiriama europinio upinio ungurio vidurūšinės evoliucijos tyrimams, tad pagrindinė genetinės mozaikos atsiradimo šios rūšies populiacijoje priežastis likdavo neišaiškinta. Detalesni disertacinio darbo metu atlikti europinio upinio ungurio vidurūšinės evoliucijos tyrimai atskleidė, kad

pagrindinė genetinės mozaikos atsiradimo ungurio populiacijoje priežastis – skirtingų ungurių evoliucinių linijų egzistavimas. Tokia informacija ne tik yra aktuali, siekiant išsiaiškinti dabar esančios ungurio populiacinės-genetinės struktūros ypatybes, bet ir padidina mūsų žinias ir supratimą apie istorinę ungurio populiacinę-genetinę struktūrą. Skirtingų ungurių evoliucinių linijų, kurias reprezentuoja skirtingos europinio upinio ungurio mtDNR genetinės linijos, nustatymo faktas indikuoja, kad anksčiau šioje rūšyje buvo reproduktyviai izoliuotų ungurių grupių, kurių daugelio kartų atstovai sinchroniškai sugrįždavo neršti savo tėvų nerštavietėse. Kitaip tariant, ankstesniais rūšies evoliucijos etapais europinis upinis ungurys nebuvo panmiksinė rūšis. Gauti duomenys suponuoja, kad pagrindinė priežastis, dėl kurios nustatoma genetinė mozaika europinio upinio ungurio rūšyje, negali būti paaiškinta genetinio nevienalytiškumo, chaotiško genetinio nevienodumo ir/ar Hedgecock'o efekto sąvokomis (Selkoe *et al.* 2010, Hedgecock & Pudovkin 2011, Pujolar *et al.* 2011a).

A. *anguilla* rūšies populiacinės-genetinės struktūros formavimąsi įtakoje veiksniai. Galime išskirti dvi galimas priežastis, dėl kurių šiuo metu yra priimta manyti, kad europinis upinis ungurys yra panmiksinė rūšis: 1) ungurių nerštaviečių bei maitinimosi vietų geografinės lokacijos pokyčiai, įtakoti ledynmečio; 2) ižuvinimas, galėjęs kardinaliai paveikti ungurių skaitlingumą ar net migracinę elgseną.

Šiuo metu yra žinoma, kad ledynmetis turėjo reikšmingos įtakos ne tik gėlavandenių, bet ir jūrinių žuvų populiacinės-genetinės struktūros formavimuisi (Wilson 2006). Nustatyta, kad Europinio upinio ungurio rūšies paplitimas praeityje buvo visiškai kitoks, lyginant su dabartiniu šios rūšies paplitimu Europoje: per paskutinį ledynmetį europinio upinio ungurio populiacija buvo aptinkama tik pietų Europoje, Žirondos estuarijos baseine (Kettle *et al.* 2008). Visa tai indikuoja, kad šie istoriniai gamtiniai procesai turėjo reikšmingos įtakos europinio upinio ungurio populiacinės-genetinės struktūros formavimuisi. Kita vertus, ungurių nerštas vyksta Sargaso jūroje, tad

neaišku, kaip dėl ledynmečio įtakos atsiradę žymūs ungurių išplitimo pokyčiai kontinente įtakuoja skirtingų ungurių evoliucinių linijų nerštą Sargaso jūroje.

Lyginant su ledynmečio įtaka europinio upinio ungurio populiacijai, šios rūšies žuvinimo veikla yra trumpalaikis procesas: ši veikla prasidėjo 1908 metais (Dekker 2004). Nors vienas iš CITES siekių yra europinio upinio ungurio žuvinimo veiklos naudos ar žalos nustatymas ir įvertinimas (Maes & Volckaert 2007), tačiau šiuo metu tokių tyrimų trūksta. Todėl vis dar nežinoma, ar žuvininti individai gali dalyvauti neršto procese Sargaso jūroje, nes yra duomenų, kurie indikuoja, kad dėl ungurių translokacijų lytiškai subrendę individai nesugeba identifikuoti plaukimo krypties nerštavietės link (Westin 2003). Be to, iki šiol tik Palm *et al.* (2009) darbe buvo atsižvelgta į europinių upinių ungurių žuvinimo niuansų įtaką genetinių tyrimų rezultatams. Taigi, iki šiol nebuvo bandoma įvertinti europinio upinio ungurio žuvinimo veiklos įtakos šios rūšies populiacinės-genetinės struktūros formavimuisi praeityje, prieš kelis dešimtmečius, ar mūsų laikais, išskyrus bandymus įvertinti introdukuotų ir natūraliai atplaukusių ungurių grupių genetinius skirtumus, naudojant įvairius genetinius žymenis (Sruoga *et al.* 2007a). Disertacinio darbo metu šiam tikslui pasiekti panaudoti įvairūs mikrosatelitinės DNR ir mtDNR žymenys. Atlikti ATPL ir INTR ungurių grupių tyrimai rodo, kad šios ungurių grupės pasižymi genetinės įvairovės skirtumais, tačiau šie skirtumai yra statistiškai nereikšmingi. Šių ungurių grupių genetinės įvairovės charakteristikų palyginimas, naudojant mtDNR žymenis (32 lentelė), indikuoja, kad pasirinkę europinio upinio ungurio mtDNR cyt *b* žymenį turime didesnę galimybę tarp tiriamų ungurių grupių nustatyti reikšmingus genetinius skirtumus.

32 lentelė. Apskaičiuotos *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono ir cyt *b*, haplotipų įvairovės parametro (h), nukleotidų pakaitų vidurkio koeficiento (K), polimorfinių saitų skaičiaus (S) ir nukleotidų įvairovės parametro (π) vertės bei bendras haplotipų ir haplogrupių skaičius ATPL ir INTR ungurių imtyse.

Regionas	Imtys	Haplotipai / Haplogrupės	h	K	S	π
D-kilpa	ATPL (n = 72)	62 / 28	0,99257	12,19992	89	0,02369
	INTR (n = 75)	68 / 30	0,99712	12,77045	98	0,02453
	iš viso (n = 147)	122 / 40	0,99506	12,4569	122	0,02406
cyt <i>b</i>	ATPL (n = 45)	16 / 7	0,86162	1,77273	14	0,00452
	INTR (n = 36)	12 / 7	0,72698	1,4127	13	0,00346
	iš viso (n = 81)	22 / 9	0,80957	1,6216	20	0,00407

• – šio parametro verčių skaičiavimai atlikti neatsižvelgiant į sekose esančias delecijas; ATPL – natūraliai į Lietuvą ir Latviją atplaukiantys unguriai; INTR – introdukuoti į Lietuvos ežerus unguriai.

Apibendrinant galima konstatuoti, kad disertacinio darbo metu tarp ATPL ir INTR ungurių grupių nustatyti genetinės įvairovės skirtumai buvo nedideli bei statistiškai nereikšmingi. Todėl vertėtų tęsti ungurių genetinės įvairovės tyrimus, orientuotus į siekį sukaupti duomenis, įrodančius, kad intensyvi antropogeninė veikla, susijusi su dešimtmečius trunkančia stiklinių ungurių išuvinimo politika Europoje bei intensyvi suaugusių ungurių žvejyba turi (arba neturi) lemiamos įtakos rūšies skaitlingumo mažėjimui, migracinės elgsenos pokyčiams bei diferencijuotos genetinės struktūros praradimui.

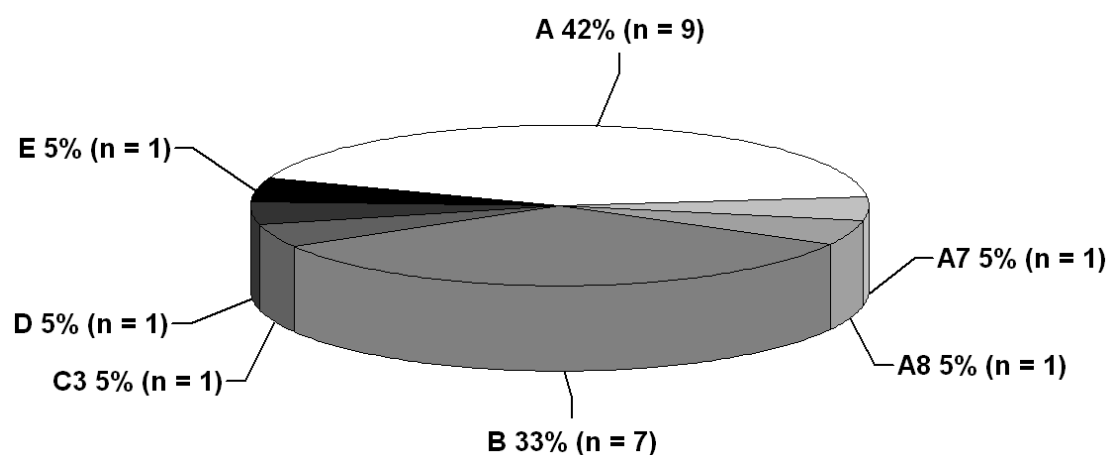
Reproduktyviai izoliuotos *A. anguilla* individų grupės. Aptarus genetinės mozaikos atsiradimo priežastis europinio upinio ungurio populiacijoje, dar šiek tiek plačiau reikėtų pakalbėti apie šiuo metu šioje rūšyje aptinkamas reproduktyviai izoliuotas ungurių grupes. Sudėtingas ungurių gyvenimo ciklas ir neprognozuojami vandenyno veiksniai yra pakankamos sąlygos, kad šioje rūšyje atsirastų reproduktyviai izoliuotos erdvėje ir/ar laike ungurių grupės. Tai patvirtina ir naujausias Andrello *et al.* (2011) demografinis-genetinis modelis. Todėl vien tik reproduktyviai izoliuotų ungurių grupių nustatymas šioje rūšyje dar nėra pakankamas argumentas, norint paneigti panmiksijos hipotezę šioje rūšyje. Kokio argumento užtektų? Jei būtų įrodyta, kad *A. anguilla* rūšyje egzistuoja lokalios populiacijos, t. y. reproduktyviai izoliuotos ungurių grupės, kurių daugelio kartų atstovai sugeba sugrįžti į jų tėvų nerštavietes, tuomet panmiksijos hipotezė šioje rūšyje turėtų

būti atmesta. Nors iki šiol lokalių ungurių populiacijų nenustatyta, bet apie jas diskutuojama (Kettle & Haines 2006, Maes & Volckaert 2007). Disertacinio darbo duomenys neleidžia atmesti panmiksijos hipotezės *A. anguilla* rūšyje, bet taip pat indikuoja, kad anksčiau lokalsios ungurių populiacijos egzistavo. Todėl iškyla klausimas: jeigu anksčiau europinis upinis ungurys pasižymėjo lokaliomis ungurių populiacijomis, tuomet kodėl dabar jų turėtų nebūti? Deja, vienareikšmiškai atsakyti į šį klausimą yra sunku. Kadangi kai kurios retos ungurių mtDNR genetinės linijos buvo aptiktos tik tam tikruose geografiniuose regionuose, tad galima įtarti, kad *A. anguilla* rūšyje, kurioje daugelio individų grupių nerštas vyksta kaip panmiksiniame populiacijoje, vis dar pasitaiko lokalių ungurių populiacijų. Įdomiausias pavyzdys iki šiol buvo G[D] ungurių mtDNR genetinė linija, nes jos penki atstovai buvo nustatyti tik Šiaurės ir Baltijos jūrų regionuose. Nors vienas ungurys, kurio mtDNR pasižymėjo haplotipu BJ9, buvo pagautas Balsio ežere, tačiau šis faktas nepaneigia galimybės, kad G[D] ungurių mtDNR genetinė linija yra dažnesnė šiaurės Europoje. Kita vertus, visos šios retos ungurių mtDNR genetinės linijos reprezentuojamos labai mažo jų atstovų skaičiaus, o šios rūšies genetinė įvairovė yra didelė, tad atlikus daugiau tokio pobūdžio tyrimų gali paaiškėti, kad disertaciniame darbe aptiktos retos ungurių evoliucinės linijos atstovai gali būti aptinkami taip pat ir kituose geografiniuose regionuose.

Netiesioginis panmiksijos hipotezės *A. anguilla* rūšyje tikrinimas. Populiacinių genetinių tyrimų, kurių tikslas patvirtinti ar atmesti panmiksijos hipotezę *A. anguilla* rūšyje, rezultatų interpretavimą apsunkina informacijos apie šios žuvies nerštą jos nerštavietėje ar nerštavietėse erdvėje ir laike, trūkumas. Teoriškai, jeigu egzistuoja lokalsios ungurių populiacijos, tuomet tikėtina, kad šių populiacijų atstovai turėtų pasižymėti skirtinga elgsena, lyginant su kitomis ungurių grupėmis. Vadinasi, tokiu atveju, šių ungurių elgsena, pavyzdžiui migracijos laikas, turėtų būti nulemta genetinių veiksnių. Kadangi šiuo metu yra nežinoma, kaip vyksta ungurių natūralus nerštas jų nerštavietėje, bet manoma, kad tai vyksta kolektyviai (Van Ginneken & Maes

2005), bei žinoma, kad ungurių migracijos iš kontinento vandens telkinių yra kolektyvios, tad buvo nuspręsta pirmą kartą panagrinėti kokia genetinė įvairovė pasižymi vieną tuntą sudarantys migruojantys unguriai. Šio disertacinio darbo metu buvo gauta ir ištirta, naudojant mtDNR cyt *b* žymenį, ungurių imtis, kuri buvo pagauta per vienos dienos laikotarpį, unguriams migruojant iš Siesarčio ežero (24 pav.). Tuomet buvo iškelta ir tikrinta hipotezė: jeigu europinis upinis ungurys yra nepanmiksini rūšis, o tirtų ungurių mtDNR atspindi skirtingas genetines linijas, kurių atstovai pasižymi skirtinga migracine elgsena, t. y. migruoja skirtingu metu, tuomet vieno tunto unguriai turėtų būti labiau panašūs genetiškai tarpusavyje, nei tuo atveju, kai ungurių migracija iš vandens telkinio yra nulemta aplinkos veiksnių.

Gauti tyrimo rezultatai (24 pav.) patvirtino, kad ungurių tuntų migracija iš ežerų daugiau priklauso nuo aplinkos sąlygų, o ne nuo genetinių faktorių.



24 pav. Procentinė *A. anguilla* mtDNR cyt *b* haplotipų sudėtis iš Siesarčio ežero 2010. 05. 03. migravusių ungurių imtyje.

Apibendrinant, galima teigti, jog europinis upinis ungurys tebėra „slidus“ tyrimo objektas (Avis 2011). Nors disertacinio darbo duomenys leidžia atsakyti į kai kuriuos anksčiau neatsakytus klausimus apie europinio upinio ungurio populiacinę-genetinę struktūrą ir jos formavimąsi, tačiau iškelia ir naujų klausimų. Pavyzdžiui: ar yra, ir, jei yra, tuomet koks yra ryšys tarp nustatytų ungurių mtDNR genetinių linijų, kurios reprezentuoja skirtingas ungurių evoliucines linijas, ir šių genetinių linijų atstovų elgsenos? Akivaizdu,

kad iki šiol ungurių populiacinėje genetikoje per mažai dėmesio buvo skirta ungurių mtDNR genomo tyrimams. Ateityje reikia atlikti daugiau europinio upinio ungurio vidurūšinės evoliucijos tyrimų, naudojant mtDNR žymenis.

Drūkšių ežero ešerių populiacijos ypatybės. Apibendrinti Drūkšių ežero ichtiofaunos tyrimų rezultatai prieš pradedant eksploatuoti IAE elektrinę ir jai dirbant įvairiais galingumais, kurie turėjo įtakos aušintuvo ekosistemos ekologiniams procesams, parodė gana ženklius žuvų rūšinės įvairovės ir bendrijų struktūros pokyčius, kuriuos pagrindinai sąlygojo terminis režimas ir intensyvi antropogeninė eutrofizacija (Kesminas & Olechnovičienė 2008). Nors antropogeninio poveikio įtaka Drūkšių ežero ichtiofaunai buvo akivaizdi, tačiau iki šiol per mažai dėmesio buvo skiriama šio ežero žuvų rūšių populiacinės-genetinės struktūros tyrimams. Todėl siekiant įvertinti žmogaus ūkinės veiklos, susijusios su atominės energetikos vystymu, galimą poveikį verslinių žuvų rūšių populiacinės-genetinės struktūros formavimuisi, disertacinio darbo metu buvo inicijuoti ešerių, kaip patogios modelinės rūšies, natūraliai paplitusios Europos vandenyse, variabilaus mtDNR D-kilpos regiono genetinės įvairovės tyrimai Drūkšių ežero ir kituose Lietuvos ir Latvijos vidaus vandens telkiniuose. Atliktų tyrimų rezultatai rodo, jog Drūkšių ežero ešerių populiacija statistiškai patikimai ($p < 0,05$) skiriasi nuo visų kitų disertacinio darbo ir Sruoga *et al.* (2007b) tyrimo metu tirtų Lietuvos ir Latvijos ešerių populiacijų (28 lentelė; priedas, 6 pav.). Be to, Drūkšių ežero imtyje aptikti B5, B6, B7 ir C5 haplotipai, kurie iki šiol nebuvo aptikti kitose Eurazijos lokacijose (20 pav.). Mažiausia genetinė diferenciacija nustatyta tarp NER ir DRŪ ešerių imčių ($\Phi_{ST} = 0,03041$, $p < 0,01$), o didžiausia – tarp MET ir DRŪ ešerių imčių ($\Phi_{ST} = 0,38966$, $p < 0,001$). Tai rodo, kad genetinės diferenciacijos intensyvumo mastas tarp Drūkšių ežero ir kitų Lietuvos ešerių populiacijų labiausiai priklauso nuo geografinių atstumų tarp ešerių imčių. Kadangi tarp Rygos įlankos bei Babytės ežero ir Drūkšių ežero ešerių populiacijų yra santykinai dideli geografiniai atstumai, bet gautos Φ_{ST} vertės yra gerokai mažesnės, nei Φ_{ST} vertės, kurios buvo gautos palyginus Drūkšių

ežero ešerių populiaciją su santykinai arti šio ežero esančiomis Cīršu ir Kālezers ezeru ešerių populiacijomis, tad galima įtarti, kad tarp rytų Lietuvos ir pietryčių Latvijos ešerių populiacijų yra genetinis trūkis. Siekiant išsiaiškinti aptikto genetinio trūkio dydį ir kilmę, reikėtų ištirti daugiau rytų Lietuvos, ypač Drūkšių ežero baseino, ešerių populiacijų. Po tokių tyrimų taip pat paaiškėtų, ar Drūkšių ežero ešerių populiacija skiriasi nuo kitų geografiškai artimų rytų Lietuvos ešerių populiacijų. Jeigu būtų nustatytas genetinis trūkis tarp Drūkšių ežero ešerių populiacijos ir kitų rytų Lietuvoje tarpstančių ešerių populiacijų, tuomet atsirastų rimtesnis pagrindas kalbėti apie galimą ūkinės veiklos poveikį Drūkšių ežero ešerių populiacijai, nes genetiniai trūkiai gali atsirasti dėl antropogeninių barjerų (Storfer *et al.* 2010). Tuo tarpu, šiuo metu turimi disertacinio darbo duomenys rodo, kad Drūkšių ežero ešerių populiacijos genetinių skirtumų nuo kitų Lietuvos ešerių populiacijų atsiradimui labiausiai turėjo įtakos istoriniai gamtiniai procesai, vykę ledynmečio metu.

Ešerių populiacijų genetinės diferenciacijos ypatybės Lietuvoje ir Latvijoje. Atsižvelgiant į disertacinio darbo ir Sruoga *et al.* (2007b) tyrimo metu tirtų ešerių populiacijų geografinę padėtį, visas tirtas ešerių imtis galime sugrupuoti į šešis mikrogeografinius regionus: 1) vakarų Lietuva (reprezentuojama BJ, KM, NEM ir PLA ešerių imčių); 2) pietų Lietuva (reprezentuojama MET ešerių imties); 3) rytų Lietuva (reprezentuojama DRŪ ir NER ešerių imčių); 4) vakarų Latvija (reprezentuojama RĪ ir BAB ešerių imčių); 5) rytų Latvija (reprezentuojama KĀL ešerių imties); 6) pietryčių Latvija (reprezentuojama ŠŽ ir CIR ešerių imčių). Šių mikrogeografinių regionų tarpusavio ryšiai, išreikšti nustatyta mažiausia ir didžiausia genetinė diferenciacija tarp šių mikrogeografinių regionų atskirų imčių, atspindi 25 pav.

