

VILNIAUS UNIVERSITETAS  
GAMTOS TYRIMŲ CENTRAS

VYTAUTAS RAKAUSKAS

SVETIMKRAŠČIŲ VĖŽIAGYVIŲ VAIDMUO IR JŲ INVAZIJŲ  
POVEIKIS EŽERŲ MITYBOS TINKLAMS

Daktaro disertacija

Biomedicinos mokslai, ekologija ir aplinkotyra (03 B)

Vilnius, 2014 metai

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

**Mokslinis vadovas:**

doc. dr. Kęstutis Arbačiauskas (Gamtos tyrimų centras, biomedicinos mokslai, ekologija ir aplinkotyra – 03 B).

**Mokslinis konsultantas:**

dr. Jonathan Grey (Karalienės Meri Londono universitetas, biomedicinos mokslai, ekologija ir aplinkotyra – 03 B).

## TURINYS

TERMINAI.....	6
ĮVADAS .....	7
1. LITERATŪROS APŽVALGA .....	13
1.1. Svetimkraščių vėžiagyvių įvairovė Lietuvos ežeruose.....	14
1.1.1. Mizidės.....	16
1.1.2. Šoniplaukos.....	18
1.1.3. Vėžiai .....	19
1.2. Svetimkraščių vėžiagyvių įtaka ežerų ekosistemoms.....	20
1.2.1. Mizidės.....	21
1.2.2. Šoniplaukos.....	26
1.2.3. Vėžiai .....	30
1.3. Stabiliųjų izotopų analizės (SIA) pagrindai.....	33
1.3.1. Stabilieji izotopai, jų savybės bei skaitinė išraiška.....	34
1.3.2. Natūralios stabilųjų izotopų santykių vertės.....	36
1.3.3. Stabiliųjų izotopų santykio nustatymas pirminėje produkcijoje ....	37
1.3.4. Stabiliųjų izotopų santykio pokytis mitybinėse grandinėse .....	38
1.3.5. Stabiliųjų izotopų santykių variacija laike ir erdvėje .....	40
1.4. Apibendrinimas.....	41
2. BENDRA TIRTŲ VANDENS TELKINIŲ CHARAKTERISTIKA.....	43
2.1. Fizinė-geografinė tirtų ežerų apžvalga .....	43
2.2. Abiotinės sąlygos tirtų vandens telkinių pelagialėje .....	44
2.3. Biotinės sąlygos tirtų vandens telkinių litoralėje.....	46
3. TYRIMŲ MEDŽIAGA IR METODAI.....	51
3.1. Žuvų mitybos, augimo bei išteklių vertinimas .....	51

3.1.1. Tyrimų medžiaga .....	51
3.1.2. Tyrimų metodai .....	54
3.1.3. Statistinė analizė .....	57
3.2. Stabiliųjų izotopų analizė (SIA) .....	58
3.2.1. Tyrimų medžiaga .....	58
3.2.2. Tyrimų metodai .....	59
3.3. Mitybos tinklų analizė ežeruose .....	62
3.3.1. Svetimkraščių vėžiagyvių vieta mitybos tinkle .....	62
3.3.2. Mitybos tinklo parametrų nustatymas .....	67
3.3.3. Statistinė analizė .....	74
4. DARBO REZULTATAI.....	76
4.1. Invazinių vėžiagyvių įtaka žuvų mitybai bei augimui ežeruose.....	76
4.1.1. Ešerių mityba .....	76
4.1.2. Ešerių augimas.....	82
4.1.3. Žuvų išteklių vertinimas .....	85
4.2. Stabiliųjų izotopų analizė (SIA) .....	86
4.2.1. Bestuburiai .....	87
4.2.2. Žuvys .....	92
4.2.3. Apibendrinimas.....	95
4.3. Svetimkraščių vėžiagyvių vieta ežero mitybos tinkle .....	95
4.3.1. Mizidės.....	96
4.3.2. Šoniplaukos.....	100
4.3.3. Vėžiai .....	101
4.3.4. Apibendrinimas.....	102
4.4. Bendrijų izotopinės nišos parametrai tirtuose ežeruose .....	103

4.5. Svetimkraščių vėžiagyvių įtaka bestuburių bendrijų izotopinės nišos parametrams ežeruose.....	107
4.6. Svetimkraščių vėžiagyvių įtaka žuvų bendrijų izotopinės nišos parametrams ežeruose.....	117
5. REZULTATU APTARIMAS.....	123
5.1. Invazinių vėžiagyvių įtaka žuvų mitybai bei augimui ežeruose.....	124
5.1.1. Ešerių mityba .....	124
5.1.2. Ešerių augimas.....	127
5.1.3. Žuvų ištekliai .....	128
5.2. Svetimkraščių vėžiagyvių vieta ežero mitybos tinkle .....	128
5.2.1. Mizidės.....	129
5.2.2. Šoniplaukos.....	132
5.2.3. Vėžiai .....	133
5.3. Svetimkraščių vėžiagyvių įtaka ežerų mitybos tinklams.....	134
5.3.1. Stabiliųjų izotopų analizė .....	134
5.3.2. Svetimkraščių vėžiagyvių įtaka ežerų mitybos tinklams.....	138
IŠVADOS .....	140
LITERATŪROS SĄRAŠAS .....	142
MOKSLINIŲ PUBLIKACIJŲ DISERTACIJOS TEMA SĄRAŠAS .....	153
FINANSINĖ PARAMA. ....	154
PADĖKA .....	154
1 PRIEDAS.....	155
2 PRIEDAS.....	161
3 PRIEDAS.....	167

## TERMINAI

**Atsitiktinė introdukcija** – tai nesąmoningas rūšių perkėlimas į naujas teritorijas, susijęs su įvairia žmogaus veikla (NOBANIS, 2014).

**Bendrijos izotopinė niša** – bendrijos narių užimama bendra erdvė dviašėje  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  koordinacių plokštumoje. Ji nėra lygi bendrijos mitybinei nišai, tačiau daugeliu aspektu yra į ją panaši bei išlaiko bendrijos mitybinei nišai būdingą struktūrą (Laiman ir kt., 2011).

**Introdukcija** – žmonių veiklos sukeltas tikslingas ar atsitiktinis rūšies pernešimas už jos istoriškai susiklosčiusio natūralaus arealo ribų (NOBANIS, 2014).