MIN – Mažiausia Φ_{ST} vertė

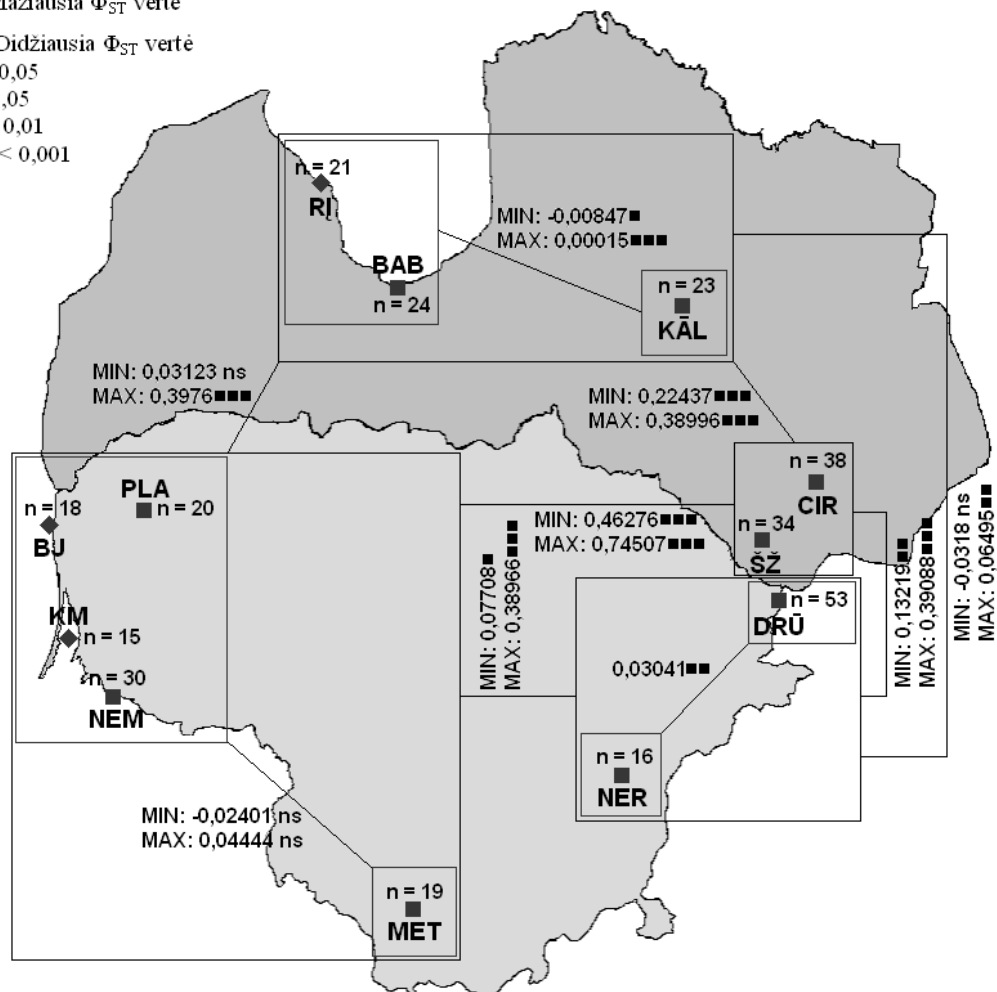
MAX – Didžiausia Φ_{ST} vertė

ns – $p > 0,05$

■ – $p < 0,05$

■ ■ – $p < 0,01$

■ ■ ■ – $p < 0,001$



25 pav. Genetinė diferenciacija tarp Lietuvos ir Latvijos mikrojeografinių regionų: rombais pažymėtos imtys surinktos ankstesnio Sruoga *et al.* 2007b tyrimo metu, o kvadratais pažymėtos imtys yra disertacinio darbo duomenys; BJ – Baltijos jūra; KM – Kuršių marios; RĪ – Rygos įlanka; ŠŽ – Šventės ežeras; BAB – Babytės ežeras; CIR – Cirišu (ežeras); DRŪ – Drūkšiai (ežeras); KĀL – Kālezers (ežeras); MET – Metelis (ežeras); NEM – Nemunas (upė); NER – Neris (upė); PLA – Plateliai (ežeras).

Nors vakarų Lietuvos ir pietų Lietuvos ešerių populiacijų kontaktai yra gana apriboti ir pagrindinai gali vykti tik per Nemuną, tačiau tarp šias populiacijas reprezentuojančių ešerių imčių nenustatyta statistiškai patikima genetinė diferenciacija indikuoja, kad anksčiau vakarų ir pietų Lietuvos ešerių populiacijos pasižymėjo panašia genetinė įvairove. Kitaip tariant, vakarų ir pietų Lietuvos ešerių populiacijas galimai siejo intensyvi individų migracija, neribojama geografinių kliūčių. Panaši situacija galėjo būti ir su vakarų ir rytų Latvijos ešerių populiacijomis, nes tarp šiuos mikrojeografinius regionus

reprezentuojančių ešerių imčių nustatyta statistiškai patikima, bet itin maža genetinė diferenciacija. Kadangi tarp vakarų ir pietų Lietuvos bei vakarų ir rytų Latvijos ešerių populiacijų kai kurie poriniai imčių palyginimai atskleidė genetinės diferenciacijos nebuvimą, o kiti, priešingai, žymi intensyvią ir statistiškai patikimą ($p < 0,05$) genetinę diferenciaciją (28 lentelė), tad paaiškėjo, jog ne tarp visų vakarų ir pietų Lietuvos bei vakarų ir rytų Latvijos ešerių populiacijų vyko, ar tebevyksta, genų srautas. Taigi, tarp RĮ ir BAB ešerių imčių bei BJ, KM ir NEM ešerių imčių visuose poriniuose palyginimuose statistiškai patikima genetinė diferenciacija nebuvo nustatyta ir tai rodo anksčiau vykusį ar šiuo metu tebevykstantį genų srautą tarp Lietuvos ir Latvijos ešerių populiacijų. Tuo tarpu, tarp KĀL ešerių imties bei BJ, KM, NEM, MET ir PLA ešerių imčių visuose poriniuose palyginimuose buvo nustatyta statistiškai patikima ($p < 0,05$) genetinė diferenciacija. Tai rodo, kad vakarų ir pietų Lietuvos bei rytų Latvijos ešerių populiacijos yra reproduktyviai izoliuotos. Intensyviausia genetinė diferenciacija ($\Phi_{ST} = 0,3976$, $p < 0,001$) nustatyta tarp KĀL ir PLA ešerių imčių bei nustatyta genetinė diferenciacija ($\Phi_{ST} = 0,31626$, $p < 0,01$) tarp BAB ir PLA ešerių imčių indikuoja, kad šių ežerų ešerių populiacijos taip pat yra reproduktyviai izoliuotos viena nuo kitos. Įdomu, kad tarp RĮ ir PLA ešerių imčių buvo nustatyta statistiškai nepatikima genetinė diferenciacija.

Rytų Lietuvos mikrogeografiniame regione esančios Drūkšių ežero ir Neries upės ešerių populiacijos yra genetiškai diferencijuotos. Tuo tarpu, pietryčių Latvijos mikrogeografiniame regione aptinkamos ešerių populiacijos, kurias disertaciniame darbe reprezentuoja ŠŽ ir CIR ešerių imtys, genetinė diferenciacija tarpusavyje nepasižymi, bet yra labai genetiškai diferencijuotos nuo visų kitų mikrogeografinių regionų ešerių populiacijų. Intensyviausia genetinė diferenciacija ($\Phi_{ST} = 0,74507$, $p < 0,001$) nustatyta tarp pietryčių Latvijos ir vakarų Lietuvos mikrogeografinių regionų. Tai parodo, kad ešerių populiacijos, kurios gyvena vandens telkiniuose esančiuose šalia Baltijos jūros, ir ešerių populiacijos, kurios aptinkamos Baltijos šalių rytuose, pasižymi kitokia genetinė įvairove, nes tarp šių ešerių populiacijų genų srautas buvo

labai apribotas. Kadangi tarp NER ešerių imties ir RĪ, BAB, KĀL ir NEM ešerių imčių nenustatyta statistiškai patikima genetinė diferenciacija (28 lentelė), tad galima teigti, kad Lietuvoje ir Latvijoje esantis upių tinklas suteikia galimybę vyksti genų mainams tarp šių ešerių populiacijų.

Reziumuojant, iki šiol ešerių populiacijų, gyvenančių Lietuvoje ir Latvijoje, populiacinės genetikos tyrimai buvo gana fragmentiški. Atlikti disertacinio darbo metu tyrimai rodo, kad didžiausi ešerių populiacijų genetiniai skirtumai nustatomi, lyginant vakarų Lietuvos ir Latvijos ešerių populiacijas su rytų Lietuvos ir pietryčių Latvijos ešerių populiacijomis. Siekiant daugiau suprasti apie Lietuvoje vykusius istorinius procesus, kurie paveikė čia gyvenančias ešerių populiacijas, ir ešerių kolonizacijų ypatumus regione, ateityje reikėtų papildomai ištirti Lietuvos centrinėje dalyje tarpstančias ešerių populiacijas.

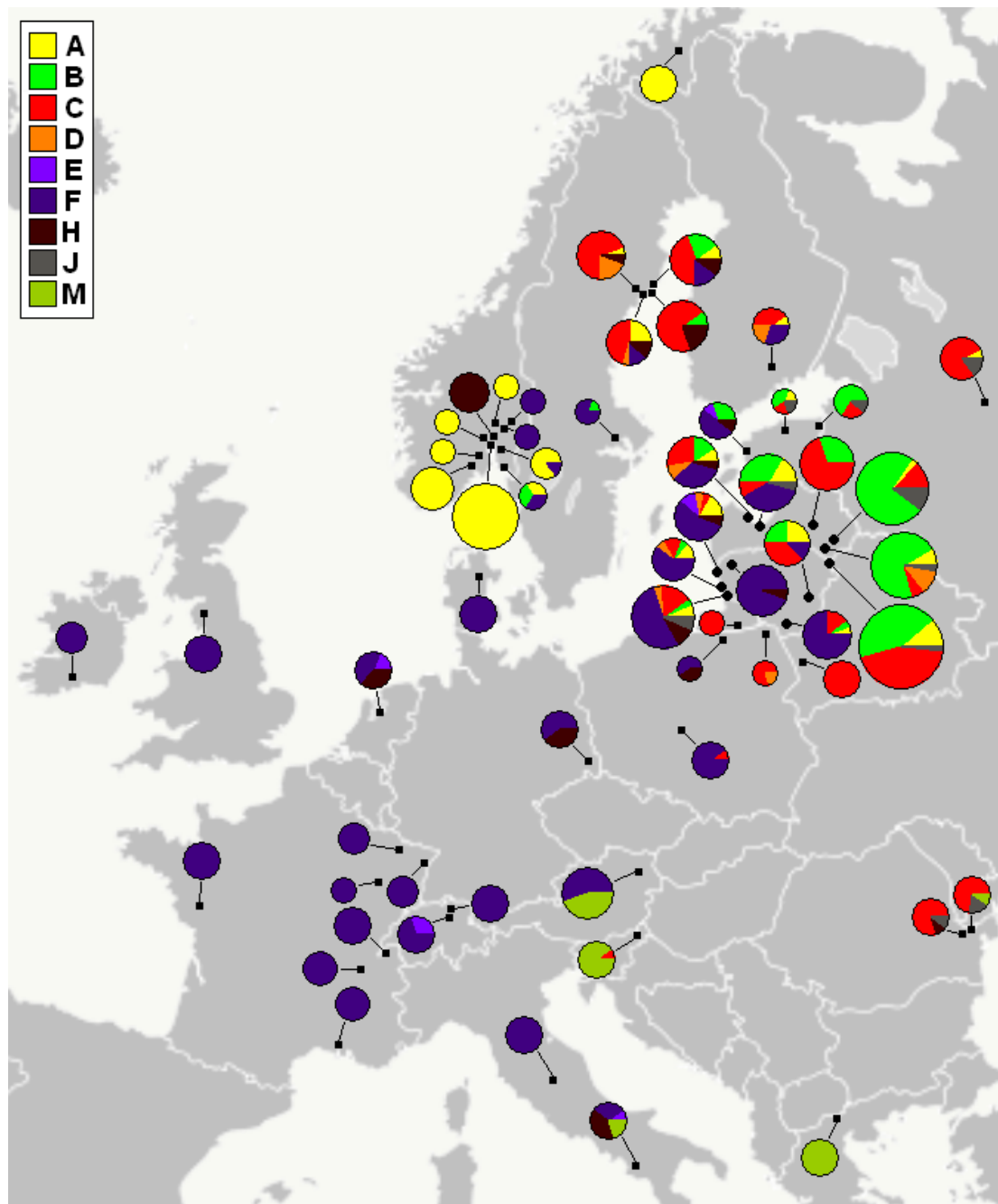
Ešerių haplotipų ir haplogrupių paplitimas Europoje. Ištyrus 489 ešerius, iš viso Eurazijoje, neįskaitant Lietuvos ir Latvijos, nustatyti 35 skirtingi mtDNR D-kilpos regiono haplotipai, priklausantys devynioms haplogrupėms (Nesbø *et al.* 1998b, Refseth *et al.* 1998, Nesbø *et al.* 1999 ir viena seka iš GenBank (EF118012)) (žr. priede, 7 lentelėje). Dažniausiai Eurazijoje paplitę F ir C haplotipai. Šių haplotipų paplitimas Eurazijoje skiriasi: haplotipas F yra dažnas vakarų Europoje, o haplotipas C – rytuose. Šiaurės Europoje, ypač Norvegijoje, buvo dažniau aptinkamas haplotipas A. Norvegijoje taip pat buvo nustatyta didžiausia haplogrupės A haplotipų įvairovė: A, A1, A2, A3, A4 ir A5 haplotipai. Iš šių šešių haplotipų, tik A ir A2 haplotipai buvo nustatyti Lietuvos ir Latvijos ešerių imtyse. Kadangi Estijos ešerių imtyse aptikti Lietuvoje ir Latvijoje neaptikti B1 ir B2 haplotipai, kurie priklauso haplogrupei B, tad galima teigti, jog kiekvienoje iš Baltijos šalių aptinkama savita ešerių genetinė įvairovė, kurios formavimasis buvo įtakotas panašių ar net bendrų istorinių gamtinių procesų.

Disertacinio darbo metu ištyrus 262 ešerius, kurie buvo pagauti Lietuvos ir Latvijos vidaus vandenyse, nustatyti 29 skirtingi haplotipai, priklausantys 7

haplogrupėms. Iš šių 29 haplotipų, 21 haplotipas buvo aptiktas tik disertacinio darbo metu tirtose ešerių imtyse. Kadangi, ankstesnio Sruoga *et al.* (2007b) tyrimo metu vakarų Lietuvos bei Latvijos ešerių imtyse nustatyti aštuoni haplotipai (A2, D1, E ir G bei F4, H1, L1 ir L2, atitinkamai) buvo neaptikti Lietuvos ir Latvijos vidaus vandens telkinių ešerių imtyse, tad iš viso Lietuvoje ir Latvijoje aptikti 37 skirtingi haplotipai, reprezentuojantys visas haplogrupes, išskyrus haplogrupę M, kuri aptinkama pietų Europoje.

Iš 26 pav. pateiktų rezultatų matosi, kad Baltijos šalyse gyvenančių ešerių populiacijų genetinė įvairovė skiriasi nuo kitų Europos ešerių populiacijų, nes Baltijos šalyse neaptikta haplogrupės M atstovų, o dominuoja haplogrupė B, kuri yra reta arba neaptinkama kituose Europos regionuose. Remiantis tyrimo rezultatais galime teigti, kad nuo Lietuvos pietvakarinės dalies iki Latvijos centrinės dalies plyti kelių skirtingų ešerių genetinių linijų kontaktinė zona.

Apibendrinant, iki šiol iš viso Eurazijoje, įskaitant disertacinio darbo ešerių imtis, buvo ištirti 807 ešeriai ir nustatyta 60 skirtingų haplotipų, priklausančių 9 haplogrupėms. Ešerių haplotipų genetinė įvairovė pasiskirsto neatsitiktinai tam tikruose Europos regionuose, nes retesni haplotipai dažniausiai būdavo nustatomi tik tam tikrose ešerių imtyse, o didžiausia konkrečios haplogrupės haplotipų įvairovė būdavo nustatoma konkrečiame geografiniame regione. Pastebėta, jog arčiau Baltijos jūros įsikūrusiose ešerių populiacijose, tipišku atveju, aptinkama šiek tiek didesnė haplogrupių įvairovė, lyginant su rytuose gyvenančiais ešeriais, tačiau rytų Lietuvoje ir Latvijoje aptinkama daugiau haplogrupių A, B ir C atstovų.



26 pav. *P. fluviatilis* mtDNR D-kilpos regiono haplogrupių paplitimas Europoje: kvadratais pažymėtos imtys surinktos ankstesnių tyrimų metu (Nesbø *et al.* 1998b, Refseth *et al.* 1998, Nesbø *et al.* 1999), o apskritimais pažymėtos imtys yra Sruoga *et al.* (2007b) ir disertacinio darbo duomenys; skritulinių diagramų skersmuo proporcingas sekų skaičiui imtyje; mažiausias skritulys reprezentuoja 5 sekas, o didžiausias skritulys reprezentuoja 53 sekas; kai kurios geografiškai artimos Norvegijos ešerių imtys apjungtos (TO+OSE+STE; EI+RØY+SUL+MØR+SVA+SAN; SOG+GØR).

Ešerių poledynmetinės kolonizacijos Baltijos regione. Nesbø *et al.* (1999) iškėlė hipotezę, kurioje siūloma visas šiuo metu Eurazijoje aptinkamas paprastojo europinio ešerio genetines linijas kildinti iš keturių refugiumų. R1

refugiumas vertinamas kaip seniausias refugiumas, iš kurio kilo visos dabar Europoje aptinkamos ešerių genetinės linijos, tačiau šio disertacinio darbo duomenys rodo, kad ešeriai, reprezentuojantys šį refugiumą, beveik nedalyvavo ar visai nedalyvavo Baltijos regiono kolonizacijos procese, kuris vyko paskutinio ledynmečio metu. Tuo tarpu po paskutiniojo ledynmečio šiaurės Europos teritorijos ir Baltijos jūra buvo kolonizuotos ešerių, kurie kilo iš R2, R3 ir R4 refugiumų. Disertacinio darbo duomenys patvirtina šiuos Nesbø *et al.* (1999) teiginius, nes iki šiol Lietuvoje ir Latvijoje buvo nustatyti visų skirtingų haplogrupių atstovai, išskyrus haplogrupės M atstovus.

Nors Nesbø *et al.* 1999 metais paskelbtame straipsnyje R1 refugiumui priskyrė ešerių haplotipus sujungtus į 2-3JKM haplotipų grupotę (angl. *clade*), tačiau remiantis šio disertacinio darbo metu gautais haplotipų tyrimų rezultatais haplogrupė J buvo atskirta nuo haplogrupės M. Toks haplogrupės J išskyrimas pasiteisino, nes dabartiniai duomenys rodo, kad haplogrupė J galėjo priklausyti atskiram refugiumui. Pirma, haplotipas J dažniausiai buvo nustatomas Baltijos šalių ešerių imtyse. Antra, iki šiol J1, J2, J3 ir J4 haplotipai buvo nustatyti tik Estijos, Lietuvos ir Latvijos ešerių imtyse. Taigi, haplogrupės J didžiausia haplotipų įvairovė yra aptinkama Baltijos šalyse, kuomet vakarų ir pietų Europoje, kur turėjo būti R1 refugiumas, iki šiol aptiktas tik haplotipas J. Kadangi racionalu manyti, kad didžiausia konkrečios haplogrupės haplotipų įvairovė pasižymintis geografinis regionas indikuoja šios haplogrupės kilmės centrą bei yra žinoma, jog ribų išplėtimas yra pagrindinis istorinis veiksnys, kuris paaiškina dabartinį paprastojo europinio ešerio mtDNR D-kilpos regiono haplotipų geografinį paplitimą, tad galime teigti, kad haplogrupės J kilmės centras turėjo būti Baltijos šalyse arba ešeriai, kurie reprezentavo šią haplogrupę, dalyvavo Baltijos regiono kolonizacijos procese.

Nesbø *et al.* (1999) darbe R2 refugiumą reprezentavo 1-2C ir 1-3G haplotipų grupuotės, o R3 refugiumą reprezentavo 1-4F ir 1-5E haplotipų grupuotės. Manoma, kad R2 refugiumas buvo rytuose, kažkur prie Juodosios jūros, o R3 refugiumas buvo vakarų Europoje. Remiantis disertacinio darbo

metu gautais rezultatais buvo atlikti būtini pakeitimai, nulėmę R2 refugiumui priskiriamas haplogrupes, todėl šį refugiumą šiuo metu reprezentuoja C ir D haplogrupės. Turimų duomenų neužtenka, siekiant nustatyti R2 refugiumo kilmės geografines ribas, o didžiausia haplogrupių C ir D genetinė įvairovė aptinkama Rybinsko tvenkinyje bei rytinėje ir šiaurinėje Baltijos jūros dalyse. Disertacinio darbo rezultatai rodo, kad anksčiau išskirta 1-4F haplotipų grupuotė buvo pagrįstai suskaldyta į F ir H haplogrupes. Nors E ir F haplogrupių atstovų paplitimas Europoje gali būti paaiškintas ribų išplėtimu iš R3 refugiumo, tačiau haplogrupės H atstovai buvo nustatyti tik Oslo fjordų ir Rygos įlankos ešerių imtyse. Tai rodo, kad haplogrupė H galėjo kilti ne iš R3 refugiumo. Pažymėtina, kad tarp H1 ir H2 haplotipų, kurių atstovai aptikti arti vienas šalia kito esančių Oslo fjordų ežerų ešerių imtyse, yra du mutaciniai žingsniai.