**Invazinė rūšis** – rūšis įtraukta į Lietuvos invazinių rūšių sąrašą (VŽ, 2012).

**Makrobentosiniai bestuburiai** – tai ežero priedugnyje gyvenantys didesni nei 2–3 mm vandens bestuburiai gyvūnai.

**Mitybinė grandinė** – augalų, gyvūnų ir mikroorganizmų mitybos ryšiai dėl kurių gyvybei būtina energija maisto pavidalu perduodama vartotojams ir skaidytojams (Paulauskas ir kt., 2008).

**Mitybos tinklas** – tai kelios tarpusavyje susijusios tam tikros ekosistemos mitybinės grandinės (Paulauskas ir kt., 2008).

**Stabilieji izotopai** – dvi labai mažai besiskiriančios (neutronų skaičiumi branduolyje) vieno cheminio elemento formos (Soddy, 1913).

**Svetimkraštė rūšis** – tai rūšis introdukcijos dėka atsidūrusi už savo buvusio ar esamo natūralaus paplitimo ribų (NOBANIS, 2014).

**Tikslinga introdukcija** – tai sąmoningas žmonių vykdomas rūšių perkėlimas į naujas, anksčiau šių rūšių neapgyvendintas, teritorijas (NOBANIS, 2014).

**Trofinė padėtis** – gyvūno užimama vieta bendrijos mitybos tinkle.

**Vietinė rūšis** – tai rūšis, kuri žinoma tam tikrame geografiniame regione nuo priešistorinių laikų (Leppäkoski ir kt., 2002).

$\delta^{13}\text{C}$  – anglies stabilųjų izotopų santykio ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) gyvūno audiniuose santykis su anglies stabilųjų izotopų santykiu, randamu iškastiniame belemnite (*Belemnita americana*) (Fry, 2006).

$\delta^{15}\text{N}$  – azoto stabilųjų izotopų santykio ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) gyvūno audiniuose santykis su azoto stabilųjų izotopų santykiu, randamu atmosferos azote ( $\text{N}_2$ ) (Fry, 2006).

## ĮVADAS

### Darbo aktualumas

Jau Elton'as (1958) teigė, kad svetimkraštės rūšys net ir esant negausioms jų populiacijoms veikia vietinių bendrijų bei ekosistemų stabilumą. Šiuo metu nėra abejonės, kad viena pagrindinių priežasčių, lemiančių bioįvairovės nykimą, yra spartus invazinių rūšių plitimas (Gherardi, 2007a). Invazinės rūšys ne tik reikšmingai mažina vietinių rūšių įvairovę, reikšmingai keičia vietinių bendrijų mitybos tinklų struktūrą bei funkcionavimą bet taip pat gali sukelti didelių ekonominių nuostolių (Anonimas, 2005). Dėl šių priežasčių svetimkraščių rūšių invazijos yra tarptautinė problema, o šalių atsakingosios institucijos stengiasi užkirsti kelią nepageidaujamų organizmų plitimui, kontroliuoja ir mažina jų neigiamą poveikį (Genovesi ir Shine, 2004). Tačiau, nepaisant pastaruoju metu svetimkraščių rūšių plitimui bei jų sukeltiems ekosistemų pokyčiams skiriamo vis didesnio dėmesio, svetimkraščių rūšių invazijos bei jų poveikis vis dar sunkiai prognozuojami bei kontroliuojami (Gherardi, 2007b; Genovesi, 2007). Šiuo metu svetimkraštės rūšys gėluose vandenyse plinta savaime arba dėka atsitiktinių netyčinių introdukcijų, nes jų introdukcija yra griežtai reglamentuota įstatymais daugelyje šalių (Genovesi ir Shine, 2004). Vis dėl to praeitame šimtetyje svetimkraštės rūšys dažnai buvo tikslingai introdukuojamos į vandens telkinius (Гасюнас, 1963, 1972; Lasenby ir kt., 1986). Tarp tokių rūšių reikšmingą vietą užėmė aukštesnieji vėžiagyviai (Malacostraca), kadangi jie sudaro žymią gėlavandenių žuvų mitybos raciono dalį (Бубинас, 1979a; Bubinas, 1994; Кублискас ir Бубинас 1981, 1985; Lasenby ir kt., 1986; Haertel-Borer ir kt., 2005).

Lietuvos ežeruose svetimkraštės rūšys sudaro daugiau kaip pusę aukštesniųjų vėžiagyvių faunos (Arbačiauskas ir kt., 2012). Dauguma jų buvo tikslingai introdukuotos į Lietuvos ežerus siekiant padidinti žuvų produkciją (Arbačiauskas ir kt., 2012). Intensyviausiai tikslingos svetimkraščių vėžiagyvių introdukcijos Lietuvoje vykdytos praeitame šimtetyje, kai 1960–1961 m. keletas mizidžių bei šoniplaukų rūšių buvo introdukuotos į Kauno marias

(Гасюнас, 1972). Vėliau, 1963–1989 m. po sėkmingo svetimkraščių vėžiagyvių įsitvirtinimo Kauno mariose, minėti vėžiagyviai buvo perkelti į daugiau nei šimtą Lietuvos ežerų (Вайтонис ir kt., 1990), kurių dalyje jie taip pat sugebėjo įsitvirtinti (Arbačiauskas ir kt., 2012). Kadangi vietinė vėžiagyvių įvairovė ežero litoralėje buvo maža, buvo tikimasi, kad introdukuotos vėžiagyvių rūšys papildys vietines makrobentosinių bestuburių bendrijas vertingu žuvų maistu, nesukeldamos jokių neigiamų padarinių ežerų bendrijose (Гасюнас, 1963; Вайтонис ir kt., 1990). Žuvų produkcijos didėjimas buvo grindžiamas trimis hipotezėmis. Pirma, manyta, kad introdukuoti vėžiagyviai padidins žuvų mitybinius išteklius ežerų litoralėse dėka didesnio pirminės produkcijos ir detrito sunaudojimo (Гасюнас, 1963). Antra, aukštesnieji vėžiagyviai, ypač mizidės, padidins energijos perdavimo efektyvumą sumažinant mitybos grandinės ilgį (Вайтонис ir kt., 1990). Trečia hipotezė teigė, kad introdukuoti vėžiagyviai stabilizuos mitybos resursus bentofagams žuvims tuo metu, kai vandens vabzdžių lėliukės masiškai išsirita (Гасюнас, 1963). Jei šoniplaukų bei mizidžių introdukcijomis siekta padidinti žuvų mitybinę bazę ežeruose, tai svetimkraščiai vėžiai buvo introdukuoti siekiant atkurti vėžių išteklius Lietuvos ežeruose. Dvi svetimkraščių vėžių rūšys į Lietuvą buvo introdukuotos tikslingai. Siauražnypliai vėžiai (*Astacus leptodactylus*) dar apie 1900–uosius metus buvo tikslingai introdukuoti į Lietuvos ežerus iš kaimyninių šalių (Cukerzis, 1970). Tuo tarpu žymėtieji vėžiai (*Pacifastacus leniusculus*) į Lietuvą buvo atvežti iš Švedijos tik 1972 m. ir suleisti į keletą Lietuvos ežerų (Cukerzis, 1979). Likusi svetimkraščių vėžių rūšis – rainuotasis vėžys (*Orconectes limosus*) – į Lietuvą atplito pati (Rakauskas ir kt., 2010). Lietuvos ežeruose ši rūšis išplito dėka žmonių vykdomos savavališkos vėžių introdukcijos (Arbačiauskas ir kt., 2012).

Nors nuo tikslingų svetimkraščių vėžiagyvių introdukcijų jau praėjo daugiau kaip 40 metų iki šiol yra labai mažai žinių apie svetimkraščių vėžiagyvių įtaką Lietuvos ežerų ekosistemoms. Yra žinoma, kad ežeruose su gausiomis svetimkraščių šoniplaukų populiacijomis bendra makrobentosinių bestuburių biomasė nėra didesnė lyginant su ežerais be svetimkraščių



šoniplaukų (Gumuliauskaitė ir Arbačiauskas, 2008). Be to, tyrimai parodė, kad naujos šoniplaukų rūšys neigiamai veikia vietines makrobentosinių bestuburių bendrijas. Svetimkraštės šoniplaukos, suformavusios gausias populiacijas, reikšmingai sumažina makrobentosinių bestuburių įvairovę bei vietinių rūšių biomasę ežerų litoralėje (Gumuliauskaitė ir Arbačiauskas, 2008). Preliminarūs žuvų mitybos tyrimai ežeruose parodė, kad įvairios žuvys išties maitinasi introdukuotomis aukštesniųjų vėžiagyvių rūšimis. Tačiau iki šiol galutinai nėra aišku, ar žuvys išties selektyviai maitinasi svetimkraštėmis vėžiagyvių rūšimis ežeruose? Ar dėl naujų vėžiagyvių rūšių atsiradimo gali reikšmingai pasikeisti žuvų mitybos racionas? Šiuo metu nėra abejonės, kad aukštesnieji svetimkraščiai vėžiagyviai įtakoja tiek žemesnius, tiek ir aukštesnius mitybinės grandinės lygmenis ežeruose bei daro stiprią įtaką visam ežero mitybos tinklui. Tačiau iki šiol nėra atlikta jokių kiekybinių tyrimų, kurie įvertintų svetimkraščių vėžiagyvių įtaką ežerų mitybos tinklams. Taip pat iki šiol nėra vieningos nuomonės, kokią vietą ežerų mitybos tinkluose užima minėti svetimkraščiai vėžiagyviai, nes vieni autoriai akcentuoja jų plėšrumą, tuo tarpu kiti – atvirkščiai – pabrėžia jų mitybą detritu bei augalais.

Šiuo metu invaziniai vėžiagyviai tuose Lietuvos ežeruose, kur jų yra, sudaro žymią makrobentosinių bestuburių dalį. Todėl svetimkraščių vėžiagyvių poveikio žuvų mitybai, augimui bei ežerų mitybos tinklams tyrimai yra būtini norint prognozuoti bei sumažinti neigiamą invazinių vėžiagyvių poveikį ežeruose.

## **Darbo tikslas**

Nustatyti svetimkraščių šoniplaukų ir mizidžių poveikį žuvų mitybai ir augimui Lietuvos ežeruose, nustatyti svetimkraščių aukštesniųjų vėžiagyvių užimamą padėtį ežerų mitybos tinkluose bei kiekybiškai įvertinti jų poveikį mitybos tinklų struktūrai ežeruose.

## **Darbo uždaviniai**

1. Palyginti pasirinktos modelinės žuvies, 0+–3+ amžiaus ešerio, mitybos racioną ežeruose su gausiomis svetimkraščių šoniplaukų bei mizidžių populiacijomis ir ežeruose be jų. Įvertinti ešerio mitybos svetimkraštėmis šoniplaukomis bei mizidėmis selektyvumą.
2. Palyginti pasirinktos modelinės žuvies, 0+–3+ amžiaus ešerio, augimo greitį ežeruose su gausiomis svetimkraščių šoniplaukų bei mizidžių populiacijomis ir ežeruose be jų.
3. Palyginti priekrantėje mintančių žuvų sugavimus ežeruose su gausiomis svetimkraščių šoniplaukų bei mizidžių populiacijomis ir ežeruose be jų.
4. Nustatyti svetimkraščių vėžiagyvių (*C. warpachowskyi*, *L. benedeni*, *O. crassus*, *O. limosus*, *P. lacustris*, *P. robustoides*) užimamą trofinę padėtį ežerų mitybos tinkluose.
5. Nustatyti bei palyginti makrobentosinių bestuburių bei žuvų bendrijų izotopinės nišos struktūrą ežeruose, besiskiriančiuose svetimkraščių vėžiagyvių gausumu, įvertinti svetimkraščių vėžiagyvių poveikį minėtų bendrijų izotopinės nišos parametrams ežeruose.

## **Darbo naujumas**

Šiame darbe pirmą kartą:

1. kiekybiškai įvertintas svetimkraščių šoniplaukų bei mizidžių poveikis ešerio mitybai bei augimui;
2. kiekybiškai įvertinta svetimkraščių vėžiagyvių (*C. warpachowskyi*, *L. benedeni*, *O. crassus*, *O. limosus*, *P. lacustris*, *P. robustoides*) trofinė padėtis ežero mitybos tinkle;

3. kiekybiškai nustatytas svetimkraščių vėžiagyvių ryšys su ežero bendrijų izotopinės nišos parametrų vertėmis ežeruose.