Galiausiai, Nesbø *et al.* (1999) darbe R4 refugiumą reprezentavo 1-1A haplotipų grupuotė. Nors šio refugiumo tiksli vieta yra nežinoma, tačiau, manoma, kad tai turėjo būti vienas iš didelių prieledyninių ežerų, esančių ledyno rytuose. Disertacinio darbo rezultatai rodo, kad anksčiau išskirta 1-1A haplotipų grupuotė buvo pagrįstai suskaldyta į A ir B haplogrupes: paaiškėjo, kad Baltijos šalių ir Norvegijos ešerių populiacijoms atitinkamai yra būdingos haplogrupės B ir A. Pažymėtina, kad disertacinio darbo metu nustatyti žymūs genetinės įvairovės skirtumai tarp Norvegijos ir Baltijos šalių ešerių populiacijų, taip pat atsispindi anksčiau atliktuose Nilsson *et al.* (2001) ir Leliūna (2008) atlantinės lašišos mtDNR restrikcijos fragmentų ilgio polimorfizmo tyrimų rezultatuose, nes Baltijos jūroje, ties Oslo fjordais, dažniausiai aptinkamas BBBB haplotipas, o Baltijos šalyse – AABA haplotipas.

Reziumuojant, ešerių poledynmetinės kolonizacijos Baltijos regione yra sudėtingesnės, nei buvo manoma iki šiol, tad siekiant atskleisti šio proceso eigą šioje rūšies paplitimo zonoje ateityje reikia papildomų tyrimų.

Tirtų žuvų rūšių genetinės įvairovės palyginimas. Atliktas tirtų žuvų rūšių mtDNR D-kilpos regiono haplotipų įvairovės palyginimas (33 lentelė) rodo, jog europinis upinis unguris pasižymi gerokai didesne haplotipų įvairove, lyginant su Eurazijos kontinente aptinkamu paprastuoju europiniu ešeriu. Įdomu, jog kita *Anguilla* genties rūšis – japoninis upinis unguris, taip pat pasižymi labai didele genetinė įvairove mtDNR D-kilpos regione (Ishikawa *et al.* 2001, Tseng *et al.* 2012). Tuo tarpu, Maes *et al.* (2003) ir Nicod *et al.* (2004), ištyrę kitą Eurazijos kontinente plačiai išplitusią žuvų rūšį – europinę lydeką, konstatavo, kad šios rūšies mtDNR D-kilpos regionas pasižymi labai maža genetinė įvairove: atlikus 155 lydekų, pagautų Europoje ir Kanadoje, 458 bp ilgio mtDNR D-kilpos regiono sekų analizę, buvo nustatyta tik 16-19 skirtingų haplotipų.

33 lentelė. Disertacinio darbo metu tirtų žuvų rūšių haplotipų įvairovės palyginimas.

Rūšis	Haplotipai	MtDNR fragmento dydis (bp)	Disertacinio darbo rezultatai	Kitų autorių rezultatai	Bendri rezultatai
D-kilpos regionas					
<i>Anguilla anguilla</i>	Nauji	493	107	75	182
	Kartojasi		41	6	47
	Iš viso		148	81	229
<i>Perca fluviatilis</i>	Nauji	390	21	39	60
	Kartojasi		241	506	747
	Iš viso		262	545	807
cyt b					
<i>A. anguilla</i>	Nauji	392	14	20	34
	Kartojasi		68	99	167
	Iš viso		82	119	201

Kitų autorių rezultatai: Aoyama & Tsukamoto (1997), Lintas *et al.* (1998), Nesbø *et al.* (1998b), Refseth *et al.* (1998), Nesbø *et al.* (1999), Wolf *et al.* (2000), Aoyama *et al.* (2001), Daemen *et al.* (2001), Lin *et al.* (2001), Minegishi *et al.* (2005), Sruoga *et al.* (2007b), GenBank: AJ246983-AJ247007, EF118012, EF427617-EF427618, EU223996-EU223997, EU492326-EU492327.

Nors disertacinio darbo metu buvo nustatyta, kad 493 bp ilgio europinio upinio ungurio mtDNR D-kilpos regiono fragmento haplotipų bendro skaičiaus ir *h* vertės yra didesnės už analogiškas 392 bp ilgio šios rūšies mtDNR cyt *b* fragmento genetinės įvairovės charakteristikas 3,27 ir 1,22 kartus, atitinkamai, tačiau panašu, jog net ungurio cyt *b* haplotipų įvairovė yra didesnė, lyginant su

400 bp ilgio paprastojo europinio ešerio mtDNR D-kilpos regiono genetinė įvairovė.

Reziumuojant, disertacinio darbo metu gauti rezultatai dar kartą patvirtina žinomą faktą: didelė genetinė įvairovė yra bendra daugelio jūroje gyvenančių žuvų rūšių charakteristika (Hauser & Carvalho 2008).

6. Išvados

1. Sukonstruota originalių pradmenų pora Angl yra tinkama europinio upinio ungurio vidurūšinės genetinės įvairovės tyrimams bei gali būti panaudota *A. anguilla* ir *A. japonica* rūšių identifikacijai.
2. Naudojant skirtingus europinio upinio ungurio DNR molekulinis žymenis nustatyta, jog europinis upinis unguris pasižymi santykinai didele genetinė įvairove, o šios rūšies populiacinei-genetinei struktūrai būdinga genetinė mozaika, kurios susiformavimą lemia reproduktyviai izoliuotos grupės. Visų genetinės įvairovės charakteristikų vertės buvo didesnės mtDNR D-kilpos regione, lyginant su tiriama cyt *b* geno sritimi.
3. Atlikus penkių DNR mikrosatelitinių regionų analizę nustatyta patikima genetinė diferenciacija tarp skirtingų Lietuvos ir Latvijos vidaus ir teritoriniuose vandenyse sugautų ungurių imčių.
4. Natūraliai į Lietuvą ir Latviją atplaukiančių ir introdukuotų Lietuvos ežeruose ungurių grupės pasižymi genetinės įvairovės skirtumais, tačiau šie skirtumai nėra statistiškai reikšmingi. Atliktų tyrimų duomenys parodo, jog natūraliai atplaukusių ir įžuvintų ungurių kiekybiniai genetinės įvairovės parametrai yra panašūs. Skirtinguose Lietuvos ežeruose įžuvinti unguriai skiriasi mtDNR haplotipų įvairove.
5. Naudojant ešerio mtDNR D-kilpos regiono žymenis nustatyta, kad ešerių populiacijos, kurios gyvena vandens telkiniuose, esančiuose šalia Baltijos jūros, ir ešerių populiacijos, kurios aptinkamos Baltijos šalių rytuose pasižymi skirtinga haplotipų įvairove bei yra genetiškai diferencijuotos.
6. Baltijos šalyse gyvenantys ešeriai pasižymi didžiausia haplogrūpės B haplotipų įvairove, nebūdinga kitiems Europos regionams. Iš viso Lietuvos ir Latvijos vidaus vandenyse nustatyta 30 skirtingų ešerių haplotipų, iš kurių 21 haplotipas aptiktas pirmą kartą.
7. Drūkšių ežero ešerių populiacija yra savita ir genetiškai diferencijuota nuo visų kitų Lietuvos ir Latvijos vidaus ir teritoriniuose vandenyse gyvenančių

ešerių populiacijų, o nustatytų genetinių skirtumų atsiradimui didžiausią įtaką turėjo istoriniai gamtiniai procesai, vykę ledynmečio metu.

7. Literatūros sąrašas

1. Aljanabi SM, Martinez I (1997) Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Research* 25:4692-4693
2. Albert V, Jónsson B, Bernatchez L (2006) Natural hybrids in Atlantic eels (*Anguilla anguilla*, *A. rostrata*): Evidence for successful reproduction and fluctuating abundance in space and time. *Molecular Ecology* 15:1903-1916
3. Allendorf FW, Leary RF, Spruell P, Wenburg JK (2001) The problems with hybrids: Setting conservation guidelines. *Trends in Ecology and Evolution* 16:613-622
4. Allendorf FW, England PR, Luikart G, Ritchie PA, Ryman N (2008) Genetic effects of harvest on wild animal populations. *Trends in Ecology and Evolution* 23:327-337
5. Allibone R, David B, Hitchmough R, Jellyman D, Ling N, Ravenscroft P, et al. (2010) Conservation status of New Zealand freshwater fish, 2009. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 44:271-287
6. Als TD, Hansen MM, Maes GE, Castonguay M, Riemann L, Aarestrup K, et al. (2011) All roads lead to home: Panmixia of European eel in the Sargasso Sea. *Molecular Ecology*. doi: 10.1111/j.1365-294X.2011.05011.x
7. Andreikėnaitė L (2010) Naftos platformų taršos genotoksinio ir citotoksinio poveikio įvertinimas žuvų ir moliuskų ląstelėse (Genotoxic and cytotoxic effects of contaminants discharged from the oil platforms in fish and mussels). PhD dissertation, Institute of Ecology of Nature Research Centre, Vilnius
8. Andrello M, Bevacqua D, Maes GE, De Leo GA (2011) An integrated genetic-demographic model to unravel the origin of genetic structure in European eel (*Anguilla anguilla* L.). *Evolutionary Applications* 4:517-533
9. Aoyama J, Tsukamoto K (1997) Evolution of the freshwater eels. *Naturwissenschaften* 84:17-21
10. Aoyama J, Nishida M, Tsukamoto K (2001) Molecular phylogeny and evolution of the freshwater eel, genus *Anguilla*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 20:450-459
11. Aoyama J (2009) Life history and evolution of migration in catadromous eels (genus *Anguilla*). *Aqua-BioScience Monographs* 2:1-42
12. Avise JC, Helfman GS, Saunders NC, Hales LS (1986) Mitochondrial DNA differentiation in North Atlantic eels: Population genetic consequences of an unusual life history pattern. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 83:4350-4354
13. Avise JC (2011) Catadromous eels continue to be slippery research subjects. *Molecular Ecology* 20:1317-1319
14. Åström M, Dekker W (2007) When will the eel recover? A full life-cycle model. *ICES Journal of Marine Science* 64:1491-1498
15. Bandelt HJ, Forster P, Röhl A (1999) Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 16:37-48
16. Bastrop R, Strehlow B, Jürss K, Sturmbauer C (2000) A new molecular phylogenetic hypothesis for the evolution of freshwater eels. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 14:250-258
17. Balkenhol N, Waits LP, Dezzani RJ (2009a) Statistical approaches in landscape genetics: An evaluation of methods for linking landscape and genetic data. *Ecography* 32:818-830

18. Balkenhol N, Gugerli F, Cushman SA, Waits LP, Coulon A, Arntzen JW, et al. (2009b) Identifying future research needs in landscape genetics: where to from here? *Landscape Ecology* 24:455-463
19. Balkuvienė G, Kesminas V, Virbickas T (2003) Fish diversity and growth in lakes of Aukštaitija National Park. *Acta Zoologica Lituanica* 13:355-371
20. Bay LK, Caley MJ, Crozier RH (2008) Meta-population structure in a coral reef fish demonstrated by genetic data on patterns of migration, extinction and re-colonisation. *BMC Evolutionary Biology*. doi: 10.1186/1471-2148-8-248
21. Behrmann-Godel J, Gerlach G, Eckmann R (2004) Postglacial colonization shows evidence for sympatric population splitting of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) in Lake Constance. *Molecular Ecology* 13:491-497
22. Behrmann-Godel J, Gerlach G, Eckmann R (2006) Kin and population recognition in sympatric Lake Constance perch (*Perca fluviatilis* L.): Can assortative shoaling drive population divergence? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59:461-468
23. Behrmann-Godel J, Gerlach G (2008) First evidence for postzygotic reproductive isolation between two populations of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) within Lake Constance. *Frontiers in Zoology*. doi: 10.1186/1742-9994-5-3
24. Belpaire C, Goemans G (2007) The European eel *Anguilla anguilla*, a rapporteur of the chemical status for the water framework directive? *Life and Environment* 57:235-252
25. Bergek S, Björklund M (2007) Cryptic Barriers to dispersal within a lake allow genetic differentiation of Eurasian perch. *Evolution* 61:2035-2041
26. Bergek S, Björklund M (2009) Genetic and morphological divergence reveals local subdivision of perch (*Perca fluviatilis* L.). *Biological Journal of the Linnean Society* 96:746-758
27. Bergek S, Olsson J (2009) Spatiotemporal analysis shows stable genetic differentiation and barriers to dispersal in the Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.). *Evolutionary Ecology Research* 11:827-840
28. Bergek S, Sundbland G, Björklund M (2010) Population differentiation in perch *Perca fluviatilis*: Environmental effects on gene flow? *Journal of Fish Biology* 76:1159-1172
29. Bernatchez L, Wilson CC (1998) Comparative phylogeography of Nearctic and Palearctic fishes. *Molecular Ecology* 7:431-452
30. Bevacqua D, Melià P, De Leo GA, Gatto M (2011) Intra-specific scaling of natural mortality in fish: The paradigmatic case of the European eel. *Oecologia* 165:333-339
31. Blanchard G, Druart X, Kestemont P (2005) Lipid content and fatty acid composition of target tissues in wild *Perca fluviatilis* females in relation to hepatic status and gonad maturation. *Journal of Fish Biology* 66:73-85
32. Boëtius J, Harding EF (1985) A re-examination of Johannes Schmidt's Atlantic eel investigations. *Dana* 4:129-162
33. Bonhommeau S, Chassot E, Rivot E (2008) Fluctuations in European eel (*Anguilla anguilla*) recruitment resulting from environmental changes in the Sargasso Sea. *Fisheries Oceanography* 17:32-44
34. Bonhommeau S, Blanke B, Tréguier AM, Grima N, Rivot E, Vermard Y, et al. (2009) How fast can the European eel (*Anguilla anguilla*) larvae cross the Atlantic Ocean? *Fisheries Oceanography* 18:371-385

35. Brown TG, Runciman B, Bradford MJ, Pollard S (2009) A biological synopsis of yellow perch (*Perca flavescens*). Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences 2883, Canada
36. Burgerhout E, Brittiijn SA, Kurwie T, Decker P, Dirks RP, Palstra AP, et al. (2011) First artificial hybrid of the eel species *Anguilla australis* and *Anguilla anguilla*. BMC Developmental Biology. doi: 10.1186/1471-213X-11-16
37. Cagnon C, Lauga B, Karama S, Mouches C (2011) Temporal genetic variation in European eel *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758): A fine scale investigation in the Adour estuary. Marine Biology Research 7:515-519
38. Calles O, Olsson IC, Comoglio C, Kemp PS, Blunden L, Schmitz M, et al. (2010) Size-dependent mortality of migratory silver eels at a hydropower plant, and implications for escapement to the sea. Freshwater Biology 55:2167-2180
39. Canino MF, O'Reilly PT, Hauser L, Bentzen P (2005) Genetic differentiation in walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) in response to selection at the pantophysin (*PanI*) locus. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 62:2519-2529
40. Castets MD, Schaerlinger B, Silvestre F, Gardeur JN, Dieu M, Corbier C, et al. (2012) Combined analysis of *Perca fluviatilis* reproductive performance and oocyte proteomic profile. Theriogenology 78:432-442
41. Charlesworth D, Willis JH (2009) The genetics of inbreeding depression. Nature Reviews 10:783-796
42. Chen N, Chen LP, Zhang J, Chen C, Wei XL, Gul Y, et al. (2012) Molecular characterization and expression analysis of three hypoxia-inducible factor alpha subunits, HIF-1 α /2 α /3 α of the hypoxia-sensitive freshwater species, Chinese sucker. Gene 498:81-90
43. Chiastikov DA, Hellemans B, Volckaert FAM (2006) Microsatellites and their genomic distribution, evolution, function and applications: A review with special reference to fish genetics. Aquaculture 255:1-29
44. Chow S, Kurogi H, Mochioka N, Kaji S, Okazaki M, Tsukamoto K (2009) Discovery of mature freshwater eels in the open ocean. Fisheries Science 75:257-259
45. Cockerham CC (1973) Analyses of gene frequencies. Genetics 74:679-700
46. Costa JL, Domingos I, Assis CA, Almeida PR, Moreira F, Feunteun E, et al. (2008) Comparative ecology of the European eel, *Anguilla anguilla* (L., 1758), in a large Iberian river. Environmental Biology of Fishes 81:421-434
47. Cronin WA, Spearman WJ, Wilmot RL, Patton JC, Bickham JW (1993) Mitochondrial DNA variation in chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) and chum salmon (*O. keta*) detected by restriction enzyme analysis of polymerase chain reaction (PCR) products. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 50:708-715
48. Cucherousset J, Paillisson JM, Carpentier A, Thoby V, Damien JP, Eybert MC, et al. (2007) Freshwater protected areas: An effective measure to reconcile conservation and exploitation of the threatened European eels (*Anguilla anguilla*)? Ecology of Freshwater Fish 16:528-538
49. Cucherousset J, Acou A, Blanchet S, Britton JR, Beaumont WRC, Gozlan RE (2011) Fitness consequences of individual specialisation in resource use and trophic morphology in European eels. Oecologia 167:75-84
50. Cullen P, McCarthy TK (2003) Hydrometric and meteorological factors affecting the seaward migration of silver eels (*Anguilla anguilla*, L.) in the lower River Shannon. Environmental Biology of Fishes 67:349-357

51. Çiftçi Y, Okumuş İ (2002) Fish population genetics and applications of molecular markers to fisheries and aquaculture: I - basic principles of fish population genetics. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 2:145-155
52. Čech M, Peterka J, Říha M, Muška M, Hejzlar J, Kubečka J (2011) Location and timing of the deposition of egg strands by perch (*Perca fluviatilis* L.): The roles of lake hydrology, spawning substrate and female size. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. doi: 10.1051/kmae/2011070
53. Čepanko V, Idzelis RL, Kesminas V, Ladygienė R (2006) Radiological investigation of roach and perch from some lakes in Lithuania. *Journal of Environmental Engineering and Landscape Management* 14:199-205
54. Daemen E, Cross T, Ollevier F, Volckaert FAM (2001) Analysis of the genetic structure of European Eel (*Anguilla anguilla*) using microsatellite DNA and mtDNR markers. *Marine Biology* 139:755-764
55. Dannewitz J, Maes GE, Johansson L, Wickström H, Volckaert FAM, Järvi T (2005) Panmixia in the European eel: A matter of time... *Proceedings of the Royal Society B* 272:1129-1137
56. Dekker W (2003) On the distribution of the European eel (*Anguilla anguilla*) and its fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60:787-799
57. Dekker W (2004) Slipping through our hands-population dynamics of the European eel. PhD thesis, University of Amsterdam, Amsterdam
58. Demandt MH (2010) Temporal changes in genetic diversity of isolated populations of perch and roach. *Conservation Genetics* 11:249-255
59. Doole GJ (2005) Optimal management of the New Zealand longfin eel (*Anguilla dieffenbachii*). *The Australian Journal of Agricultural and Resource Economics* 49:395-411
60. Dorow M, Beardmore B, Haider W, Arlinghaus R (2009) Winners and losers of conservation policies for European eel, *Anguilla anguilla*: An economic welfare analysis for differently specialised eel anglers. *Fisheries Management and Ecology* 17:106-125
61. Dukravets GM (1998) The status of *Perca schrenki* (Percidae) in Kazakhstan. *Italian Journal of Zoology* 65:373-376
62. Durif C, Dufour S, Elie P (2005) The silvering process of *Anguilla anguilla*: A new classification from the yellow resident to the silver migrating stage. *Journal of Fish Biology* 66:1-19
63. Edeline E (2007) Adaptive phenotypic plasticity of eel diadromy. *Marine Ecology Progress Series* 341:229-232
64. Edeline E, Beaulaton L, Le Barh R, Elie P (2007) Dispersal in metamorphosing juvenile eel *Anguilla anguilla*. *Marine Ecology Progress Series* 344:213-218
65. Féral JP (2002) How useful are the genetic markers in attempts to understand and manage marine biodiversity? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 268:121-145
66. Frankowski J, Jennerich S, Schaarschmidt T, Ubl C, Jürss K, Bastrop R (2009) Validation of the occurrence of the American eel *Anguilla rostrata* (Le Sueur, 1817) in free-draining European inland waters. *Biological Invasions* 11:1301-1309
67. Fricke H, Kaese R (1995) Tracking of artificially matured eels (*Anguilla anguilla*) in the Sargasso Sea and the problem of the eel's spawning site. *Naturwissenschaften* 82:32-36