### **Mokslinė ir praktinė darbo reikšmė**

Darbo rezultatai papildė kol kas negausias aukštesniųjų svetimkraščių vėžiagyvių poveikio ežerų mitybos tinklų struktūrai žinias. Šio darbo metu buvo pakoreguotas stabiliųjų izotopų metodas ir pritaikytas tiriant svetimkraščių hidrobiontų poveikį bendrijų mitybos tinklams ežeruose. Surinkti gausūs Lietuvos mezotrofinių ežerų mitybos tinklų duomenys ateityje leis tiksliau įvertinti įvairius mitybos tinklo pokyčius ežere. Šio darbo rezultatai yra svarbūs tiek teoriniu, tiek ir praktiniu aspektu ir ateityje gali būti taikomi:

1. vertinant atskirų hidrobiontų užimamą padėtį ežerų mitybos tinkluose;
2. prognozuojant būsimų invazinių hidrobiontų poveikį ežerų mitybos tinklams;
3. vertinant įvairių veiksnių (klimato kaitos, antropogeninės taršos ir t. t.) poveikį ežerų mitybos tinklams.

### **Ginamieji teiginiai**

1. Svetimkraštės šoniplaukos ir mizidės ežeruose su gausiomis šių vėžiagyvių populiacijomis sudaro reikšmingą ešerių jauniklių maisto dalį, tačiau dėl to ešerių somatinis augimas nepagreitėja.
2. Litoralės žuvų biomasė tarp ežerų su gausiomis introdukuotų šoniplaukų ir mizidžių populiacijomis ir be jų nesiskyrė; žuvų produkcijos padidėjimo dėl šių vėžiagyvių introdukcijos hipotezė ežeruose nepasitvirtino.
3. Svetimkraštės mizidės (*L. benedeni* ir *P. lacustris*) ežeruose priskirtinos prie visaėdžių vartotojų, kurių trofinė padėtis kinta tarp antro ir trečio mitybos lygmenų; šių mizidžių mityba sezoniškai reikšmingai keičiasi, pavasarį jos daugiau maitinasi pelaginiame mitybos tinkle ir yra

plėšresnės, o rudenį daugiau vartoja litoralinės kilmės maistą ir yra mažiau plėšrios.

4. Svetimkraščių šoniplaukų (*P. robustoides*, *O. crassus* ir *C. warpachowskyi*) trofinė padėtis ežeruose yra artima pirminiams vartotojams ir sezoniškai nesikeičia; jos priklauso litoralės mitybos tinklui.
5. Invaziniai rainuotieji vėžiai (*O. limosus*) ežeruose priskirtini antriniam vartotojams ir priklauso litoralės mitybos tinklui; jų trofinė padėtis sezoniškai nesikeičia.
6. Svetimkraščiai aukštesnieji vėžiagyviai (*C. warpachowskyi*, *L. benedeni*, *O. crassus*, *O. limosus*, *P. lacustris* bei *P. robustoides*) reikšmingai susiję su makrobentosinių bestuburių bendrijų izotopinės nišos parametrų kitimu ežeruose. Tuo tarpu žuvų bendrijų izotopinės nišos parametrų pokyčiai su svetimkraščių vėžiagyviu buvimu ežeruose nėra susiję.

## 1. LITERATŪROS APŽVALGA

Šiandien jau neabejojama, kad dėl svetimkraščių rūšių invazijų ne tik nyksta vietinės rūšys (Reshetnikov ir Manteifel, 1997; Shlyapkin ir Tikhonov, 2001; Arbačiauskas, 2005; Arbačiauskas ir Gumuliauskaitė, 2007), bet keičiasi ir pačių ekosistemų rūšinė įvairovė (Vander Zanden ir kt., 1999a; Dick ir kt., 2002; Arbačiauskas ir Gumuliauskaitė, 2007; Berezina, 2007a). Invazinės rūšys taip pat sukelia ir didelius ekonominius nuostolius (Mack ir kt., 2000; Weidema, 2000; Pimentel ir kt., 2005; Colautti ir kt., 2006; Panzacchi ir kt., 2007). Dėl šių priežasčių, svetimkraščių rūšių invazijos yra tarptautinė problema, o šalių atsakingosios institucijos stengiasi užkirsti kelią nepageidaujamų organizmų plitimui, kontroliuoja ir mažina jų neigiamą poveikį (Genovesi ir Shine, 2004).

Nors pastaraisiais dešimtmečiais svetimkraščių rūšių plitimui bei jų sukeliams ekosistemų pokyčiams skiriamas vis didesnis dėmesys, deja, svetimkraščių rūšių invazijos bei jų poveikis vis dar sunkiai prognozuojami bei kontroliuojami (Gherardi, 2007b; Genovesi, 2007). Neaišku, kodėl vienos bendrijos į jas patekus naujoms svetimkraštėms rūšims išlaiko stabilumą bei vietinių rūšių įvairovę, kai tuo tarpu kitos bendrijos yra neatsparios invazijoms ir tampa nestabilios bei linkusios netekti vietinių rūšių. Manoma, kad bendrijos gebėjimas išlikti ir išsaugoti ją sudarančias rūšis yra glaudžiai susijęs su bendrijos mitybos tinklo „sėkmingu“ funkcionavimu. Todėl, norint nustatyti svetimkraščių rūšių poveikį vietinėms rūšims, labai svarbu suprasti, kaip naujos rūšys paveikia mitybinių tinklų funkcionavimą, nes jų organizacija ir struktūra yra susijusi su bendrijų gebėjimu išlikti ir išsaugoti jas sudarančias rūšis. Kaip tik todėl, siekiant įvertinti svetimkraščių rūšių poveikį bendrijoms, dažnai yra analizuojami jų mitybos tinklai, kurie gerai aprašo bendrijos narių tarpusavio ryšius (Vander Zanden ir kt., 1999a; Clarke ir kt., 2005; Layman ir kt., 2007a; Schmidt ir kt., 2007; Zambrano ir kt., 2010). Perpratus mitybos tinklų organizacijos dėsningumus, galima būtų tiksliau prognozuoti svetimkraščių rūšių poveikį vietinėms bendrijoms bei sukurti geresnius

nykstančių rūšių apsaugos modelius. Todėl šiame darbe svetimkraščių vėžiagyvių funkcinis vaidmuo bei poveikis ežerų bendrijoms buvo vertinamas analizuojant įvairius bendrijų mitybos tinklų parametrus.

Toliau šiame skyriuje bus apžvelgta svetimkraščių vėžiagyvių patekimo ir išplitimo Lietuvoje retrospektyva, jų poveikio vandens bendrijoms tyrimai bei mitybos tinklų stabilijų izotopų analizės metodu tyrimų specifiškumas.

### **1.1. Svetimkraščių vėžiagyvių įvairovė Lietuvos ežeruose**

Lietuvos ežeruose gyvena 14 aukštesniųjų vėžiagyvių (Malacostraca) rūšių (1.1.1 lentelė). Šešios jų priklauso šoniplaukų (Amphipoda), trys – mizidžių (Mysida), keturios – dešimtkojų (Decapoda) ir viena – lygiakojų vėžiagyvių (Isopoda) būriams. Daugiau nei pusė visų žinomų aukštesniųjų vėžiagyvių rūšių Lietuvos ežeruose yra svetimkraštės (Arbačiauskas ir kt., 2012). Tuo tarpu vietinė aukštesniųjų vėžiagyvių fauna Lietuvoje nėra gausi. Lietuvos ežeruose sutinkamos tik trys vietinės šoniplaukų rūšys (*Synurella ambulans*, *Gammarus lacustris* ir *Pallasiola quadrispinosa*) bei po vieną mizidžių (*Mysis relicta*), lygiakojų vėžiagyvių (*Asellus aquaticus*) ir vėžių (*Astacus astacus*) rūšis (1.1.1 lentelė).

**1.1.1 lentelė.** Lietuvos ežeruose sutinkamos aukštesniųjų vėžiagyvių rūšys bei jų statusas: vietinė – natūraliai Lietuvos ežeruose gyvenanti rūšis; svetimkraštė – rūšis, patekusi už savo natūralaus dabartinio ar praeities arealo ribų; invazinė – rūšis įtraukta į Lietuvos invazinių rūšių sąrašą; dažna – rūšis sutinkama daugelyje Lietuvos ežerų; reta – sutinkama tik kai kuriuose Lietuvos ežeruose; saugoma – rūšis įtraukta į Lietuvos Raudonąją knygą (Grigelis ir Arbačiauskas, 1996; Arbačiauskas, 2002, 2008a, b; Mackevičienė, 2005; Rašomavičius, 2007; Arbačiauskas ir kt., 2012; VŽ, 2012). Rūšių taksonominis skirstymas pateiktas pagal Fauna Europaea taksonominį skirstymą (De Jong, 2013).

Vėžiagyvių rūšis		Rūšies statusas					
lotyniškai	lietuviškai	vietinė	svetimkraštė	invazinė	dažna	reta	saugoma
<b>ISOPODA</b>	<b>LYGIAKOJAI VĖŽIAGYVIAI</b>						
<i>Asellus aquaticus</i> (Linnaeus, 1758)	Vandens asiliukas	+			+		
<b>MYSIDA</b>	<b>MIZIDĖS</b>						
<i>Limnomysis benedeni</i> Czerniavsky, 1882	Benedeno mizidė		+			+	
<i>Mysis relicta</i> Loven, 1862	Reliktinė mizidė	+				+	+
<i>Paramysis lacustris</i> (Czerniavsky, 1882)	Ežerinė mizidė		+	+		+	
<b>AMPHIPODA</b>	<b>ŠONIPLAUKOS</b>						
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> Sars, 1897	Varpachovskio šoniplauka		+			+	
<i>Gammarus lacustris</i> Sars, 1863	Ežerinė šoniplauka	+			+		
<i>Obesogammarus crassus</i> (Sars, 1894)	–		+			+	
<i>Pallasiola quadrispinosa</i> (Sars, 1867)	Keturspyglė šoniplauka	+				+	+
<i>Pontogammarus robustoides</i> (Sars, 1894)	Kietašarvė šoniplauka		+	+		+	
<i>Synurella ambulans</i> (Muller, 1846)	Balinė šoniplauka	+				+	
<b>DECAPODA</b>	<b>DEŠIMTKOJAI VĖŽIAGYVIAI</b>						
<i>Astacus astatus</i> (Linnaeus, 1758)	Plačiažnyplis vėžys	+				+	
<i>Astacus leptodactylus</i> Eschscholtz, 1823	Siauražnyplis vėžys		+			+	
<i>Orconectes limosus</i> (Rafinesque, 1817)	Rainuotasis vėžys		+	+	+		
<i>Pacifastacus leniusculus</i> (Dana, 1852)	Žymėtasis vėžys		+	+		+	

### 1.1.1. Mizidės

**Įvairovė.** Iš viso Lietuvos ežeruose gyvena trys mizidžių rūšys, dvi iš jų (*Paramysis lacustris* bei *Limnomysis benedeni*) yra svetimkraštės: (Arbačiauskas ir kt., 2012). Dar viena svetimkraštė mizidžių rūšis *Hemimysis anomala* taip pat sutinkama stovinčiuose vandenyse, tačiau ji gyvena tik Kauno mariose (Arbačiauskas ir kt., 2012). Visos šios mizidės yra kilę iš Ponto–Kaspijos regiono.

**Invazijų kilmė.** Aukštesniųjų vėžiagyvių introdukcija Lietuvos vidaus vandenyse prasidėjo, kai buvo patvenktas Nemunas bei suformuotos Kauno marios (Гасюнас, 1972; Arbačiauskas, 2002). 1960 m. dvi siuntos šoniplaukų ir mizidžių iš Dniepro užtvankos (dabartinė Ukraina) buvo perkeltos į naujai suformuotas Kauno marias. Trečia siunta 1961 m. gegužės mėnesį į Kauno marias buvo atvežta iš Simferopolio vandens saugyklos (dabartinė Ukraina). Taip į Kauno marias buvo introdukuotos trys mizidžių rūšys: *P. lacustris* (4400 ind.), *L. benedeni* (1600 ind.) bei *H. anomala* (3500 ind.) (Гасюнас, 1972). Šių, santykinai mažų introdukuotų gyvūnų kiekių, pakako susiformuoti gyvybingoms *P. lacustris* bei *L. benedeni* mizidžių populiacijoms Kauno mariose. Po perkėlimo praėjus vieneriems metams (1961 m.) Kauno mariose buvo nustatytos gyvybingos šių mizidžių populiacijos (Гасюнас, 1963, 1965). Kadangi vietinių aukštesniųjų vėžiagyvių fauna Lietuvos ežeruose XX a. pradžioje buvo skurdi (Гасюнас, 1963), o šie gyvūnai yra vertingas žuvų maistas (Бубинас, 1979a; Bubinas, 1994; Кублицкас ir Бубинас, 1981, 1985; Lasenby ir kt., 1986; Haertel-Borer ir kt., 2005), buvo nuspręsta pagerinti žuvų mitybos sąlygas ežeruose introdukuojant Ponto–Kaspijos regiono vėžiagyvius (Гасюнас, 1963; Вайтонис ir kt., 1990). Taigi tikslingos mizidžių introdukcijos buvo skirtos padidinti verslinių žuvų produkciją ežeruose. Po sėkmingos mizidžių aklimatizacijos Kauno mariose, jos iš čia 1963–1989 m. buvo perkeltos daugiau nei į šimtą Lietuvos ežerų (Гасюнас, 1972; Вайтонис ir kt., 1990; Lazauskienė, 1997), tačiau prigijo ne visur. Dabar svetimkraštės



mizidės sutinkamos 14 ežerų bei Antalieptės, Elektrėnų ir Kauno mariose (1.1.1.1 lentelė).