68. Friedland KD, Miller MJ, Knights B (2007) Oceanic changes in the Sargasso Sea and declines in recruitment of the European eel. *ICES Journal of Marine Science* 64:519-530
69. Gagnaire PA, Albert V, Jónsson B, Bernatchez L (2009) Natural selection influences AFLP intraspecific genetic variability and introgression patterns in Atlantic eels. *Molecular Ecology* 18:1678-1691
70. Gagnaire PA, Normandeau E, Bernatchez L (2012) Comparative genomics reveals adaptive protein evolution and a possible cytonuclear incompatibility between European and American eels. *Molecular Biology and Evolution*. doi: 10.1093/molbev/mss076
71. Geeraerts C, Belpaire C (2010) The effects of contaminants in European eel: A review. *Ecotoxicology* 19:239-266
72. Geras'kin SA, Fesenko SV, Alexakhin RM (2008) Effects of non-human species irradiation after the Chernobyl NPP accident. *Environment International* 34:880-897
73. Gerlach G, Schardt U, Eckmann R, Meyer A (2001) Kin-structured subpopulations in Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.). *Heredity* 86:213-221
74. Goudet J, Raymond M, De-Meeus T, Rousset F (1996) Testing differentiation in diploid populations. *Genetics* 144:1931-1938
75. Griffiths AM, Machado-Schiaffino G, Dillane E, Coughlan J, Horreo JL, Bowkett AE, et al. (2010) Genetic stock identification of Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations in the southern part of the European range. *BMC Genetics*. doi: 10.1186/1471-2156-11-31
76. Gyllensten U, Ryman N, Ståhl G (1985) Monomorphism of allozymes in perch (*Perca fluviatilis* L.). *Hereditas* 102:57-61
77. Hansen MM, Kenchington E, Nielsen EE (2001) Assigning individual fish to populations using microsatellite DNA markers. *Fish and Fisheries* 2:93-112
78. Hansen MM, Olivieri I, Waller DM, Nielsen EE, The GeM Working Group (2012) Monitoring adaptive genetic responses to environmental change. *Molecular Ecology* 21:1311-1329
79. Hanski I (1998) Metapopulation dynamics. *Nature* 396:41-49
80. Hauser L, Carvalho GR (2008) Paradigm shifts in marine fisheries genetics: Ugly hypotheses slain by beautiful facts. *Fish and Fisheries* 9:333-362
81. Heads M (2005) Towards a panbiogeography of the seas. *Biological Journal of the Linnean Society* 84:675-723
82. Hedgecock D, Barber PH, Edmands S (2007) Genetic approaches to measuring connectivity. *Oceanography* 20:70-79
83. Hedgecock D, Pudovkin AI (2011) Sweepstakes reproductive success in highly fecund marine fish and shellfish: A review and commentary. *Bulletin of Marine Science* 87:971-1002
84. Hellberg ME, Burton RS, Neigel JE, Palumbi SR (2002) Genetic assessment of connectivity among marine populations. *Bulletin of Marine Science* 70:273-290
85. Hendry AP, Day T (2005) Population structure attributable to reproductive time: Isolation by time and adaptation by time. *Molecular Ecology* 14:901-916
86. Hoelzel AR, Hancock JM, Dover GA (1991) Evolution of the cetacean mitochondrial D-loop region. *Molecular Biology and Evolution* 8:475-493
87. Hudson RR, Boos DD, Kaplan NL (1992a) A statistical test for detecting population subdivision. *Molecular Biology and Evolution* 9:138-151
88. Hudson RR, Slatkin M, Maddison WP (1992b) Estimation of levels of gene flow from DNA sequence data. *Genetics* 132:583-589

89. Huertas M, Cerdà J (2006) Stocking density at early developmental stages affects growth and sex ratio in the European eel (*Anguilla anguilla*). The Biological Bulletin 211:286-296
90. Hutchings JA, Reynolds JD (2004) Marine fish population collapses: Consequences for recovery and extinction risk. BioScience 54:297-309
91. Hutchings JA, Fraser DJ (2008) The nature of fisheries- and farming-induced evolution. Molecular Ecology 17:294-313
92. Hwang DF, Jen HC, Hsieh YW, Shiau CY (2004) Applying DNA techniques to the identification of the species of dressed toasted eel products. Journal of Agricultural and Food Chemistry 52:5972-5977
93. Inoue JG, Miya M, Tsukamoto K, Nishida M (2004) Mitogenomic evidence for the monophyly of elopomorph fishes (Teleostei) and the evolutionary origin of the leptocephalus larva. Molecular Phylogenetics and Evolution 32:274-286
94. Inoue JG, Miya M, Miller MJ, Sado T, Hanel R, Hatooka K, et al. (2010) Deep-ocean origin of the freshwater eels. Biology Letters 6:363-366
95. Ishikawa S, Aoyama J, Tsukamoto K, Nishida M (2001) Population structure of the Japanese eel *Anguilla japonica* as examined by mitochondrial DNA sequencing. Fisheries Science 67:246-253
96. Itoi S, Nakaya M, Kaneko G, Kondo H, Sezaki K, Watabe S (2005) Rapid identification of eels *Anguilla japonica* and *Anguilla anguilla* by polymerase chain reaction with single nucleotide polymorphism-based specific probes. Fisheries Science 71:1356-1364
97. Jablonskis J, Jurgelėnaitė A (2007) Lietuvos ežerų statistika (Statistics of Lithuanian lakes). Geografija 43:16-26
98. Jablonskis J, Kovalenkoviėnė M, Tomkevičienė A (2007) Lietuvos upių ir upelių vagų tinklas (Channel network of the Lithuanian rivers and small streams). Annales Geographicae 40:46-56
99. Jakob E, Neuhaus H, Steinhagen D, Luckhardt B, Hanel R (2009) Monitoring of *Herpesvirus anguillae* (HVA) infections in European eel, *Anguilla anguilla* (L.), in northern Germany. Journal of Fish Diseases 32:557-561
100. Kahilainen KK, Teacher AGF, Kähkönen K, Vinni M, Lehtonen H, Merilä J (2011) First record of natural hybridization and introgression between pikeperch (*Sander lucioperca*) and perch (*Perca fluviatilis*). Annales Zoologici Fennici 48:39-44
101. Kalujnaia S, McWilliam IS, Zaguinaiko VA, Feilen AL, Nicholson J, Hazon N, et al. (2007) Transcriptomic approach to the study of osmoregulation in the European eel *Anguilla anguilla*. Physiological Genomics 31:385-401
102. Kearney M, Jeffs A, Lee P (2008) Effects of salinity and temperature on the growth and survival of New Zealand shortfin, *Anguilla australis*, and longfin, *A. dieffenbachii*, glass eels. Aquaculture Research 39:1769-1777
103. Kearney M, Jeffs A, Lee P (2011) Development and early differentiation of male gonads in farmed New Zealand shortfin eel, *Anguilla australis*. New Zealand Natural Sciences 36:33-44
104. Kennedy CR (2007) The pathogenic helminth parasites of eels. Journal of Fish Diseases 30:319-334
105. Kesminas V, Olechnovičienė J (2008) Fish community changes in the cooler of the Ignalina nuclear power plant. Ekologija 54:124-131
106. Keszka S, Panicz R, Kempter J (2009) Eel species identification by polymerase chain reaction followed by restriction fragment length polymorphism (PCR-RFLP). Medycyna Weterynaryjna 65:315-318

107. Kettle AJ, Haines K (2006) How does the European eel (*Anguilla anguilla*) retain its population structure during its larval migration across the North Atlantic Ocean? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63:90-106
108. Kettle AJ, Heinrich D, Barrett JH, Benecke N, Locker A (2008) Past distributions of the European freshwater eel from archaeological and palaeontological evidence. *Quaternary Science Reviews* 27:1309-1334
109. Kettle AJ, Vøllestad LA, Wibig J (2010) Where once the eel and the elephant were together: decline of the European eel because of changing hydrology in southwest Europe and northwest Africa? *Fish and Fisheries*. doi: 10.1111/j.1467-2979.2010.00400.x
110. Kindlmann P, Burel F (2008) Connectivity measures: A review. *Landscape Ecology* 23:879-890
111. Kocher TD, Thomas WK, Meyer A, Edwards SV, Pääbo S, Villablanca FX, et al. (1989) Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: Amplification and sequencing with conserved primers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America* 86:6196-6200
112. Kritzer JP, Sale PF (2004) Metapopulation ecology in the sea: From Levins' model to marine ecology and fisheries science. *Fish and Fisheries* 5:131-140
113. Kurogi H, Okazaki M, Mochioka N, Jinbo T, Hashimoto H, Takahashi M, et al. (2011) First capture of post-spawning female of the Japanese eel *Anguilla japonica* at the southern West Mariana Ridge. *Fisheries Science* 77:199-205
114. Kuroki M, Kawai M, Jónsson B, Aoyama J, Miller MJ, Noakes DLG, et al. (2008) Inshore migration and otolith microstructure/microchemistry of anguillid glass eels recruited to Iceland. *Environmental Biology of Fishes* 83:309-325
115. Lago FC, Vieites JM, Espiñeira M (2012) Authentication of the most important species of freshwater eels by means of FINS. *European Food Research and Technology* 234:689-694
116. Laikre L, Palm S, Ryman N (2005a) Genetic population structure of fishes: Implications for coastal zone management. *Ambio* 34:111-119
117. Laikre L, Miller LM, Palmé A, Palm S, Kapuscinski AR, Thoresson G, et al. (2005b) Spatial genetic structure of northern pike (*Esox lucius*) in the Baltic sea. *Molecular Ecology* 14:1955-1964
118. Laikre L, Larsson LC, Palmé A, Charlier J, Josefsson M, Ryman N (2008) Potentials for monitoring gene level biodiversity: Using Sweden as an example. *Biodiversity and Conservation* 17:893-910
119. Lamson HM, Cairns DK, Shiao JC, Iizuka Y, Tzeng WN (2009) American eel, *Anguilla rostrata*, growth in fresh and salt water: Implications for conservation and aquaculture. *Fisheries Management and Ecology* 16:306-314
120. Lappalainen J, Dörner H, Wysujack K (2003) Reproduction biology of pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) – a review. *Ecology of Freshwater Fish* 12:95-106
121. Larsson LC, Laikre L, André C, Dahlgren TG, Ryman N (2010) Temporally stable genetic structure of heavily exploited Atlantic herring (*Clupea harengus*) in Swedish waters. *Heredity* 104:40-51
122. Leander NJ, Shen KN, Chen RT, Tzeng WN (2012) Species composition and seasonal occurrence of recruiting glass eels (*Anguilla* spp.) in the Hsiukuluan River, Eastern Taiwan. *Zoological Studies* 51:59-71
123. Lecomte-Finiger R (2003) The genus *Anguilla* Schrank, 1798: Current state of knowledge and questions. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 13:265-279

124. Lee WJ, Conroy J, Howell WH, Kocher TD (1995) Structure and evolution of teleost mitochondrial control region. *Journal of Molecular Evolution* 41: 54-66
125. Lee SC, Tsoi SCM, Cheng HL, Chang JT (1997) Identification of *Anguilla japonica* and *A. marmorata* elvers by allozyme electrophoresis. *Journal of Fish Biology* 51:208-210
126. Leggatt RA, Iwama GK (2003) Occurrence of polyploidy in the fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 13:237-246
127. Leliūna E (2008) Nemuno baseino lašišų (*Salmo salar* L.) ir šlakių (*S. trutta trutta* L.) populiacijų fenotipinės ir genetinės struktūros ypatumai (Phenotype and genotype variation in salmon (*Salmo salar* L.) and sea trout (*S. trutta trutta* L.) populations of the Nemunas River basin). PhD dissertation, Institute of Ecology of Vilnius University, Vilnius
128. Liedvogel M, Åkesson S, Bensch S (2011) The genetics of migration on the move. *Trends in Ecology and Evolution* 26:561-569
129. Limburg KE, Wickström H, Svedäng H, Elfman M, Kristiansson P (2003) Do stocked freshwater eels migrate? Evidence from the Baltic suggest “Yes”. *American Fisheries Society Symposium* 33:275-284
130. Lin YS, Poh YP, Tzeng CS (2001) A phylogeny of freshwater eels inferred from mitochondrial genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 20:252-261
131. Lin YS, Poh YP, Lin SM, Tzeng CS (2002) Molecular techniques to identify freshwater eels: RFLP analyses of PCR-amplified DNA fragments and allele-specific PCR from mitochondrial DNA. *Zoological Studies* 41:421-430
132. Lin YS, Tzeng CS, Hwang JK (2005) Reassessment of morphological characteristics in freshwater eels (genus *Anguilla*, Anguillidae) shows congruence with molecular phylogeny estimates. *Zoologica Scripta* 34:225-234
133. Lin YJ, Ložys L, Shiao JC, Iizuka Y, Tzeng WN (2007) Growth differences between naturally recruited and stocked European eel *Anguilla anguilla* from different habitats in Lithuania. *Journal of Fish Biology* 71:1773-1787
134. Lintas C, Hirano J, Archer S (1998) Genetic variation of the European eel (*Anguilla anguilla*). *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 7:263-269
135. Lynch M (2010) Evolution of the mutation rate. *Trends in Genetics* 26:345-352
136. Lynch M, Crease TJ (1990) The analysis of population survey data on DNA sequence variation. *Molecular Biology and Evolution* 7:377-394
137. Maes GE, Volckaert FAM (2002) Clinal genetic variation and isolation by distance in the European eel *Anguilla anguilla* (L.). *Biological Journal of the Linnean Society* 77:509-521
138. Maes GE, Van Houdt JKJ, De Charleroy D, Volckaert FAM (2003) Indications for a recent Holarctic expansion of pike based on a preliminary study of mtDNA variation. *Journal of Fish Biology* 63:254-259
139. Maes GE, Raeymaekers JAM, Pampoulie C, Seynaeve A, Goemans G, Belpaire C, et al. (2005) The catadromous European eel *Anguilla anguilla* (L.) as a model for freshwater evolutionary ecotoxicology: Relationship between heavy metal bioaccumulation, condition and genetic variability. *Aquatic Toxicology* 73:99-114
140. Maes GE, Pujolar JM, Hellemans B, Volckaert FAM (2006) Evidence for isolation by time in the European eel (*Anguilla anguilla* L.). *Molecular Ecology* 15:2095-2107
141. Maes GE, Volckaert FAM (2007) Challenges for genetic research in European eel management. *ICES Journal of Marine Science* 64:1463-1471

142. Makhrov AA, Bolotov IN (2006) Dispersal routes and species identification of freshwater animals in northern Europe: A review of molecular evidence. *Russian Journal of Genetics* 42:1101-1115
143. Manel S, Schwartz MK, Luikart G, Taberlet P (2003) Landscape genetics: Combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology and Evolution* 18:189-197
144. Mank JE, Avise JC (2003) Microsatellite variation and differentiation in North Atlantic eels. *Journal of Heredity* 94:310-314
145. Marčiulionienė D, Montvydienė D, Kazlauskienė N, Kesminas V (2011) Changes in macrophytes and fish communities in the cooler of Ignalina Nuclear Power Plant (1988–2008). *Journal of Environmental Engineering and Landscape Management* 19:21-33
146. Marko PB, Hart MW (2012) Retrospective coalescent methods and the reconstruction of metapopulation histories in the sea. *Evolutionary Ecology*. doi: 10.1007/s10682-011-9467-9
147. Marshall DJ, Monro K, Bode M, Keough MJ, Swearer S (2010) Phenotype-environment mismatches reduce connectivity in the sea. *Ecology Letters* 13:128-140
148. Mažeika J, Motiejūnas S (2003) Evaluation of aquatic routine radioactive releases from the Ignalina Nuclear Power Plant. *Ekologija* 4:36-42
149. Mažeika J, Taminskas J (2005) Evaluation of recent sedimentation rates in the lakes of East Lithuania based on radioisotope dating. *Geografijos metraštis* 38:5-14
150. Mažeika J, Taminskas J, Paškauskas R, Bodoyan A, Baghdassaryan H, Tozalakyan P, et al. (2006) Ecohydrological evolution in the catchment of Lake Drūkšiai, Lithuania, under anthropogenic pressure. *Ekologija* 4:40-50
151. Michener C, Sokal R (1957) A quantitative approach to a problem in classification. *Evolution* 11:130-162
152. Miller MJ (2009) Ecology of Anguilliform leptocephali: Remarkable transparent fish larvae of the ocean surface layer. *Aqua-BioScience Monographs* 2:1-94
153. Miller MP (1997) Tools for population genetic analyses (TFPGA) 1.3: A Windows program for the analysis of allozyme and molecular population genetic data. Computer software distributed by author
154. Minegishi Y, Aoyama J, Inoue JG, Miya M, Nishida M, Tsukamoto K (2005) Molecular phylogeny and evolution of the freshwater eels genus *Anguilla* based on the whole mitochondrial genome sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34:134-146
155. Minegishi Y, Henkel CV, Dirks RP, Van den Thillart GEEJM (2012) Genomics in eels - towards aquaculture and biology. *Marine Biotechnology*. doi: 10.1007/s10126-012-9444-5
156. Morgan DL, Gill HS, Maddern MG, Beatty SJ (2004) Distribution and impacts of introduced freshwater fishes in Western Australia. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 38:511-523
157. Møller AP, Mousseau TA (2006) Biological consequences of Chernobyl: 20 years on. *Trends in Ecology and Evolution* 21:200-207
158. Munk P, Hansen MM, Maes GE, Nielsen TG, Castonguay M, Riemann L, et al. (2010) Oceanic fronts in the Sargasso Sea control the early life and drift of Atlantic eels. *Proceedings of the Royal Society B* 277:3593-3599

159. Nedveckaitė T, Filistović V, Marciulionienė D, Prokoptchuk N, Plukienė R, Gudelis A, et al. (2011) Background and anthropogenic radionuclide derived dose rates to freshwater ecosystem - nuclear power plant cooling pond - reference organisms. *Journal of Environmental Radioactivity* 102:788-795
160. Nei M (1972) Genetic distance between populations. *American Naturalist* 106:283-292
161. Nei M (1987) *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press, New York
162. Nesbø CL, Arab MO, Jakobsen KS (1998a) Heteroplasmy, length and sequence variation in the mtDNA control regions of three percid fish species (*Perca fluviatilis*, *Acerina cernua*, *Stizostedion lucioperca*). *Genetics* 148:1907-1919
163. Nesbø CL, Magnhagen C, Jakobsen KS (1998b) Genetic differentiation among stationary and anadromous perch (*Perca fluviatilis*) in the Baltic Sea. *Hereditas* 129:241-249
164. Nesbø CL, Fossheim T, Vøllestad LA, Jakobsen KS (1999) Genetic divergence and phylogeographic relationships among European perch (*Perca fluviatilis*) populations reflect glacial refugia and postglacial colonization. *Molecular Ecology* 8:1387-1404
165. Nicod JC, Wang YZ, Excoffier L, Largiadèr CR (2004) Low levels of mitochondrial DNA variation among central and southern European *Esox lucius* populations. *Journal of Fish Biology* 64:1442-1449
166. Nilsson J, Gross R, Asplund T, Dove O, Jansson H, Kelloniemi J, et al. (2001) Matrilinear phylogeography of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in Europe and postglacial colonization of the Baltic Sea area. *Molecular Ecology* 10:89-102
167. Okumuş İ, Çiftçi Y (2003) Fish population genetics and molecular markers: II – molecular markers and their applications in fisheries and aquaculture. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 3:51-79
168. Olsson J, Mo K, Florin AB, Aho T, Ryman N (2011) Genetic population structure of perch *Perca fluviatilis* along the Swedish coast of the Baltic Sea. *Journal of Fish Biology* 79:122-137
169. Palm S, Dannewitz J, Prestegård T, Wickström H (2009) Panmixia in European eel revisited: No genetic difference between maturing adults from southern and northern Europe. *Heredity* 103:82-89
170. Palstra AP, Schnabel D, Neeveen MC, Spaink HP, Van den Thillart GEEJM (2008) Male silver eels mature by swimming. *BMC Physiology*. doi: 10.1186/1472-6793-8-14
171. Palstra AP, Guerrero MA, De Laak G, Breteler JPGK, Van den Thillart GEEJM (2011) Temporal progression in migratory status and sexual maturation in European silver eels during downstream migration. *Fish Physiology and Biochemistry* 37:285-296
172. Parker AD, Stepien CA, Sepulveda-Villet OJ, Ruehl CB, Uzarski DG (2009) The interplay of morphology, habitat, resource use, and genetic relationships in young yellow perch. *Transactions of the American Fisheries Society* 138:899-914
173. Paulauskas A, Ložys L (2001) Isoenzyme analysis of percids (*Stizostedion lucioperca*, *Perca fluviatilis*, *Gymnocephalus cernua*) in Lithuanian coastal zone of the Baltic Sea, the Curonian Lagoon and Kaunas Water Reservoir. *Acta Zoologica Lituanica* 11:29-38
174. Pilecká-Rapacz M, Kesminas V (2006) Investigations of the nematode *Anguillicola crassus* (Nematoda, Dracunculoidea) in Lake Dringis, Lithuania. *Ekologija* 4:65-69