**1.1.1.1 lentelė.** Lietuvos ežerai ir tvenkiniai apgyvendinti svetimkraštėmis Ponto-Kaspijos vėžiagyvių rūšimis: *Paramysis lacustris* (PL), *Limnomysis benedeni* (LB), *Hemimysis anomala* (HA), *Pontogammarus robustoides* (PR), *Obesogammarus crassus* (OC), *Chaetogammarus warpachowskyi* (CW) (Arbačiauskas ir kt., 2012).

<b>Vandens telkinys</b>	<b>Mizidės</b>	<b>Šoniplaukos</b>
<b>Tvenkiniai</b>		
Antalieptės marios	PL	PR
Elektrėnų marios	PL, LB	PR, OC, CW
Kauno marios	PL, LB, HA	PR, OC, CW
<b>Ežerai</b>		
Ančia		PR
Apvardai	PL	
Arinas	PL	
Asveja		PR
Daugai	PL, LB	PR, OC, CW
Dysnai	PL	
Dysnykštis	PL	
Drūkšiai	PL	
Dusia	PL	PR, OC, CW
Lūšiai	PL	PR, CW
Metelys	PL	PR, OC, CW
Obelija	PL	PR, CW
Plateliai		PR
Rūžas	PL	
Sartai	PL	
Seirijis		PR, CW
Simnas	PL, LB	PR, CW
Žeimenys	PL	PR, CW

**Paplitimas.** Tarp introdukuotų mizidžių rūšių *P. lacustris* pasirodė geriausiai prisitaikiusi gyventi stovinčiuose vandenyse (Arbačiauskas ir kt., 2012). *Paramysis lacustris* yra plačiausiai paplitusi svetimkraštė mizidė ne tik Lietuvos ežeruose, bet ir upėse (Arbačiauskas ir kt., 2012). Todėl ji yra įtraukta į Lietuvos invazinių rūšių sąrašą (VŽ, 2012). Nepaisant to, kad ši rūšis buvo introdukuota į daugelį Lietuvos ežerų, ji sugebėjo įsitvirtinti tik dideliuose, pasižyminčiuose dideliu santykinu pratakumu, ežeruose (Arbačiauskas ir kt., 2012). Šiuo metu *P. lacustris* sutinkama 14 ežerų bei Antalieptės, Elektrėnų ir Kauno mariose (Arbačiauskas ir kt., 2012). Gausiausios *P. lacustris* populiacijos gyvena dideliuose, vėjui atviruose Dusios, Daugų bei Metelių ežeruose (Arbačiauskas ir kt., 2012). Kita svetimkraštė mizidė *L. benedeni* yra

mažiau paplitusi. Ji sutinkama tik Daugų ir Simno ežeruose bei Kauno ir Elektrėnų mariose (Arbačiauskas ir kt., 2012). Abi šios mizidžių rūšys kartu gyvena Daugų ežere. Tuo tarpu *H. anomala* niekada nebuvo rasta ežeruose, ji šiuo metu gyvena tik Kauno mariose, kur ir buvo pirmiausiai introdukuota (Arbačiauskas ir kt., 2012). Iki šiol visos trys introdukuotų mizidžių rūšys kartu sutinkamos tik Kauno mariose (1.1.1.1 lentelė).

### 1.1.2. Šoniplaukos

**Ivairovė.** Iš viso Lietuvos ežeruose sutinkamos šešios šoniplaukų rūšys. Trys iš jų yra svetimkraštės: *Pontogammarus robustoides*, *Chaetogammarus warpachowskyi* ir *Obesogammarus crassus* (1.1.1.1 lentelė). Visos jos yra kilusios iš Ponto–Kaspijos regiono.

**Invazijų kilmė.** Tikslingos svetimkraščių šoniplaukų kaip ir mizidžių introdukcijos ežeruose buvo skirtos padidinti verslinių žuvų produkciją (Гасюнас, 1963; Вайтонис ir kt., 1990). 1960–1961 m. I. Gasiūno iniciatyva iš Dniepro ir Simferopolio vandens saugyklų į Kauno marias kartu su mizidėmis buvo introdukuotos ir trys Ponto-Kaspijos regiono šoniplaukų rūšys: *P. robustoides*, *O. crassus* ir *C. warpachowskyi* (iš viso 1600 individų) (Гасюнас, 1972). Visų perkeltųjų rūšių šoniplaukos prisitaikė prie naujų klimato ir gyvenimo sąlygų bei suformavo gausias populiacijas Kauno mariose. Jau 1964 m. introdukuotosios šoniplaukos (*P. robustoides* ir *O. crassus*) sudarė daugiau kaip 90 % visų tyrimų metu pagautų šoniplaukų (Гасюнас, 1972). Vėžiagyviams sėkmingai prisitaikius prie naujų sąlygų, buvo siūloma juos perkelti ir į kitus Lietuvos vidaus vandenis. Taip vėžiagyviai buvo perkelti į beveik 100 Lietuvos ežerų ir keletą vandens saugyklų (Вайтонис ir kt., 1990).

**Paplitimas.** Tarp perkeltų šoniplaukų rūšių būtent *P. robustoides* šoniplauka geriausiai prisitaikė prie naujų aplinkos sąlygų (Arbačiauskas ir kt., 2012). *Pontogammarus robustoides* yra labiausiai paplitusi svetimkraštė šoniplaukų rūšis Lietuvos ežeruose ir yra įtraukta į Lietuvos invazinių rūšių

sąrašą (VŽ, 2012). Yra žinoma, kad *P. robustoides* suformavo populiacijas vienuolikoje ežerų bei Antalieptės, Elektrėnų ir Kauno mariose (1.1.1.1 lentelė). Tuo tarpu kitos dvi į Lietuvos ežerus introdukuotos svetimkraščių šoniplaukų rūšys taip gausiai mūsų vidaus vandenyse nepaplito. *Obesogammarus crassus* ir *C. warpachowskyi* aptinkamos Kauno ir Elektrėnų mariose bei Dusios, Metelio ir Daugų ežeruose (1.1.1.1 lentelė). *Chaetogammarus warpachowskyi* be jau minėtų vandens telkinių dar gyvena Seirijo, Simno, Obelijos, Žeimenio ir Lūšių ežeruose (1.1.1.1 lentelė). Visos trys šoniplaukų rūšys kartu sugyvena tik Daugų, Dusios, Metelio ežeruose bei Kauno ir Elektrėnų mariose (Arbačiauskas ir kt., 2012).