175. Polzin T, Daneshmand SV (2003) On Steiner trees and minimum spanning trees in hypergraphs. *Operations Research Letters* 31:12-20
176. Prodocimo V, Tschá MK, Pie MR, Oliveira-Neto JF, Ostrensky A, Boeger WA (2008) Lack of genetic differentiation in the fat snook *Centropomus parallelus* (Teleostei: Centropomidae) along the Brazilian coast. *Journal of Fish Biology* 73:2075-2082
177. Pujolar JM, Maes GE, Volckaert FAM (2006) Genetic patchiness among recruits in the European eel *Anguilla anguilla*. *Marine Ecology Progress Series* 307:209-217
178. Pujolar JM, Maes GE, Volckaert FAM (2007) Genetic and morphometric heterogeneity among recruits of the European eel, *Anguilla anguilla*. *Bulletin of Marine Science* 81: 297-308
179. Pujolar JM, Bevacqua D, Capoccioni F, Ciccotti E, De Leo GA, Zane L (2009) Genetic variability is unrelated to growth and parasite infestation in natural populations of the European eel (*Anguilla anguilla*). *Molecular Ecology* 18:4604-4616
180. Pujolar JM, Bevacqua D, Andrello M, Capoccioni F, Ciccotti E, De Leo GA, et al. (2011a) Genetic patchiness in European eel adults evidenced by molecular genetics and population dynamics modelling. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 58:198-206
181. Pujolar JM, Bevacqua D, Capoccioni F, Ciccotti E, De Leo GA, Zane L (2011b) No apparent genetic bottleneck in the demographically declining European eel using molecular genetics and forward-time simulations. *Conservation Genetics* 12:813-825
182. Raymond M, Rousset F (1995a) An exact test for population differentiation. *Evolution* 49:1283-1286
183. Raymond M, Rousset F (1995b) GENEPOP version 1.2: Population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* 86:248-249
184. Refseth UH, Nesbø CL, Stacy JE, Vøllestad LA, Fjeld E, Jakobsen KS (1998) Genetic evidence for different migration routes of freshwater fish into Norway revealed by analysis of current perch (*Perca fluviatilis*) populations in Scandinavia. *Molecular Ecology* 7:1015-1027
185. Ringuet S, Muto F, Raymakers C (2002) Eels: Their harvest and trade in Europe and Asia. *Traffic Bulletin* 19:2-27
186. Roman J, Darling JA (2007) Paradox lost: Genetic diversity and the success of aquatic invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 22:454-464
187. Rosauer DR, Biga PR, Lindell SR, Binkowski FP, Shepherd BS, Palmquist DE, et al. (2011) Development of yellow perch (*Perca flavescens*) broodstocks: Initial characterization of growth and quality traits following grow-out of different stocks. *Aquaculture* 317:58-66
188. Rougeot C, Jacobs B, Kestemont P, Melard C (2002) Sex control and sex determinism study in Eurasian perch, *Perca fluviatilis*, by use of hormonally sex-reversed male breeders. *Aquaculture* 211:81-89
189. Rousset F (2008) Genepop'007: A complete reimplementation of the Genepop software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources* 8:103-106
190. Rozas J, Sánchez-Delbarrio JC, Messeguer X, Rozas R (2003) DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. *Bioinformatics* 19:2496-2497

191. Rozen S, Skaletsky HJ (2000) Primer3 on the WWW for general users and for biologist programmers. *Bioinformatics Methods and Protocols: Methods in Molecular Biology* 132:365-386
192. Saitou N, Nei M (1987) The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 4:406-425
193. Samuilovienė A (2012) Population genetic structure of salmon (*Salmo salar* L.) and sea trout (*Salmo trutta* L.) in Lithuanian rivers. PhD dissertation, Klaipėda University, Klaipėda
194. Saura M, Morán P, Brotherstone S, Caballero A, Álvarez J, Villanueva B (2010) Predictions of response to selection caused by angling in a wild population of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Freshwater Biology* 55:923-930
195. Schmidt J (1923) The breeding places of the eel. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Containing Papers of a Biological Character* 211:179-208
196. Schwartz MK, Luikart G, Waples RS (2007) Genetic monitoring as a promising tool for conservation and management. *Trends in Ecology and Evolution* 22:25-33
197. Segelbacher G, Cushman SA, Epperson BK, Fortin MJ, Francois O, Hardy OJ, et al. (2009) Applications of landscape genetics in conservation biology: Concepts and challenges. *Conservation Genetics* 11:375-385
198. Selkoe KA, Gaines SD, Caselle JE, Warner RR (2006) Current shifts and kin aggregation explain genetic patchiness in fish recruits. *Ecology* 87:3082-3094
199. Selkoe KA, Henzler CM, Gaines SD (2008) Seascape genetics and the spatial ecology of marine populations. *Fish and Fisheries* 9:363-377
200. Selkoe KA, Watson JR, White C, Horin TB, Iacchei M, Mitarai S, et al. (2010) Taking the chaos out of genetic patchiness: Seascape genetics reveals ecological and oceanographic drivers of genetic patterns in three temperate reef species. *Molecular Ecology* 19:3708-3726
201. Shen KN, Tzeng WN (2007) Genetic differentiation among populations of the shortfinned eel *Anguilla australis* from East Australia and New Zealand. *Journal of Fish Biology* 70:177-190
202. Shiao JC, Ložys L, Iizuka Y, Tzeng WN (2006) Migratory patterns and contribution of stocking to the population of European eel in Lithuanian waters as indicated by otolith Sr:Ca ratios. *Journal of Fish Biology* 69:749-769
203. Silvergrip AMC (2009) CITES identification guide to the freshwater eels (Anguillidae). The Swedish Environmental Protection Agency Press, Stockholm
204. Sloss BL, Billington N, Burr BM (2004) A molecular phylogeny of the Percidae (Teleostei, Perciformes) based on mitochondrial DNA sequence. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32:545-562
205. Sousa-Santos C, Collares-Pereira MJ, Almada V (2007) Reading the history of a hybrid fish complex from its molecular record. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45:981-996
206. Snickars M, Sundblad G, Sandström A, Ljunggren L, Bergström U, Johansson G, et al. (2010) Habitat selectivity of substrate-spawning fish: Modelling requirements for the Eurasian perch *Perca fluviatilis*. *Marine Ecology Progress Series* 398:235-243
207. Sruoga A, Butkauskas D, Ragauskas A, Ložys L (2007a) Investigation of genetic variability in the European eel (*Anguilla anguilla* (L.)) in Lithuania using microsatellite DNA markers. *Acta Zoologica Lituanica* 17:116-123

208. Sruoga A, Rashal I, Butkauskas D, Ložys L (2007b) Variety of mtDNA haplotypes in the populations of the European perch (*Perca fluviatilis*) of the Curonian Lagoon, the coastal zone of the Baltic Sea and the Gulf of Rīga. Proceedings of the Latvian Academy of Sciences, Section B 61:20-30
209. Sruoga A, Butkauskas D, Rashal I (2008) Evaluation of genetic diversity of perch (*Perca fluviatilis*) and pikeperch (*Sander lucioperca*) populations from Curonian Lagoon and inshore waters of the Baltic Sea. Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis 8:81-88
210. Stepien CA, Murphy DJ, Lohner RN, Sepulveda-Villet OJ, Haponski AE (2009) Signatures of vicariance, postglacial dispersal and spawning philopatry: Population genetics of the walleye *Sander vitreus*. Molecular Ecology 18:3411-3428
211. Storfer A, Murphy MA, Evans JS, Goldberg CS, Robinson S, Spear SF, et al. (2007) Putting the 'landscape' in landscape genetics. Heredity 98:128-142
212. Storfer A, Murphy MA, Spear SF, Holderegger R, Waits LP (2010) Landscape genetics: Where are we now? Molecular Ecology 19:3496-3514
213. Sunnucks P (2000) Efficient genetic markers for population biology. Trends in Ecology and Evolution 15:199-203
214. Svanbäck R, Eklöv P (2006) Genetic variation and phenotypic plasticity: Causes of morphological and dietary variation in Eurasian perch. Evolutionary Ecology Research 8:37-49
215. Šarauskienė D (2002) Thermal regime database of Ignalina nuclear power plant cooler – Lake Drūkšiai. Environmental Monitoring and Assessment 79:1-12
216. Tajima F (1983) Evolutionary relationship of DNA sequences in finite populations. Genetics 105:437-460
217. Tamura K, Dudley J, Nei M, Kumar S (2007) MEGA4: Molecular evolutionary genetics analysis (MEGA) software version 4.0. Molecular Biology and Evolution 24:1596-1599
218. Teletchea F, Fostier A, Kamler E, Gardeur JN, Le Bail PY, Jalabert B, et al. (2009) Comparative analysis of reproductive traits in 65 freshwater fish species: Application to the domestication of new fish species. Reviews in Fish Biology and Fisheries 19:403-430
219. Thompson JD, Higgins DG, Gibson TJ (1994) CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. Nucleic Acids Research 22:4673-4680
220. Thorpe J (1977) Synopsis of biological data on the perch *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 and *Perca flavescens* Mitchill, 1814. Fisheries Synopsis 113:1-138
221. Trautner J (2006) Rapid identification of European (*Anguilla anguilla*) and North American eel (*Anguilla rostrata*) by polymerase chain reaction. Informationen aus der Fischereiforschung 53:49-51
222. Tseng MC, Kao HW, Hung YH, Lee TL (2012) A study of genetic variations, population size, and population dynamics of the catadromous Japanese eel *Anguilla japonica* (Pisces) in northern Taiwan. Hydrobiologia 683:203-216
223. Tsukamoto K, Aoyama J, Miller MJ (2002) Migration, speciation, and the evolution of diadromy in anguillid eels. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 59:1989-1998
224. Tzeng WN (2004) Modern research on the natural life history of the Japanese eel *Anguilla japonica*. Journal of the Fisheries Society of Taiwan 31:73-84

225. Vainikka A, Koskimäki J, Niemelä PT, Kortet R (2012) Composition of the Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) catches in ice fishing: Does capture order predict body size? *Fisheries Research* 115-116:24-30
226. Van Ginneken V, Haenen O, Coldenhoff K, Willemze R, Antonissen E, Van Tulden P, et al. (2004) Presence of eel viruses in eel species from various geographic regions. *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists* 24:268-271
227. Van Ginneken VJT, Maes GE (2005) The European eel (*Anguilla anguilla*, Linnaeus), its lifecycle, evolution and reproduction: A literature review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 15:367-398
228. Van Ginneken V, Antonissen E, Müller UK, Booms R, Eding E, Verreth J, et al. (2005) Eel migration to the Sargasso: Remarkably high swimming efficiency and low energy costs. *The Journal of Experimental Biology* 208:1329-1335
229. Van Ginneken V, Durif C, Balm SP, Boot R, Verstegen MWA, Antonissen E, et al. (2007) Silvering of European eel (*Anguilla anguilla* L.): Seasonal changes of morphological and metabolic parameters. *Animal Biology* 57:63-77
230. Van Ginneken V, Palstra A, Leonards P, Nieveen M, Van den Berg H, Flik G, et al. (2009) PCBs and the energy cost of migration in the European eel (*Anguilla anguilla* L.). *Aquatic Toxicology* 92:213-220
231. Vasemägi A (2009) Eel mystery: Time makes a difference. *Heredity*. doi: 10.1038/hdy.2009.38
232. Verreault G, Dargere W, Tardif R (2009) American eel movements, growth, and sex ratio following translocation. *American Fisheries Society Symposium* 58:129-136
233. Virbickas J (2000) Lietuvos žuvys (Fishes of Lithuania). Trys žvaigždutės, Vilnius
234. Virbickas J, Virbickas T (2005) Results and prospects of the integrated long-term ecological research into Lake Drūkšiai. *Acta Zoologica Lituanica* 15:195-198
235. Wang N, Gardeur JN, Henrotte E, Marie M, Kestemont P, Fontaine P (2006) Determinism of the induction of the reproductive cycle in female Eurasian perch, *Perca fluviatilis*: Identification of environmental cues and permissive factors. *Aquaculture* 261:706-714
236. Watanabe S, Aoyama J, Tsukamoto K (2004) Reexamination of Ege's (1939) use of taxonomic characters of the genus *Anguilla*. *Bulletin of Marine Sciences* 74:337-351
237. Watanabe S, Aoyama J, Nishida M, Tsukamoto K (2005) A molecular genetic evaluation of the taxonomy of eels of the genus *Anguilla* (Pisces: Anguilliformes). *Bulletin of Marine Science* 76:675-690
238. Watanabe S, Aoyama J, Tsukamoto K (2008) The use of morphological and molecular genetic variations to evaluate subspecies issues in the genus *Anguilla*. *Coastal Marine Science* 32:19-29
239. Watanabe S, Aoyama J, Tsukamoto K (2009) A new species of freshwater eel *Anguilla luzonensis* (Teleostei: Anguillidae) from Luzon Island of the Philippines. *Fisheries Science* 75:387-392
240. Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38:1358-1370
241. Westin L (2003) Migration failure in stocked eels *Anguilla anguilla*. *Marine Ecology Progress Series* 254:307-311

242. Wilson AB (2006) Genetic signature of recent glaciation on populations of a near-shore marine fish species (*Syngnathus leptorhynchus*). *Molecular Ecology* 15:1857-1871
243. Winter HV, Jansen HM, Breukelaar AW (2007) Silver eel mortality during downstream migration in the River Meuse, from a population perspective. *ICES Journal of Marine Science* 64:1444-1449
244. Wirth T, Bernatchez L (2001) Genetic evidence against panmixia in the European eel. *Nature* 409:1037-1040
245. Wolf C, Burgener M, Hübner P, Lüthy J (2000) PCR-RFLP analysis of mitochondrial DNA: Differentiation of fish species. *Food Science and Technology* 33:144-150
246. Wouthuyzen S, Aoyama J, Sugeha HY, Miller MJ, Kuroki M, Minegishi Y, et al. (2009) Seasonality of spawning by tropical anguillid eels around Sulawesi Island, Indonesia. *Naturwissenschaften* 96:153-158
247. Wright JM, Bentzen P (1994) Microsatellites: Genetic markers for the future. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 4:384-388
248. Wysujack K (2007) The precautionary approach and the management of the European eel (*Anguilla anguilla*) - critical remarks. *Informationen aus der Fischereiforschung* 54:26-33
249. Yagishita N, Miya M, Yamanoue Y, Shirai SM, Nakayama K, Suzuki N, et al. (2009) Mitogenomic evaluation of the unique facial nerve pattern as a phylogenetic marker within the perciform fishes (Teleostei: Percomorpha). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53:258-266
250. Yang X, Wang C, Wang J, Ma Y, Yin J, Wu H (2009) Isolation and characterization of 12 polymorphic microsatellite loci in Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.). *Conservation Genetics Resources* 1:229-231
251. Yang X, Qian L, Wu H, Fan Z, Wang C (2012) Population differentiation, bottleneck and selection of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) at the Asian edge of its natural range. *Biochemical Systematics and Ecology* 40:6-12
252. Yoshinaga T, Miller MJ, Yokouchi K, Otake T, Kimura S, Aoyama J, et al. (2011) Genetic identification and morphology of naturally spawned eggs of the Japanese eel *Anguilla japonica* collected in the western North Pacific. *Fisheries Science* 77:983-992
253. Zabolotkina EA, Lapirova TB, Nazarova EA (2009) Influence of cadmium ions on some morphofunctional and immune-physiological parameters of perch (*Perca fluviatilis*, Perciformes, Percidae) underyearlings. *Journal of Ichthyology* 49:111-118
254. Zhaoxia C, Yuan L, Ka Hou C (2010) Broader pattern of tandem repeats in the mitochondrial control region of Perciformes. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology* 28:785-794
255. Zompola S, Katselis G, Koutsikopoulos C, Cladas Y (2008) Temporal patterns of glass eel migration (*Anguilla anguilla* L. 1758) in relation to environmental factors in the Western Greek inland waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 80:330-338

8. Disertacijos tema publikuoti straipsniai

1. Sruoga A, Butkauskas D, **Ragauskas A**, Ložys L (2007) Investigation of genetic variability in the European eel (*Anguilla anguilla* (L.)) in Lithuania using microsatellite DNA markers. Acta Zoologica Lituanica 17:116-123. ISSN 1392-1657
2. Butkauskas D, **Ragauskas A**, Sruoga A, Ložys L, Tzeng WN (2009) Current knowledge about European eel *Anguilla anguilla* (L.) mtDNA D-loop region haplotypic variety. Acta Zoologica Lituanica 19:253-267. ISSN 1648-6919
3. **Ragauskas A**, Butkauskas D, Sruoga A (2011) *Anguilla anguilla* ir *A. japonica* individų rūšinės priklausomybės nustatymas molekulinio metodu, pagrįstu mtDNR D-kilpos regiono homologinių sekų analize (Molecular technique for *Anguilla anguilla* and *A. japonica* specimens discrimination based on comparison of homologous mtDNA D-loop region sequences). Veterinarija ir Zootechnika 55:47-52. ISSN 1392-2130
4. Butkauskas D, **Ragauskas A**, Sruoga A, Kesminas V, Ložys L, Rashal I, Tzeng WN, Žalakevičius M (2012) Investigations into genetic diversity of the perch inhabiting Ignalina Nuclear Power Plant cooler and other inland water bodies of Lithuania on the basis of mtDNA analysis. Veterinarija ir Zootechnika 60:7-15. ISSN 1392-2130

9. Konferencijų tezės

1. **Ragauskas A**, Butkauskas D, Sruoga A (2009) Investigation into the haplotypic structure of the European eel *Anguilla anguilla* (L.) population based on mtDNA D-loop sequence analysis. 5th International Conference, Research and Conservation of Biological Diversity in Baltic Region: 113. Daugavpils
2. **Ragauskas A**, Butkauskas D, Sruoga A (2009) European eel *Anguilla anguilla* (L.) mtDNA D-loop region sequence analysis and species

- conservation. International Conference, Biodiversity, Protection and Prospects of Baltic Seashore Habitats: 43. Klaipėda
3. **Ragauskas A**, Butkauskas D, Sruoga A (2009) Genetic diversity of the European eel *Anguilla anguilla* (L.): A case study in the Lithuania. 4th International Student Conference, Biodiversity and Functioning of Aquatic Ecosystems in the Baltic Sea Region: 5. Dubingiai
 4. **Ragauskas A**, Butkauskas D, Sruoga A (2010) Discrimination of *Anguilla anguilla* and *A. japonica* species by comparison of homologous mtDNA D-loop region sequences. 5th International Student Conference, Biodiversity and Functioning of Aquatic Ecosystems in the Baltic Sea Region: 69-70. Palanga
 5. Butkauskas D, **Ragauskas A**, Sruoga A, Ložys L, Rashal I, Tzeng WN, Žalakevičius M (2011) Current knowledge based on D-loop data about perch population genetic structure and phylogeography in the Baltic States. Joint Symposium for the International Collaborative Study among Taiwan-Lithuania-Latvia, Evaluation of Nuclear Power Impact on Perch (*Perca fluviatilis*) Population by means of Genetic Based Analysis and Application of Fish Otoliths as Natural Recorders of Radiocontamination and Thermal Pollution: 29-39. Keelung
 6. Butkauskas D, **Ragauskas A**, Sruoga A, Ložys L, Rashal I (2012) D-loop sequence variation and phylogeographic relationships of perch populations in the Baltic region. 5th International Conference, Baltic Congress of Genetics: 27. Kaunas

10. Padėkos

Nuoširdžiai dėkoju savo disertacinio darbo, taip pat kursinio, bakalauro ir magistro darbų vadovui gerbiamam dr. (hb) Daliui Butkauskui už vadovavimą, visokeriopą pagalbą, pasitikėjimą bei paskatinimą studijuoti VU ir GTC Ekologijos instituto jungtinėje doktorantūroje, Molekulinės ekologijos laboratorijoje. Už visokeriopą pagalbą, palaikymą bei jaukią ir geranorišką aplinką esu dėkingas Molekulinės ekologijos kolektyvui: dr. (hb) D. Butkauskui, prof., habil. dr. A. Sruogai, S. Stropaitytei, dr. P. Prakui, N. Baniūnei, dr. J. Babonui, dr. L. Kutkienei; taip pat anksčiau mūsų laboratorijoje dirbusiems žmonėms. Ačiū dr. V. Kesminui už sutikimą būti mano disertacinio darbo konsultantu bei konsultacijas. Dėkoju visiems savo mokslinių straipsnių bendraautoriams už bendradarbiavimą, ypač už medžiagos surinkimo Lietuvoje ir Latvijoje organizavimą, įvairias konsultacijas ir diskusijas rašant, taisant ir publikuojant mokslines publikacijas. Už žuvų imtis ir/arba pagalbą renkant medžiagą tyrimams esu dėkingas Klaipėdos teritorinės muitinės personalui, dr. S. Stakėnui, dr. L. Raudonikiui, K. Skrupskeliui ir žvejams Sigitui ir Virgiui. Nuoširdžiai dėkoju dr. C. L. Nesbø ir dr. K. S. Jakobsen už greitą atsakymą ir seką, kurios reprezentavo visus skirtingus *Perca fluviatilis* mtDNR D-kilpos regiono haplotipus, atsiuntimą. Taip pat noriu padėkoti dr. Ž. Pūčiui, J. Mažeikytei, E. Jakubavičiūtei bei dr. R. Repečkai už bendradarbiavimą. Šis darbas nebūtų įmanomas be gautos finansinės paramos iš Tarptautinio mokslinio bendradarbiavimo tarp Taivano, Lietuvos ir Latvijos paramos fondo, Lietuvos mokslo tarybos, Valstybinio studijų fondo bei LR Švietimo ir mokslo ministerijos.