### 1.1.3. Vėžiai

**Įvairovė.** Lietuvos ežeruose sutinkamos keturios vėžių rūšys: *Pacifastacus leniusculus*, *Orconectes limosus*, *Astacus leptodactylus* ir *A. astacus* (1.1.1 lentelė). Trys iš jų – *P. leniusculus*, *O. limosus* ir *A. leptodactylus* – yra svetimkraštės rūšys Lietuvos ežeruose (Arbačiauskas ir kt., 2012). *Pacifastacus leniusculus* ir *O. limosus* svetimkraščiai ne tik Lietuvoje, bet ir visoje Europoje, jie yra kilę iš Šiaurės Amerikos (Souty-Grosset ir kt., 2006). Tuo tarpu *A. leptodactylus* natūralus arealas apima vakarų Aziją bei Rytų Europą (Souty-Grosset ir kt., 2006), iš kur jis ir buvo introdukuotas į daugelį Vakarų Europos valstybių tame tarpe ir Lietuvą (Cukerzis, 1970). Taigi, vienintelė vietinė vėžių rūšis, kuri vis dar sutinkama Lietuvos ežeruose, yra *A. astatus*.

**Invazijų kilmė.** Dvi svetimkraščių vėžių rūšys (*A. leptodactylus* ir *P. leniusculus*) į Lietuvą buvo introdukuotos tikslingai. *Astacus leptodactylus*, siekiant padidinti vėžių išteklius Lietuvoje, iš kaimyninių šalių (Baltarusijos ir Latvijos) į rytų Lietuvos vandenį buvo perkelti dar apie 1900–uosius metus (Cukerzis, 1970). Tuo tarpu *P. leniusculus*, siekiant atstatyti Lietuvoje nykstančius vėžių išteklius, į Lietuvą buvo atvežti iš Švedijos tik 1972 m. ir suleisti į keletą Lietuvos ežerų (Cukerzis, 1979). Vėliau, nustatčius, kad

*P. leniusculus* perneša vėžių marą (Alderman, 1990), tolimesnis jų platinimas Lietuvos vidaus vandenyse buvo sustabdytas (Mackevičienė, 2005). Likusi svetimkraščių vėžių rūšis – *O. limosus* – į Lietuvą atplito pati. Manoma, kad į Lietuvos vandenį jie atkeliavo Nemunu per Augustavo kanalą iš Vyslos upės baseino (Arbačiauskas, 2007; Karatayev ir kt., 2008; Arbačiauskas ir kt., 2012). 1995 m. jie jau buvo aptikti Baltosios Ančios baseine (Lazdijų rajone), kur jų pirmas pasirodymas buvo labiausiai tikėtinas (Burba, 1999). Iš čia jie savaime išplito visame Nemuno upės baseine (Rakauskas ir kt., 2010). Tuo tarpu nepratakiuose Lietuvos ežeruose *O. limosus* plinta dėl savavališkos žmonių vykdomos vėžių introdukcijos (Arbačiauskas ir kt., 2012).

**Paplitimas.** Tarp svetimkraščių vėžių *O. limosus* yra plačiausiai paplitęs Lietuvos ežeruose (Arbačiauskas ir kt., 2012). Šiuo metu *O. limosus* jau įsitvirtino Nemune bei jo didžiuosiuose intakuose ir net Kuršių mariose (Rakauskas ir kt., 2010). Pastaruoju metu stebimas spartus šio vėžio plitimas ir ežeruose. Jau dabar *O. limosus* sutinkamas daugiau kaip 40 stovinčio vandens telkinių (Arbačiauskas ir kt., 2012). Spėjama, kad per ateinančius keletą metų *O. limosus* apgyvendins daugelį Lietuvos ežerų, kuriuose išstums vietinį *A. astatus* vėžį (Arbačiauskas ir kt., 2012). Tuo tarpu svetimkraščiai *P. leniusculus* vėžiai Lietuvos ežeruose plačiai nepaplito. Lietuvoje šiuo metu žinoma tik keletas ežerų, kuriuose gyvena *P. leniusculus* vėžiai (Arbačiauskas ir kt., 2012). Nors *A. leptodactylus* yra seniausiai Lietuvos vidaus vandenyse gyvenanti svetimkraštė vėžių rūšis, tačiau ji nėra plačiai paplitusi ežeruose. Šiuo metu *A. leptodactylus* sutinkamas maždaug 30 Lietuvos ežerų (Arbačiauskas ir kt., 2012).

## 1.2. Svetimkraščių vėžiagyvių įtaka ežerų ekosistemoms

Svetimkraštės vėžiagyvių rūšys, tapusios invazinėmis, gali reikšmingai pakeisti vietinių bendrijų struktūrą bei funkcionavimą (Ricciardi, 2001; Kelly ir kt., 2006; Van Riel ir kt., 2006). Tarp Lietuvos ežeruose sutinkamų svetimkraščių aukštesniųjų vėžiagyvių rūšių net trys jų yra oficialiai paskelbtos

invazinėmis rūšimis Lietuvoje (VŽ, 2012). Todėl nėra abejonės, kad Lietuvos ežeruose sutinkami svetimkraščiai vėžiagyviai neigiamai įtakoja vietines ežerų bendrijas. Svetimkraščiai vėžiagyviai ežerų bendrijas veikia keliais būdais: (a) konkuruoja su vietinėmis rūšimis dėl buveinių (Holdich ir kt., 1999; Souty-Grosset ir kt., 2006); (b) konkuruoja su vietinėmis rūšimis dėl maisto resursų (Lasenby ir kt., 1986; Bauer ir kt., 2000; MacNeil ir kt., 2003, 2004); (c) dėka polinkio į plėšrumą tiesiogiai mažina vietinių bestuburių įvairovę bei gausmą (Dick ir Platvoet, 2000; Krisp and Maier 2005); (d) keičia gyvūnų, esančių aukštesniuose mitybos lygmenyse, mitybą (Haertel-Borer ir kt., 2005). Galiausiai bendras šių visų veiksmų poveikis įtakoja visą ežero bendriją (Haertel-Borer ir kt., 2005; Arbačiauskas ir Gumuliauskaitė, 2007; Gumuliauskaitė ir Arbačiauskas, 2008). Toliau tekste pateikiamas apibendrintas Lietuvos ežeruose sutinkamų svetimkraščių mizidžių, šoniplaukų bei vėžių žinomas poveikis ežerų ekosistemoms.