Galiausiai, dėkoju savo Tėvui, Jonui, Motinai Dainai, Broliai Jurgiui bei kitiems giminaičiams ir draugams už visokeriopą pagalbą, palaikymą bei motyvacijos skatinimą disertacinio darbo rašymo metu.

11. Priedai

1 lentelė. Ungurių mikrosatelitinių regionų alelių dydžiai ir pasirinktų individų genotipai.

Nr.	Individo kodas	Regionas				
		Aro121	Aro063	Ang101	Ang151	Ang114
1	B.J. 1	115/134	181/188	-	177/181	-
2	B.J. 6	127/134	182/186	170/174	173/181	-
3	B.J. 6A	121/141	162/181	178/190	171/181	214/227
4	B.J. 7	119/127	177/185	166/178	167/181	-
5	B.J. 10	129/141	178/187	166/176	175/187	208/227
6	B.J. 12	123/127	181/192	-	167/183	-
7	B.J. 14	135/135	186/186	172/187	173/181	194/227
8	B.J. 15	111/111	177/183	178/180	175/181	218/246
9	B.J. 16	111/133	185/188	164/168	-	194/214
10	B.J. 17	121/127	187/187	-	167/181	-
11	B.J. 18	121/134	181/186	-	167/194	-
12	B.J. 21	117/129	-	172/176	167/175	219/219
13	K.M. 4	101/111	173/181	176/180	177/181	214/227
14	K.M. 6	115/127	186/188	174/187	-	-
15	K.M. 7	-	192/201	168/172	173/177	203/220
16	K.M. 9	145/145	181/188	176/182	181/185	218/229
17	K.M. 10	123/132	181/185	168/168	175/175	-
18	I.(D.) 113	127/129	177/181	164/180	173/181	-
19	I.(S.) 2	115/138	164/186	-	181/181	-
20	I.(S.) 3	117/121	185/187	178/178	161/179	214/214
21	I.(S.) 4	121/123	182/195	163/170	167/183	194/229
22	I.(S.) 5	129/129	181/187	164/178	173/181	194/214
23	I.(S.) 8	125/125	183/195	-	167/173	203/208
24	I.(S.) 9	123/134	182/187	180/182	167/183	-
25	I.(S.) 14	113/141	188/191	177/180	173/185	-
26	I.(S.) 15	111/123	181/184	184/184	179/189	-
27	I.(S.) 18	109/127	171/181	164/174	173/179	-
28	I.(S.) 19	125/127	187/187	-	-	-
29	I.(S.) 20	109/138	181/190	160/184	173/181	-
30	I.(S.) 21	119/123	170/187	164/182	167/179	209/227
31	I.(S.) 44	115/129	181/184	167/182	181/196	216/230
32	I.(S.) 46	121/123	177/181	172/174	173/183	214/214
33	I.(S.) 49	117/131	177/195	162/174	183/189	214/230
34	I.(S.) 50	121/127	181/188	-	181/187	227/227
35	I.(S.) 54	113/123	164/181	169/178	181/185	-
36	I.(S.) 55	111/115	185/201	-	167/167	-
37	I.(S.) 56	136/143	182/192	178/178	175/179	-
38	I.(S.) 57	121/125	177/183	166/176	173/179	-

2 lentelė. Visų tirtų *A. anguilla* individų, tirtų naudojant mikrosatelitinės DNR žymenis, genotipai.

Nr.	Imtis	Individo kodas	Regionas				
			<i>Aro121</i>	<i>Aro063</i>	<i>Ang101</i>	<i>Ang151</i>	<i>Ang114</i>
1	KM2004	K.M. 102	07/07	05/06	04/05	03/04	03/03
2		K.M. 103	05/09	04/05	04/04	03/06	06/06
3		K.M. 104	07/08	06/07	05/05	04/06	06/07
4		K.M. 105	03/07	01/06	04/04	01/03	07/10
5		K.M. 106	09/09	05/05	05/05	05/05	02/09
6		K.M. 107	04/07	06/06	02/02	03/06	02/07
7		K.M.1095	08/08	05/06	05/05	05/05	09/09
8		K.M.1242	04/04	02/06	02/06	04/04	02/09
9	KM2006	K.M. 1	03/05	05/06	02/02	03/03	05/05
10		K.M. 2	05/08	05/06	02/04	03/04	04/04
11		K.M. 3	06/06	06/08	04/04	05/06	05/05
12		K.M. 4	01/03	04/05	05/05	04/05	05/07
13		K.M. 5	05/08	06/06	04/04	03/05	02/02
14		K.M. 6	05/08	06/06	04/06	05/06	03/05
15		K.M. 7	08/08	07/09	03/04	03/04	03/06
16		K.M. 8	05/08	05/06	04/05	04/04	07/07
17		K.M. 9	13/13	05/06	04/05	06/06	06/07
18		K.M. 10	06/08	06/06	03/03	04/04	05/07
19	BJ2005	B.J. 1	04/09	05/06	04/04	04/05	06/06
20		B.J. 2	08/08	05/05	05/05	04/05	09/09
21		B.J. 3	09/09	05/05	02/05	04/05	04/06
22		B.J. 4	09/09	03/04	05/05	04/05	09/09
23		B.J. 5	04/05	06/06	03/03	03/03	07/07
24		B.J. 6	07/09	05/06	04/04	04/05	05/05
25		B.J. 6A	06/11	01/05	05/06	03/05	05/07
26		B.J. 7	05/07	04/06	03/05	02/05	02/07
27		B.J. 8	07/12	05/06	05/05	04/04	02/06
28		B.J. 9	08/08	05/06	05/05	03/04	06/06
29		B.J. 10	08/11	04/06	03/04	04/06	04/07
30		B.J. 11	09/09	03/05	04/04	03/04	07/08
31		B.J. 12	06/07	05/07	03/03	02/05	05/05
32		B.J. 13	06/08	05/05	04/06	02/04	02/05
33		B.J. 14	10/10	06/06	04/07	03/05	02/07
34		B.J. 15	03/03	04/05	05/05	04/05	06/11
35		B.J. 16	03/08	06/06	02/03	04/04	02/05
36		B.J. 17	06/07	06/06	05/05	02/05	07/07
37		B.J. 18	06/09	05/06	04/04	03/07	02/06
38		B.J. 19	05/09	06/07	03/05	03/05	02/05
39		B.J. 20	04/08	06/06	02/03	04/05	05/07
40		B.J. 21	05/08	05/07	04/04	02/03	06/06
41		B.J. 22	05/06	05/05	05/05	05/05	06/06
42		B.J. 23	05/05	06/06	03/04	02/03	02/02
43	RĮ2005	L. 147	05/06	06/06	03/03	05/06	02/02
44		L. 148	06/07	03/05	04/04	02/03	02/05
45		L. 149	05/05	01/06	03/04	02/05	04/06
46		L. 150	02/02	06/06	03/05	05/05	04/05
47		L. 151	04/08	06/07	02/05	03/06	04/07
48		L. 154	-	-	-	-	02/02
49		L. 158	-	05/05	04/04	04/04	02/06
50		L. 160	06/06	06/06	04/04	04/04	02/06

2 lentelė. Tęsinys.

Nr.	Imtis	Individo kodas	Regionas				
			Aro121	Aro063	Ang101	Ang151	Ang114
51	SIE2006b	I.(S.) 1	01/01	04/05	05/05	04/05	05/07
52		I.(S.) 2	05/08	02/06	04/04	05/05	05/05
53		I.(S.) 3	05/06	06/06	05/05	01/05	05/05
54		I.(S.) 4	06/06	05/08	02/02	02/06	02/07
55		I.(S.) 5	08/08	05/06	02/05	03/05	02/05
56		I.(S.) 6	05/09	06/06	04/04	04/05	02/06
57		I.(S.) 7	12/12	05/06	03/03	06/06	05/05
58		I.(S.) 8	07/07	05/07	04/05	02/03	03/04
59		I.(S.) 9	06/09	05/06	05/05	02/06	07/09
60		I.(S.) 10	08/09	02/06	04/04	02/06	05/07
61		I.(S.) 11	05/07	05/06	02/06	05/06	05/06
62		I.(S.) 12	08/08	05/05	05/05	03/03	05/07
63		I.(S.) 13	06/06	05/07	04/04	02/05	04/04
64		I.(S.) 14	04/11	06/07	05/05	03/06	05/05
65		I.(S.) 15	03/06	05/05	05/05	05/07	04/04
66		I.(S.) 16	07/08	05/05	02/02	03/03	02/08
67		I.(S.) 17	07/07	05/05	02/03	03/03	02/02
68		I.(S.) 18	03/07	03/05	02/04	03/05	04/05
69		I.(S.) 19	07/07	06/06	03/05	02/05	02/07
70		I.(S.) 20	03/11	05/07	04/04	03/05	06/08
71		I.(S.) 21	05/06	03/06	02/05	02/04	04/07
72	SIE2006a	I.(S.) 39	09/10	06/06	03/06	03/05	04/05
73		I.(S.) 40	09/09	02/06	05/06	04/04	04/04
74		I.(S.) 41	09/09	07/07	03/06	02/04	05/05
75		I.(S.) 42	05/05	05/06	04/06	02/06	05/05
76		I.(S.) 43	06/09	05/06	06/06	03/05	05/05
77		I.(S.) 44	05/08	05/05	05/05	05/08	05/07
78		I.(S.) 45	06/09	06/06	03/04	03/07	08/09
79		I.(S.) 46	06/06	04/05	04/04	03/05	05/05
80		I.(S.) 47	05/06	06/06	03/03	04/05	05/05
81		I.(S.) 48	05/05	05/05	03/04	06/07	06/06
82		I.(S.) 49	05/08	04/08	02/04	06/07	05/07
83		I.(S.) 50	06/08	05/06	02/04	05/06	07/07
84		I.(S.) 51	05/05	06/06	04/04	01/05	05/05
85		I.(S.) 52	06/06	04/06	04/04	05/05	05/07
86		I.(S.) 53	04/04	06/06	03/03	03/06	05/07
87		I.(S.) 54	04/07	02/05	03/04	05/05	05/07
88		I.(S.) 55	04/04	06/09	03/05	02/02	05/06
89		I.(S.) 56	09/09	05/07	05/05	04/05	07/07
90		I.(S.) 57	06/06	04/05	02/04	03/04	02/07
91		I.(S.) 58	04/05	04/04	04/05	05/05	05/05
92	DRI2004	I.(D.) 108	07/07	04/06	05/05	02/07	05/05
93		I.(D.) 109	07/08	04/06	03/04	03/03	02/07
94		I.(D.) 110	07/09	05/06	04/04	02/06	07/07
95		I.(D.) 111	04/04	05/06	05/06	05/05	06/07
96		I.(D.) 112	03/06	04/06	03/03	05/05	02/05
97		I.(D.) 113	08/08	04/05	02/05	04/05	02/04
98		I.(D.) 114	08/08	05/07	04/04	04/04	06/06
99		I.(D.) 115	08/08	05/07	03/04	02/03	06/06

2 lentelė. Tęsinys.

Nr.	Imtis	Individo kodas	Regionas				
			<i>Aro121</i>	<i>Aro063</i>	<i>Ang101</i>	<i>Ang151</i>	<i>Ang114</i>
100	DRI2006	1D	05/06	01/06	06/06	03/05	02/07
101		2D	05/05	06/06	04/04	04/04	02/03
102		3D	05/05	05/05	04/05	01/04	05/08
103		4D	04/04	06/06	03/04	03/03	03/06
104		5D	02/02	04/09	01/04	05/05	05/08
105		6D	03/07	01/05	04/04	05/05	06/06
106		7D	08/08	06/06	05/05	04/05	06/08
107		8D	07/07	06/07	06/06	05/05	02/05
108		9D	07/07	04/08	03/03	05/06	06/08
109		10D	08/09	03/06	01/05	04/05	02/04
110		11D	02/02	04/05	04/05	03/05	08/08
111		12D	02/06	05/08	04/05	04/06	06/07
112		13D	05/09	05/07	03/05	03/06	01/06
113		14D	06/09	06/08	04/05	04/06	03/06
114		15D	07/09	05/08	05/05	03/05	06/06

Disertacinio darbo imtys: BJ2005 – Baltijos jūros 2005 metų ungurių imtis; KM2004 – Kuršių marių 2004 metų ungurių imtis; KM2006 – Kuršių marių 2006 metų ungurių imtis; RĮ2005 – Rygos įlankos 2005 metų ungurių imtis; SIE2006a – Siesarčio ežero 2006. 01. ungurių imtis; SIE2006b – Siesarčio ežero 2006. 05. ungurių imtis; DRI2004 – Dringio ežero 2004 metų ungurių imtis; DRI2006 – Dringio ežero 2006 metų ungurių imtis.

3 lentelė. Apskaičiuotos keturių analizių, naudojant *P. fluviatilis* mtDNR D-kilpos regiono duomenis, haplotipų įvairovės parametro (h), nukleotidų pakaitų vidurkio koeficiento (K), polimorfinių saitų skaičiaus (S) ir nukleotidų įvairovės parametro (π) vertės bei bendras haplotipų ir haplogrupių skaičius ešerių imtyse, kurios reprezentuoja Lietuvoje ir Latvijoje tirtas ešerių populiacijas bei kitų šalių ešerių populiacijas.

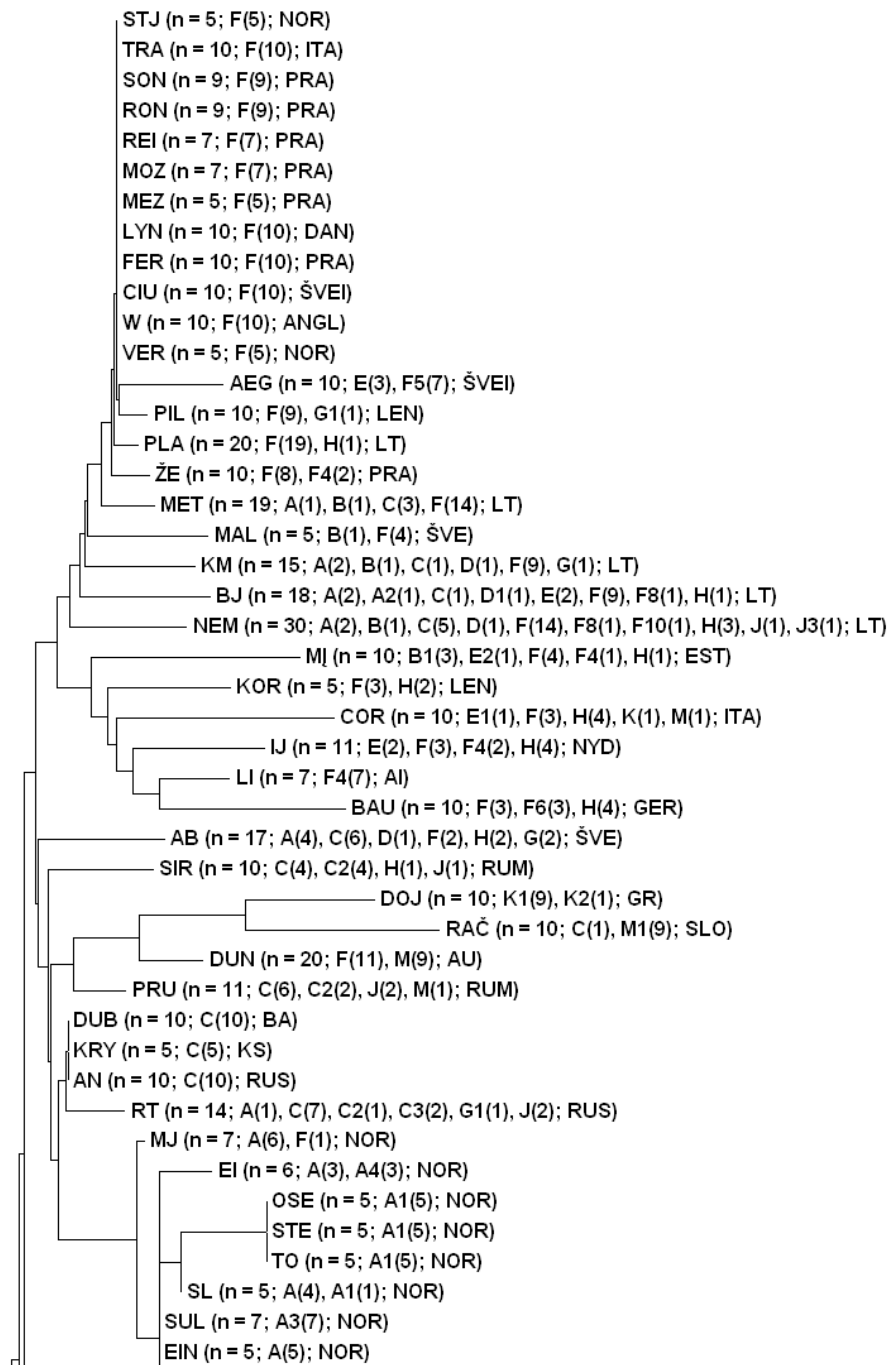
Analizė	Imtys (n / N)	Haplotipai / Haplogrupės	h	K	S	π	Duomenys
A	RĪ (n = 21 / N = 1)	7 / 6	0,85238	3,17619	7	0,00338	Sruoga <i>et al.</i> 2007b
	ŠŽ (n = 34 / N = 1)	6 / 5	0,53119	1,95187	8	0,00195	Disertacinio darbo duomenys
	BAB (n = 24 / N = 1)	8 / 5	0,81884	3,65942	10	0,00425	
	CIR (n = 38 / N = 1)	7 / 4	0,58464	2,78378	10	0,0027	
	KĀL (n = 23 / N = 1)	5 / 2	0,56522	3,0751	9	0,00295	
	iš viso (n = 140 / N = 5)	18 / 7	0,76393	3,47009	14	0,00357	Disertacinio darbo duomenys; Sruoga <i>et al.</i> 2007b
B	BJ (n = 18 / N = 1)	8 / 6	0,75163	2,67974	10	0,00269	Sruoga <i>et al.</i> 2007b
	KM (n = 15 / N = 1)	6 / 5	0,64762	2,22857	8	0,00286	
	DRŪ (n = 53 / N = 1)	8 / 4	0,71843	3,29608	10	0,00335	Disertacinio darbo duomenys
	MET (n = 19 / N = 1)	4 / 4	0,45029	1,1345	7	0,00185	
	NEM (n = 30 / N = 1)	10 / 7	0,75862	2,51954	11	0,00315	
	NER (n = 16 / N = 1)	6 / 4	0,81667	3,21667	9	0,00335	
	PLA (n = 20 / N = 1)	2 / 2	0,1	0,5	5	0,00026	
	iš viso (n = 171 / N = 7)	20 / 8	0,77523	2,94572	16	0,00366	Disertacinio darbo duomenys; Sruoga <i>et al.</i> 2007b

● – šio parametro verčių skaičiavimai atlikti neatsižvelgiant į sekose esančias delecijas; A analizė – apskaičiuoti pavienių Latvijos ešerių imčių ir ešerių imties, reprezentuojančios visą Latvijos ešerių populiaciją, genetinės įvairovės parametrai; B analizė – apskaičiuoti pavienių Lietuvos ešerių imčių ir ešerių imties, reprezentuojančios visą Lietuvos ešerių populiaciją, genetinės įvairovės parametrai; RĪ – Rygos įlanka; ŠŽ – Šventės ežeras; BAB – Babytės ežeras; CIR – Cīrīšu (ežeras); KĀL – Kālezers (ežeras); BJ – Baltijos jūra; KM – Kuršių marios; DRŪ – Drūkšiai (ežeras); MET – Metelys (ežeras); NEM – Nemunas (upė); NER – Neris (upė); PLA – Plateliai (ežeras).

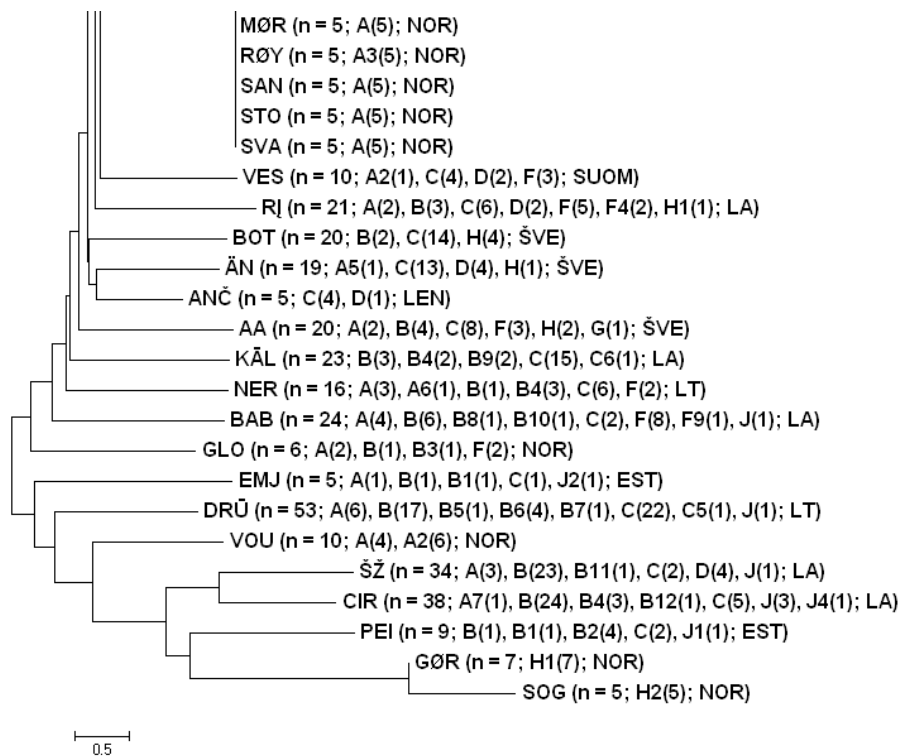
3 lentelė. Tęsinys.

Analizė	Imtys (n / N)	Haplotipai / Haplogrupės	h	K	S	π^*	Duomenys
C	AI (n = 7 / N = 1)	1 / 1	0	0	0	0	Nesbø <i>et al.</i> 1999
	AU (n = 20 / N = 1)	2 / 2	0,52105	2,08421	4	0,00539	
	BA (n = 10 / N = 1)	1 / 1	0	0	0	0	
	GR (n = 10 / N = 1)	2 / 1	0,2	0,4	2	0,00103	
	KS (n = 5 / N = 1)	1 / 1	0	0	0	0	
	DAN (n = 10 / N = 1)	1 / 1	0	0	0	0	
	EST (n = 24 / N = 3)	11 / 7	0,9058	4,41667	12	0,0054	
	GER (n = 10 / N = 1)	3 / 2	0,73333	3,46667	7	0,00379	
	ITA (n = 20 / N = 2)	5 / 5	0,55789	2,74211	10	0,00275	
	LEN (n = 20 / N = 3)	5 / 4	0,61579	1,98421	8	0,00209	
	NYD (n = 11 / N = 1)	4 / 3	0,8	2,94545	6	0,00132	
	NOR (n = 108 / N = 19)	10 / 4	0,7821	2,79733	12	0,00404	Refseth <i>et al.</i> 1998, Nesbø <i>et al.</i> 1999
	PRA (n = 57 / N = 7)	2 / 1	0,06892	0,13784	2	0	Nesbø <i>et al.</i> 1999
	RUM (n = 21 / N = 2)	5 / 4	0,7	1,45714	9	0,00278	
	RUS (n = 24 / N = 2)	6 / 3	0,5	0,63768	5	0,00143	
	SLO (n = 10 / N = 1)	2 / 2	0,2	0,8	4	0,00207	
	ŠVE (n = 81 / N = 5)	8 / 6	0,70957	2,68086	9	0,00272	Nesbø <i>et al.</i> 1998b, Refseth <i>et al.</i> 1998
	ANGL (n = 10 / N = 1)	1 / 1	0	0	0	0	Nesbø <i>et al.</i> 1999
	SUOM (n = 10 / N = 1)	4 / 4	0,77778	2,88889	7	0,00264	
	ŠVEI (n = 20 / N = 2)	3 / 2	0,63684	0,74737	2	0,00124	
	iš viso (n = 488 / N = 56)	34 / 9	0,84201	2,93398	23	0,00457	Nesbø <i>et al.</i> 1998b, Refseth <i>et al.</i> 1998, Nesbø <i>et al.</i> 1999
D	iš viso (n = 799 / N = 68)	53 / 9	0,84604	3,30657	33	0,00443	Disertacinio darbo duomenys; Nesbø <i>et al.</i> 1998b, Refseth <i>et al.</i> 1998, Nesbø <i>et al.</i> 1999, Sruoga <i>et al.</i> 2007b

C analizė – apskaičiuoti ešerių imčių, reprezentuojančių skirtingas Eurazijos, išskyrus Latvijos ir Lietuvos, ešerių populiacijas, genetinės įvairovės parametrai; D analizė – apskaičiuoti ešerių imties, reprezentuojančios visas tirtas Eurazijos ešerių imtis, genetinės įvairovės parametrai; AI – Airija; AU – Austrija; BA – Baltarusija; GR – Graikija; KS – Kaliningrado sritis; DAN – Danija; EST – Estija; GER – Vokietija; ITA – Italija; LEN – Lenkija; NYD – Nyderlandai; NOR – Norvegija; PRA – Prancūzija; RUM – Rumūnija; RUS – Rusija; SLO – Slovėnija; ŠVE – Švedija; ANGL – Anglija; SUOM – Suomija; ŠVEI – Šveicarija; N – šalies ešerių imtį sudarančių imčių bendras skaičius.



1 pav. NJ dendrograma pagrįsta K_{XY} atstumais tarp visų skirtingų Eurazijos ešerių imtyse esančių mtDNR haplotipų: visos Nesbø *et al.* 1998b, Refseth *et al.* 1998, Nesbø *et al.* 1999, Sruoga *et al.* 2007b ir disertacinio darbo imtys.



Duomenų pateikimo struktūra: konkreti imtis (imties dydis (n); haplotipas (skaitlingumas); šalis)	
Imtys:	W - Windermere (ežeras), AA - Anadrominiai A, AB - Anadrominiai B, AN - Angara (upė), ÅN - Ångersjön (ežeras), BJ - Baltijos jūra, EI - Eikern (ežeras), IJ - Eiselio ežeras, KM - Kuršių marios, LI - Li (upė), MĲ - Matsalu įlanka, MJ - Mjær (ežeras), RI - Rygos įlanka, RT - Rybinsko tvenkinys, SL - "Store Lauerant" (ežeras), ŠŽ - Šventės ežeras, TO - Toke (ežeras), ŽE - Ženevos ežeras, AEG - Aegeri (ežeras), ANČ - Ančia (ežeras), BAB - Babytės ežeras, BAU - Bautzen (ežeras), BOT - Botnijos įlanka, CIR - Cirišų (ežeras), CIU - Ciuricho ežeras, COR - Corbara (ežeras), DOJ - Dojrano ežeras, DRŪ - Druksiai (ežeras), DUB - Dubrovskoje (ežeras), DUN - Dunojus (upė), EIN - Einavann (ežeras), EMJ - Emajegis (upė), FER - Fermur (ežeras), GLO - Gloma (upė), GØR - Gorja (ežeras), KÅL - Kålezers (ežeras), KOR - Kortowö (ežeras), KRY - Krylovo (ežeras), LYN - Lyngsø (ežeras), MAL - Malarenas (ežeras), MET - Metelys (ežeras), MEZ - Mezas (upė), MOZ - Mozelis (upė), MØR - Morkvann (ežeras), NEM - Nemunas (upė), NER - Neris (upė), OSE - Oseidvann (ežeras), PEI - Peipaus ežeras, PIL - Pilica (upė), PLA - Plateliai (ežeras), PRU - Prutas (upė), RAČ - Rače (ežeras), REI - Reinas (upė), RON - Rona (upė), RØY - Røysjø (ežeras), SAN - Sandungen (ežeras), SIR - Siretas (upė), SOG - Sognsvann (ežeras), SON - Sona (upė), STE - Steinbutjonn (ežeras), STJ - Storsjøen (ežeras), STO - Stordammen (ežeras), SVA - Svartvann (ežeras), SUL - Suluvatn (ežeras), TRA - Trazimenas (ežeras), VER - Vermunden (ežeras), VES - Vesijärvi (ežeras), VOU - Vourasjavre (ežeras).
Šalys:	AI - Airija, AU - Austrija, BA - Baltarusija, GR - Graikija, KS - Kaliningrado sritis, LA - Latvija, LT - Lietuva, DAN - Danija, EST - Estija, GER - Vokietija, ITA - Italija, LEN - Lenkija, NYD - Nyderlandai, NOR - Norvegija, PRA - Prancūzija, RUM - Rumunija, RUŠ - Rusija, SLO - Slovėnija, ŠVE - Švedija, ANGL - Anglija, SUOM - Suomija, ŠVEI - Šveicarija.

1 pav. Tęsinys. NJ dendrograma pagrįsta K_{XY} atstumais tarp visų skirtingų Eurazijos ešerių imtyse esančių mtDNR haplotipų: visos Nesbø *et al.* 1998b, Refseth *et al.* 1998, Nesbø *et al.* 1999, Sruoga *et al.* 2007b ir disertacinio darbo imtys.

Nr.	SEKOS	40	57	124	135	147	160	201	205	209	215	216	218	224	225	228	229	237	242	254	259	262	265	270	278	279	280	283	289	290	291	
1	Ang1-R-32J	A	C	G	G	A	C	G	A	G	G	C	G	C	A	A	C	G	T	C	A	T	G	T	T	G	A	T	C	T	C	
2	Ang1-R-1J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
3	Ang1-R-2J	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.	
4	Ang1-R-3J	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
5	Ang1-R-4J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.		
6	Ang1-R-5J	.	.	A	.	.	.	.	.	.	A	.	A	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	.	.		
7	Ang1-R-6J	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	.		
8	Ang1-R-7J	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.		
9	Ang1-R-8J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	T	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
10	Ang1-R-9J	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.	
11	Ang1-R-10J	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
12	Ang1-R-11J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	.	.	
13	Ang1-R-12J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	
14	Ang1-R-13J	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
15	Ang1-R-14J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
16	Ang1-R-15J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	G	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
17	Ang1-R-16J	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	A	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.	.	.	
18	Ang1-R-18J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	G	.	.	.	.	
19	Ang1-R-19J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	T	G	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	
20	Ang1-R-20J	.	T	.	G	.	.	.	.	.	.	.	A	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	
21	Ang1-R-21J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	
22	Ang1-R-22J	.	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	
23	Ang1-R-23J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
24	Ang1-R-24J	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	
25	Ang1-R-25J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	
26	Ang1-R-26J	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	.	C	.	
27	Ang1-R-27J	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	A	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
28	Ang1-R-28J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	G	.	A	.	.	.	.	.	.	C	.	T	.	.	.	.	.	
29	Ang1-R-29J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
30	Ang1-R-30J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	
31	Ang1-R-31J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Nr.	SEKOS	296	299	301	303	304	308	311	317	320	323	339	351	354	361	364	369	370	371	372	375	393	403	404	405	406	423	465	466	494	
1	Ang1-R-32J	T	A	C	G	G	G	G	G	A	T	T	A	A	A	C	A	A	C	T	C	A	T	C	A	C	T	T	A	T	
2	Ang1-R-1J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	T	.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	Ang1-R-2J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	Ang1-R-3J	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	C	.	.	.	.	.	.	.	.
5	Ang1-R-4J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.
6	Ang1-R-5J	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	Ang1-R-6J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	Ang1-R-7J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
9	Ang1-R-8J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
10	Ang1-R-9J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
11	Ang1-R-10J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
12	Ang1-R-11J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
13	Ang1-R-12J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
14	Ang1-R-13J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.
15	Ang1-R-14J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
16	Ang1-R-15J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
17	Ang1-R-16J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
18	Ang1-R-18J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
19	Ang1-R-19J	.	.	.	.	.	.	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.	.	T	C	.	.	.	.
20	Ang1-R-20J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
21	Ang1-R-21J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.
22	Ang1-R-22J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
23	Ang1-R-23J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
24	Ang1-R-24J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.	.	.
25	Ang1-R-25J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
26	Ang1-R-26J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
27	Ang1-R-27J	.	G	.	.	.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
28	Ang1-R-28J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
29	Ang1-R-29J	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	C	.	.	G	.	.	.	.	.
30	Ang1-R-30J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
31	Ang1-R-31J	.	.	T	.	A	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.

2 pav. Tiriamų ungurių (*A. japonica*) mtDNR D-kilpos regiono 500 bp ilgio sekų palyginimas.

4 lentelė. Išskirtų *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono haplogrupių charakteristikos.

Nr.	Haplogrupė	Haplogrupės charakteristikos		
		N	Šaka	Haplotipų įvairovė
1	A	15	A-B-D	M3, BJ7, BJ12, BJ13, GR5, KM3, KM4, NG4, RM2, RM5, RM10, RM11, BAL21, DRI7
2	A1	1		LA6
3	A2	1		BJ19
4	A3	2		SIE13
5	A4	1		SIE1
6	B	14		M4, BJ24, BJ28, GL3, GR3, LA4, BAL9, BAL10, BAL23, DRI1
7	C	9	C	KM2, LS2, NL3, SW5, DRI3, SIE2, SIE9
8	C1	16		M1, FR6, GL6, KM13, LS8, BAL11, SIE4
9	C2	4		BJ21, DK5, GR6
10	C3	2		BAL20, SIE3
11	C4	5		NG2, NG3
12	C5	18		BJ14, BJ20, BJ25, DK6, GL1, KM5, KM7, RM3, RM7, DRI2, DRI11, SIE7, SIE17, SIE18
13	C6	5		LA5, SW3, BAL14, SIE19
14	C7	10		BJ16, DK3, KM10, NG5, NL4, PI1, DRI4, SIE23
15	C8	1		KM1
16	C9	1		SP1
17	D	5	A-B-D	BJ3, BJ9, KM6, NL1
18	E	4	E	BJ23, DK2, KM9
19	E1	1		D5
20	E2	1		BAL17
21	E3	1		BJ6
22	F	3	F	GL5, KM12, SIE11
23	F1	9		D3, BJ18, BJ26, BJ27, LS4, LS5, SW1, SIE5
24	F2	8		M5, BJ10, GR2, LA1, BAL1, BAL2, SIE8, SIE22
25	F3	4		BJ15, SW6, DRI12, SIE10
26	F4	1		BJ11
27	F5	1		NG6
28	F6	10		M2, FR4, NL2, RM9, SW2, BAL13, SIE6, SIE16
29	F7	14		BJ1, BJ17, FR3, LA2, LA8, LS6, RM1, SW7, BAL7, DRI10, SIE14
30	F8	8		BJ8, KM8, KM11, KM14, LS7, RM6, BAL12, BAL19
31	F9	2		BAL8, DRI8
32	F10	1		SIE12
33	F11	2		BJ4, PI3
34	F12	1		PI2
35	G	1	G-H	FR2
36	G1	1		BAL18
37	H	17		M6, BJ5, DK1, FR5, GL4, GR4, LA3, LS1, PI4, BAL16, SIE21
38	H1	1	I-J-K-L	GR7
39	I	9		BJ2, DK4, GL2, GR1, SP2, BAL3, BAL5, BAL6
40	I1	3		BJ22, DRI9, SIE15
41	I2	2		D2, D6
42	I3	1		DRI5
43	I4	1		BAL22
44	J	3		FR1, SW4, SIE20
45	K	1		BAL15
46	L	7		NG1, BAL4, DRI6
47	L1	1		LA7

N – bendras haplotipų skaičius.

5 lentelė. Informacija apie visus ankstesnių tyrimų (Lintas *et al.* 1998, Minegishi *et al.* 2005 ir nepublikuotas Murgia R., Tola G., Hirano J. ir Archer S. N. tyrimas) metu nustatytus *A. anguilla* mtDNR D-kilpos regiono haplotipus.

Nr.	Haplotipas	Haplogrupė	Imtys														
			D	M	D K	F R	G L	G R	L S	N G	N L	P I	R M	S P	S W	V I L	
1	M3	A		1													
2	GR5							1									
3	NG4									1							
4	RM2												1				
5	RM5												1				
6	RM10												1				
7	RM11												1				
8	DRI7															1	
9	M4	B		1													
10	GL3						1										
11	GR3							1									
12	LS2	C							1								
13	NL3										1						
14	SW5														1		
15	M1	C1	1	1									1				
16	FR6					1											
17	GL6						1										
18	LS8								1								
19	DK5	C2			1												
20	GR6							1									
21	NG2	C4								1							
22	NG3		1							1							
23	DK6	C5			1												
24	GL1						1										
25	RM3												1				
26	RM7												1				
27	SW3	C6													1		
28	DK3	C7			1												
29	NG5									1							
30	NL4										2						
31	PI1											1					
32	SP1	C9												1			
33	NL1	D									1						
34	DK2	E			1												
35	D5	E1	1														
36	GL5	F					1										
37	D3	F1	1														
38	LS4								1				1				
39	LS5								1								
40	SW1														1		
41	M5	F2		1													
42	GR2							1									
43	SW6	F3													1		
44	NG6	F5								1							
45	M2	F6		1													
46	FR4					1											
47	NL2								1		1						
48	RM9												1				
49	SW2															1	

5 lentelė. Tęsinys.

Nr.	Haplotipas	Haplogrupė	Imtys															V I L
			D	M	D K	F R	G L	G R	L S	N G	N L	P I	R M	S P	S W			
50	FR3	F7				1												
51	LS6								1									
52	RM1												1					
53	SW7															1		
54	LS7	F8							1									
55	RM6												1					
56	PI3	F11										1						
57	PI2	F12										1						
58	FR2	G				1												
59	M6	H		1														
60	DK1				1													
61	FR5					1												
62	GL4						1											
63	GR4							1										
64	LS1								1									
65	PI4												1					
66	GR7	H1						1										
67	DK4	I			1													
68	GL2						1											
69	GR1							1										
70	SP2														1			
71	D2	I2	1															
72	D6			1														
73	FR1	J				1												
74	SW4															1		
75	NG1	L								1								

Ankstesnių tyrimų imtys: D – Dublinas; M – Cabras lagūna; DK – Arresø (ežeras); FR – Prancūzijos pajūris; GL – Portugalijos pajūris; GR – Messolonghi lagūna; LS – Lesina lagūna; NG – Reinas (upė); NL – „Nieu Koop“ lagūna; PI – Pizos miestas; RM – Tibras (upė); SP – Barcelonos uostas; SW – Švedijos pajūris; VIL – Vilaine (upė).

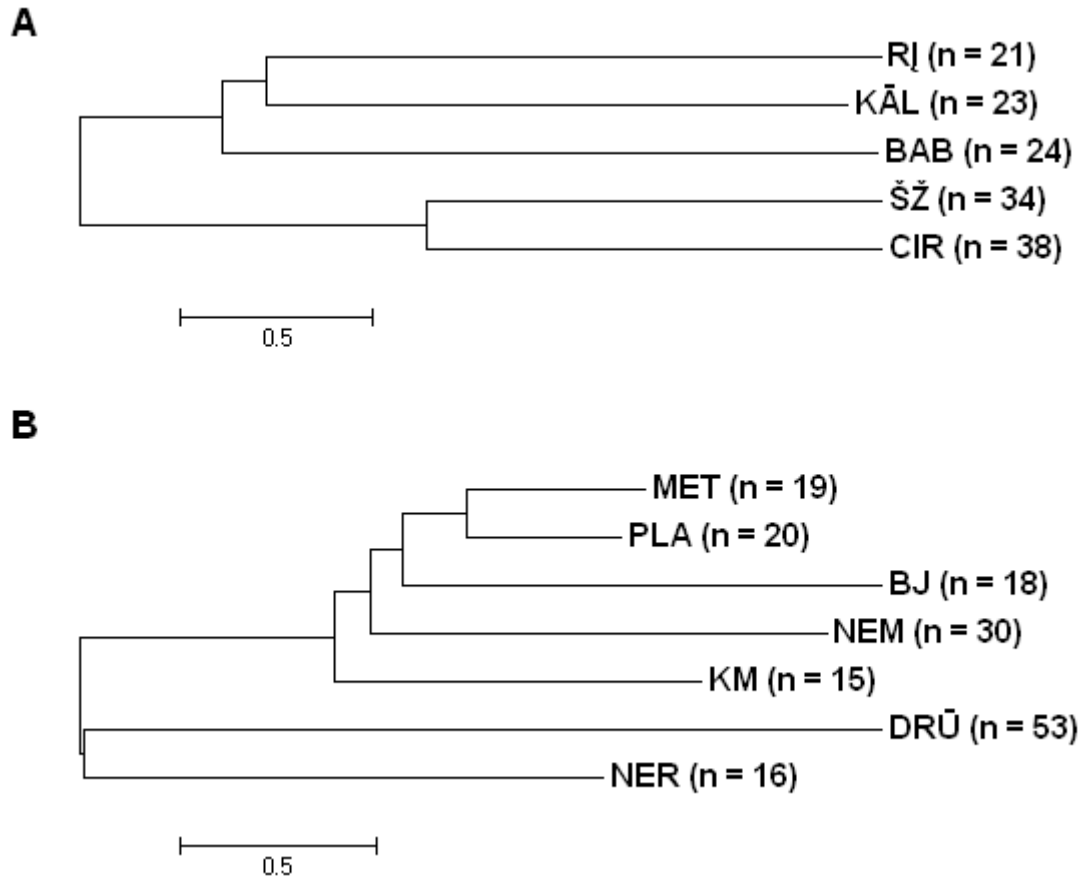
Nr.	Haplotipas	Sen•	Haplogrupė	36	56	67	95	101	118	136	147	153	156	159	182	192	207	210	234	246	249	273	282	285	294	309	324	351	381	387	390	393	N	
1	A		A	G	A	A	T	A		C	C	T	T	A	C	T	C	C	C	T	G	A	C	T	G	A	A	C	A	G	T	A	85	
2	A1	K		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
3	A2	O		.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
4	A3			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	1
5	A4			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	1
6	A5			.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
7	A6			.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
8	A7			.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
9	A8			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	1
10	B		B	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	41	
11	B1	M		.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	1
12	B2			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	A	.	.	.	2
13	B3			.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	1
14	B4			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	C	.	1
15	B5			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	1
16	C		C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	10	
17	C1	L		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
18	C2	P		.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	G	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
19	C3			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
20	D		D	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	T	.	A	.	.	8
21	D1	H		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
22	E		E	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	10
23	E1	I		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	1
24	E2	J		A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	1
25	E3	N		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	1
26	F		F	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	7
27	F1			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	A	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	1
28	F2			.	.	.	.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	A	.	.	G	.	.	.	1
29	G		G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	10
30	G1			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
31	G2			.	.	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
32	H	Q	H	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	1
33	H1			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	1
34	I		I	.	.	.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	T	.	A	.	.	.	1

3 pav. Visų nustatytų disertacinio darbo ir ankstesnių tyrimų (Aoyama & Tsukamoto 1997, Wolf *et al.* 2000, Aoyama *et al.* 2001, Daemen *et al.* 2001, Lin *et al.* 2001, Minegishi *et al.* 2005 ir GenBank duomenys (EF427617-EF427618, EU223996-EU223997, EU492326-EU492327)) metu *A. anguilla* mtDNR cyt *b* haplotipų suvestinė: ● – senesnis haplotipo pavadinimas; visos sekos lygintos pagal haplotipo A seką (GenBank: AF368247); N – haplotipo dažnis.

6 lentelė. Informacija apie visus ankstesnių tyrimų (Aoyama & Tsukamoto 1997, Wolf *et al.* 2000, Aoyama *et al.* 2001, Daemen *et al.* 2001, Lin *et al.* 2001, Minegishi *et al.* 2005 ir GenBank duomenys (EF427617-EF427618, EU223996-EU223997, EU492326-EU492327)) metu nustatytus *A. anguilla* mtDNR cyt *b* haplotipus.

Nr.	Haplotipas	Haplogrupė	Imtys										
			A R	B C	B R	F R	S E	S P	S R	S W	E F R	S W Z	V IS
1	A	A	1 4		7	1	7		1 2	1			1 0
2	A1												1
3	A2		1										
4	B	B	4	1	6	2	7	1	6				
5	B1		1										
6	B2										1		
7	C	C	1		1		1		1				3
8	C1												1
9	C2						1						
10	D	D			2		1		1				1
11	D1												1
12	E	E			2		2	1	1				
13	E1												1
14	E2				1								
15	E3				1								
16	F	F	1		1					1			2
17	F1					1							
18	G	G	1						1				2
19	G1											1	
20	H	H					1						

Ankstesnių tyrimų imtys: AR – Arnas (upė); BC – Bristolio įlanka; BR – Burrishoole (upė); FR – Prancūzijos pajūris; SE – Severno estuarija; SP – Ispanijos pajūris; SR – Sebu (upė); SW – Švedijos pajūris; EFR – Rytų Prancūzija; SWZ – Šveicarija; VIS – Viskan (upė).



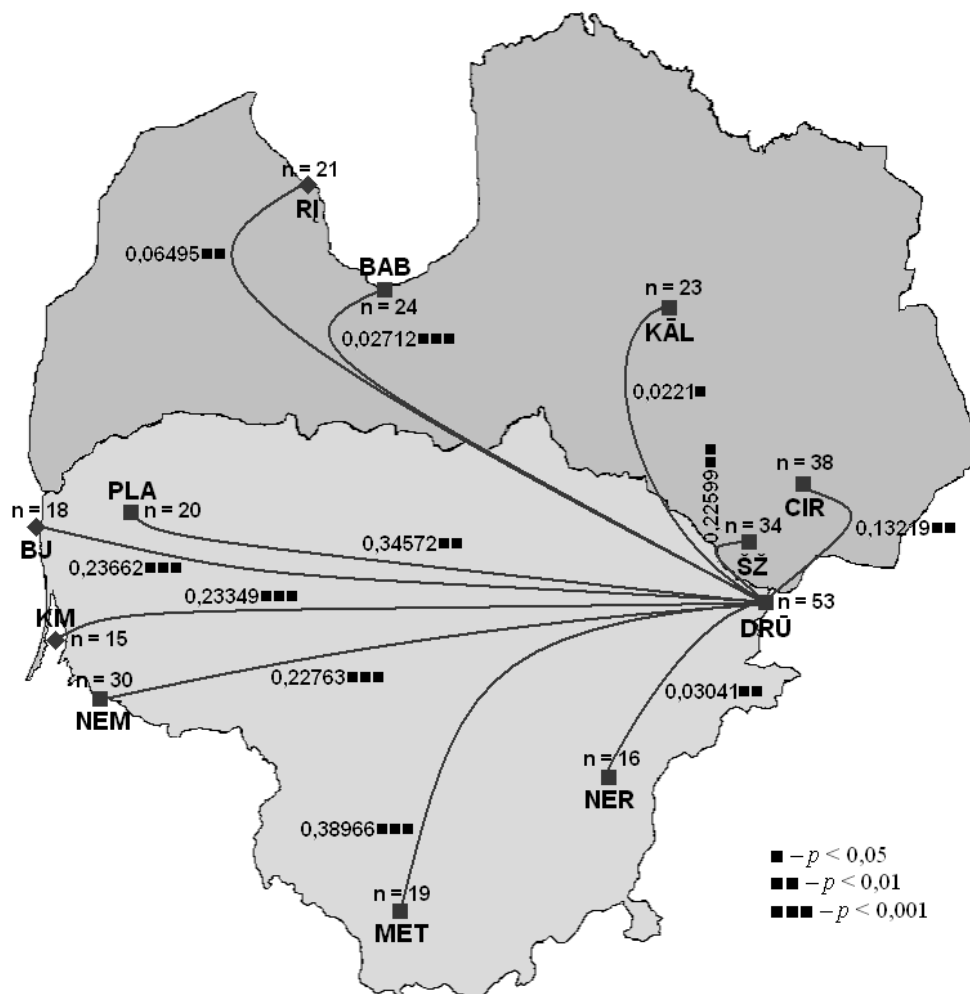
4 pav. NJ dendrogramos pagrįstos K_{XY} atstumais tarp skirtingose ešerių imtyse esančių mtDNR D-kilpos regiono haplotipų grupių: **A** – NJ dendrograma skirta išsiaiškinti ryšius tarp Sruoga *et al.* (2007b) ir disertacinio darbo metu tirtų Latvijos ešerių imčių; **B** – NJ dendrograma skirta išsiaiškinti ryšius tarp Sruoga *et al.* (2007b) ir disertacinio darbo metu tirtų Lietuvos ešerių imčių; BJ – Baltijos jūra; KM – Kuršių marios; RĶ – Rygos įlanka; ŠŽ – Šventės ežeras; BAB – Babytės ežeras; CIR – Cīrīšu (ežeras); DRŪ – Drūkšiai (ežeras); KĀL – Kālezers (ežeras); MET – Metelys (ežeras); NEM – Nemunas (upė); NER – Neris (upė); PLA – Plateliai (ežeras).

Nr.	Haplotipas	Sen•	Haplogrupė	45	53	60	63	70	78	79	80	81	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97
1	A		A	T	A	T	T	T	C	G	C	G	A											A	A	T
2	A1			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
3	A2			.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
4	A3			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
5	A4			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	A5			.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
7	A6			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
8	A7			.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
9	B	A7	B	.	.	.	.	.	.	T	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
10	B1	A8		.	.	.	.	.	.	T	T	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
11	B2	A6		.	.	.	.	.	.	T	T	.	G	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
12	B3	A9		.	.	.	A	.	.	T	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
13	B4			.	.	.	.	.	.	T	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
14	B5			.	.	.	.	.	.	T	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
15	B6			.	.	.	.	.	.	T	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
16	B7			.	.	.	.	.	.	T	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
17	B8			.	.	.	.	.	.	T	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.
18	B9			.	T	.	.	.	.	T	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
19	B10			.	.	.	.	.	.	T	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
20	B11			.	.	.	.	.	.	T	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
21	B12			.	.	.	.	.	.	T	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
22	C		C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
23	C2			.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
24	C3			.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
25	C5			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
26	C6			C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
27	G			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
28	G1			.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
29	D	C1	D	.	.	.	.	.	.	T	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
30	D1	C4		.	.	.	.	.	.	T	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
31	E		E	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.
32	E1			.	T	.	.	.	.	T	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.
33	E2			.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.
34	F			.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
35	F4		F	.	T	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
36	F5			.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
37	F6			.	T	C	.	C	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
38	F8			.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
39	F9			.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
40	F10			.	T	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
41	H	F1	H	.	T	.	.	.	.	T	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
42	H1	F2		.	T	.	.	.	.	T	T	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
43	H2	F3		.	T	.	.	.	.	T	T	.	G	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
44	J		J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
45	J1			.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
46	J2			.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
47	J3			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
48	J4			.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
49	K		M	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
50	K1			.	.	.	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
51	K2			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
52	M			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
53	M1			.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
54	L1		-	.	T	.	.	.	.	T	T	.	.	G	C	A	C	G	T	G	C	T	A	.	.	.
55	L2			.	.	.	A	.	.	T	T	.	.	G	C	A	C	G	T	G	C	T	A	.	.	.
56	L3			.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	G	C	A	C	T	T	G	C	T	A	.	.	.
57	L4			.	T	.	.	.	.	T	T	.	.	G	C	A	C	T	T	G	C	T	A	.	.	.
58	L5			.	.	.	A	.	.	T	T	.	.	G	C	A	C	T	T	G	C	T	A	.	.	.
59	L6			.	T	.	.	.	.	T	T	.	.	G	C	A	C	G	C	G	C	T	A	.	.	.
60	L7			.	.	.	.	.	.	T	T	.	.	G	C	A	C	T	T	G	C	T	A	.	.	.

5 pav. Visų nustatytų disertacinio darbo ir ankstesnių tyrimų (Nesbø *et al.* 1998b, Refseth *et al.* 1998, Nesbø *et al.* 1999, Sruoga *et al.* 2007b ir viena seka iš GenBank (EF118012)). metu *P. fluviatilis* mtDNR D-kilpos regiono haplotipų suvestinė: ● – senesnis haplotipo pavadinimas; dėl L1-L7 haplotipų, kurie pasižymi 10 bp ilgio insersijomis, lentelėje pateiktos 400 bp ilgio sekos; visos sekos lygintos pagal haplotipo A seką (GenBank: Y14724); N – haplotipo dažnis.

Nr.	Haplotipas	Sen•	Haplogrupė	99	146	191	193	204	211	222	223	224	229	242	246	257	258	259	260	273	277	342	384	N
1	A		A	T	A	T	A	C	A	G	G	T	T	C	T	T	A	C	C	A	G	C	T	77
2	A1			.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	16
3	A2			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	8
4	A3			.	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	12
5	A4			.	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3
6	A5			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	1
7	A6			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
8	A7			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
9	B	A7	B	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	90
10	B1	A8		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5
11	B2	A6		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4
12	B3	A9		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
13	B4			-	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	8
14	B5			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	1
15	B6			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4
16	B7			.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
17	B8			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
18	B9			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
19	B10			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
20	B11			.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
21	B12			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	1
22	C		C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	163
23	C2			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	7
24	C3			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	G	.	.	.	2
25	C5			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	1
26	C6			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	1
27	G			-	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	4
28	G1			-	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	2
29	D	C1	D	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	16
30	D1	C4		.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	1
31	E		E	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	7
32	E1			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	1
33	E2			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	T	.	.	1
34	F			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	235
35	F4		F	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	15
36	F5			.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	7
37	F6			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	3
38	F8			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	2
39	F9			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.	T	.	.	.	.	.	1
40	F10			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	1
41	H	F1	H	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	30
42	H1	F2		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	8
43	H2	F3		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	5
44	J		J	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	T	.	.	.	.	12
45	J1			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	T	.	.	.	.	1
46	J2			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.	.	.	T	T	.	.	.	.	1
47	J3			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	T	.	A	.	.	1
48	J4			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	T	.	.	.	.	1
49	K		M	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	T	.	.	.	.	1
50	K1			.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	T	.	.	.	.	9
51	K2			.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	T	.	.	C	.	1
52	M			.	C	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	T	.	.	.	.	11
53	M1			.	C	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	T	.	.	.	.	9
54	L1		-	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	1
55	L2			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
56	L3			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	1
57	L4			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	1
58	L5			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
59	L6			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	1
60	L7			.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1

5 pav. Tęsinys.



6 pav. Genetinė diferenciacija tarp Drūkšių ežero ešerių imties ir kitų Lietuvos ir Latvijos ešerių imčių: rombais pažymėtos imtys surinktos ankstesnio Sruoga *et al.* 2007b tyrimo metu, o kvadratais pažymėtos imtys yra disertacinio darbo duomenys; skaičiai šalia linijų, kurios jungia dvi skirtingas ešerių imtis, yra nustatytos Φ_{ST} vertės, o šalia šių skaičių esantys maži kvadratai rodo nustatytos genetinės diferenciacijos tarp tirtų ešerių imčių statistinį patikimumą; BJ – Baltijos jūra; KM – Kuršių marios; RĮ – Rygos įlanka; ŠŽ – Šventės ežeras; BAB – Babytės ežeras; CIR – Cirišu (ežeras); DRŪ – Drūkšiai (ežeras); KĀL – Kālezers (ežeras); MET – Metelys (ežeras); NEM – Nemunas (upė); NER – Neris (upė); PLA – Plateliai (ežeras).

7 lentelė. Informacija apie visus ankstesnių tyrimų (Nesbø *et al.* 1998b, Refseth *et al.* 1998, Nesbø *et al.* 1999 ir viena seka iš GenBank (EF118012)) metu nustatytus *P. fluviatilis* mtDNR D-kilpos regiono haplotipus.

Nr.	Imtis	Haplotipai	Tyrimas
1	W (n = 10)	F (10)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
2	AA (n = 20)	A (2), B (4), C (8), F (3), H (2), G (1)	Nesbø <i>et al.</i> 1998b
3	AB (n = 17)	A (4), C (6), D (1), F (2), H (2), G (2)	Nesbø <i>et al.</i> 1998b
4	AN (n = 10)	C (10)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
5	ÄN (n = 19)	A5 (1), C (13), D (4), H (1)	Nesbø <i>et al.</i> 1998b
6	EI (n = 6)	A (3), A4 (3)	Refseth <i>et al.</i> 1998
7	IJ (n = 11)	E (2), F (3), F4 (2), H (4)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
8	LI (n = 7)	F4 (7)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
9	MI (n = 10)	B1 (3), E2 (1), F (4), F4 (1), H (1)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
10	MJ (n = 7)	A (6), F (1)	Refseth <i>et al.</i> 1998
11	RT (n = 14)	A (1), C (7), C2 (1), C3 (2), G1 (1), J (2)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
12	SL (n = 5)	A (4), A1 (1)	Refseth <i>et al.</i> 1998
13	TO (n = 5)	A1 (5)	Refseth <i>et al.</i> 1998
14	ŽE (n = 10)	F (8), F4 (2)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
15	AEG (n = 10)	E (3), F5 (7)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
16	ANČ (n = 5)	C (4), D (1)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
17	BAU (n = 10)	F (3), F6 (3), H (4)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
18	BOT (n = 20)	B (2), C (14), H (4)	Nesbø <i>et al.</i> 1998b, Refseth <i>et al.</i> 1998
19	CIU (n = 10)	F (10)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
20	COR (n = 10)	E1 (1), F (3), H (4), K (1), M (1)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
21	DOJ (n = 10)	K1 (9), K2 (1)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
22	DUB (n = 10)	C (10)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
23	DUN (n = 20)	F (11), M (9)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
24	EIN (n = 5)	A (5)	Refseth <i>et al.</i> 1998
25	EMJ (n = 5)	A (1), B (1), B1 (1), C (1), J2 (1)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
26	FER (n = 10)	F (10)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
27	GLO (n = 6)	A (2), B (1), B3 (1), F (2)	Refseth <i>et al.</i> 1998
28	GØR (n = 7)	H1 (7)	Refseth <i>et al.</i> 1998
29	KOR (n = 5)	F (3), H (2)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
30	KRY (n = 5)	C (5)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
31	LYN (n = 10)	F (10)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
32	MAL (n = 5)	B (1), F (4)	Refseth <i>et al.</i> 1998

Ankstesnių tyrimų imtys: W – Windermere (ežeras); AA – Anadrominiai A (ešeriai, kurie gyvena Botnijos įlankoje, bet migruoja neršti į gėlavandenį ežerą, kuris yra prie Rovägen pusiasalio); AB – Anadrominiai B (ešeriai, kurie gyvena Botnijos įlankoje, bet migruoja neršti į Ängerån upę, kuri jungiasi su gėlavandeniu Ängersjön ežeru); AN – Angara (upė); ÄN – Ängersjön (ežeras); EI – Eikern (ežeras); IJ – Eiselio ežeras; LI – Li (upė); MI – Matsalu įlanka; MJ – Mjær (ežeras); RT – Rybinsko tvenkinys; SL – „Store Lauerant“ (ežeras); TO – Toke (ežeras); ŽE – Ženevos ežeras; AEG – Aegeri (ežeras); ANČ – Ančia (ežeras); BAU – Bautzen (ežeras); BOT – Botnijos įlanka; CIU – Ciuricho ežeras; COR – Corbara (ežeras); DOJ – Dojrano ežeras; DUB – Dubrovskoje (ežeras); DUN – Dunojus (upė); EIN – Einavann (ežeras); EMJ – Emajegis (upė); FER – Fermur (ežeras); GLO – Gloma (upė); GØR – Gørja (ežeras); KOR – Kortowo (ežeras); KRY – Krylovo (ežeras); LYN – Lyngsø (ežeras); MAL – Malarenas (ežeras).

7 lentelė. Tyrimas.

Nr.	Imtis	Haplotipai	Tyrimas
33	MEZ (n = 5)	F (5)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
34	MOZ (n = 7)	F (7)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
35	MØR (n = 5)	A (5)	Refseth <i>et al.</i> 1998
36	OSE (n = 5)	A1 (5)	Refseth <i>et al.</i> 1998
37	PEI (n = 9)	B (1), B1 (1), B2 (4), C (2), J1 (1)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
38	PIL (n = 10)	F (9), G1 (1)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
39	POL [•] (n = 1)	L3 (1)	GenBank duomenys (EF118012)
40	PRU (n = 11)	C (6), C2 (2), J (2), M (1)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
41	RAČ (n = 10)	C (1), M1 (9)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
42	REI (n = 7)	F (7)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
43	RON (n = 9)	F (9)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
44	RØY (n = 5)	A3 (5)	Refseth <i>et al.</i> 1998
45	SAN (n = 5)	A (5)	Refseth <i>et al.</i> 1998
46	SIR (n = 10)	C (4), C2 (4), H (1), J (1)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
47	SOG (n = 5)	H2 (5)	Refseth <i>et al.</i> 1998
48	SON (n = 9)	F (9)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
49	STE (n = 5)	A1 (5)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
50	STJ (n = 5)	F (5)	Refseth <i>et al.</i> 1998
51	STO (n = 5)	A (5)	Refseth <i>et al.</i> 1998
52	SVA (n = 5)	A (5)	Refseth <i>et al.</i> 1998
53	SUL (n = 7)	A3 (7)	Refseth <i>et al.</i> 1998
54	TRA (n = 10)	F (10)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
55	VER (n = 5)	F (5)	Refseth <i>et al.</i> 1998
56	VES (n = 10)	A2 (1), C (4), D (2), F (3)	Nesbø <i>et al.</i> 1999
57	VOU (n = 10)	A (4), A2 (6)	Nesbø <i>et al.</i> 1998b, Refseth <i>et al.</i> 1998

• – imtyje yra viena seka su 10 bp ilgio insersija, kuri buvo nepanaudota daugelyje dabartinio tyrimo statistinių analizių; ankstesnių tyrimų imtys: MEZ – Mezas (upė); MOZ – Mozelis (upė); MØR – Mørkvann (ežeras); OSE – Oseidvann (ežeras); PEI – Peipaus ežeras; PIL – Pilica (upė); POL – Lenkija (tiksliai žuvies pagavimo vieta nežinoma); PRU – Prutas (upė); RAČ – Rače (ežeras); REI – Reinas (upė); RON – Rona (upė); RØY – Røysjø (ežeras); SAN – Sandungen (ežeras); SIR – Siretas (upė); SOG – Sognsvann (ežeras); SON – Sona (upė); STE – Steinbutjønn (ežeras); STJ – Storsjøen (ežeras); STO – Stordammen (ežeras); SVA – Svartvann (ežeras); SUL – Suluvatn (ežeras); TRA – Trazimenas (ežeras); VER – Vermunden (ežeras); VES – Vesijärvi (ežeras); VOU – Vourasjavre (ežeras).