### 1.2.1. Mizidės

**Buveinės.** Lietuvos ežeruose sutinkamos svetimkraštės *P. lacustris* bei *L. benedeni* mizidės gyvena ežerų litoralėje (Lazauskienė ir kt., 1998), todėl didžiausias tikėtinas jų poveikis turėtų pasireikšti būtent litoralėje gyvenantiems hidrobiontams. Eksperimentiniai buveinių pasirinkimo tyrimai parodė, kad svetimkraštė *L. benedeni* mizidė pirmenybę teikia makrofitais (*Potamogeton* spp.) ar žaliadumbliais (*Chara* spp.) apaugusioms, su gausiomis dreisenų (*Dreissena polymorpha*) kolonijomis, buveinėms (Gergs ir kt., 2008). Lauko tyrimai patvirtino, kad didžiausi *L. benedeni* kiekiai būna būtent makrofitais apaugusiose ežero litoralės buveinėse (Bacescu, 1954; Wonyarovich, 1955; Dediu, 1966; Weish ir Turkay, 1975; Wittmann, 1995; Wittmann ir kt., 1999). Kitos svetimkraštės *P. lacustris* mizidės atlikti gausumo tyrimai Dusios ežere parodė, kad jos koncentruojasi 3–5 m. gylyje (Arbačiauskas, neskelbti duomenys). Kuršių mariose atlikti *P. lacustris* gausumo tyrimai atskleidė, kad ši mizidžių rūšis, taip pat kaip ir *L. benedeni*,

pirmenybę teikia makrofitais apaugusioms buveinėms (Lesutienė ir kt., 2005). Šie tyrimai taip pat atskleidė sezonines horizontalias *P. lacustris* migracijas. Minėta mizidžių rūšis rudens pradžioje migruoja iš pelaginės dalies į priekrantę, o žiemos pradžioje grįžta atgal į pelaginę dalį, taip padidindamos energijos pernašą iš litoralės į pelaginį mitybos tinklą (Lesutienė ir kt., 2008).

**Mityba.** Visumoje mizidės yra visaėdžiai vėžiagyviai ežeruose mintantys fitoplanktonu, detritu, bentosiniais dumbliais, zooplanktonu ir mažais dugno gyvūnais (Mauchline, 1980). Tačiau dėl įvairaus mizidžių maisto raciono (Dediu, 1966; Wittmann ir Ariani, 2000; Wittmann, 2002; Lesutienė ir kt., 2007; Fink ir kt., 2012) sunku įvertinti jų funkcinį vaidmenį ežerų mitybos tinkluose bei numatyti svetimkraščių mizidžių trofinius ryšius naujose ekosistemose. Eksperimentiniai mitybos tyrimai parodė, kad Lietuvos ežeruose sutinkamos *P. lacustris* selektyviai maitinasi detritu bei fitoplanktonu (Komarova, 1991). Tačiau kitų mokslininkų atlikti tyrimai parodė, kad šių mizidžių suaugėliai yra pakankamai plėšrūs (Jankauskienė, 2003; Lesutienė ir kt., 2007). Atlikta svetimkraščių *P. lacustris* mizidžių, surinktų natūralioje aplinkoje, skrandžių analizė parodė, kad šių mizidžių mityboje zooplanktono vėžiagyviai sudaro žymią dalį jų maisto raciono, ypač nakties metu, kai mizidės vykdo vertikalias migracijas (Jankauskienė, 2003). Atlikti *P. lacustris* mitybos tyrimai stabiliųjų izotopų pagalba taip pat parodė, kad zooplanktonas užima labai svarbią vietą jų mityboje (Lesutienė ir kt., 2007). Šie tyrimai įrodė, kad *P. lacustris* mizidžių suaugėliai yra reikšmingai plėšresni nei jaunikliai, o mizidžių suaugėlių mityba zooplanktonu prasideda tik šiems pasiekus kritinį kūno dydį  $8,7 \pm 0,7$  mm (Lesutienė ir kt., 2007). Minėti tyrimai taip pat atskleidė sezonines *P. lacustris* mitybines migracijas Kuršių mariose. Tyrimai parodė, kad didžiausią poveikį Kuršių marių zooplanktono bendrijai *P. lacustris* turi vasarą, kai zooplanktonas yra lengvai prieinamas (Lesutienė ir kt., 2007). Tuo tarpu rudeniop mizidės migruoja į priekrantę, kur jų mityboje dominuoja augalinės kilmės maistas (detritas, fitobentosas, makrofitų nuokritos) (Lesutienė ir kt., 2008). Žiemos pradžioje, kai priekrantės pradeda užšalti, mizidės migruoja toliau nuo kranto, kur tampa lengvai prieinamos

plėšrūnams (Lesutienė ir kt., 2008). Tokiu būdu svetimkraštės mizidės padidina pirminės medžiagos įsisavinimą vandens telkinio priekrantėje rudenį bei padidina litorlaėje susiformavusios energijos pernašą aukštesniems trofiniams lygmenims žiemos pradžioje (Lesutienė ir kt., 2008).

Kita svetimkraštė Lietuvos ežeruose sutinkama mizidė *L. benedeni* žinoma kaip žolėdė-detritofagė, mažoms dalelėms pirmenybę teikianti, vėžiagyvių rūšis, tačiau kartais mintanti ir didesnėmis gyvūninės kilmės, dalelėmis (Dediu, 1966; Wittmann ir Ariani, 2000; Wittmann, 2002). Gergs ir kitų mokslininkų (2008) atlikti mitybos eksperimentai taip pat parodė, kad *L. benedeni* dažniausiai maitinasi mažo dydžio dalelėmis, ypač detritu, susidariusiu iš lapų nuokritų ar dreisenų išskiriamų bionuosėdų, bei bentosiniais ir planktono dumbliais. Atlikti tyrimai atskleidė, kad mizidės minta ne pačiomis makrofitų nuokritomis, bet ant jų susidariusia bioplėvele. Pavasarį *L. benedeni* mityboje dominuoja fitoplanktonas, tuo tarpu mirę gyvūnai bei makrofitai dėl jų dydžio nėra įtraukti į mitybos racioną (Gergs ir kt., 2008). Tačiau kitų mokslininkų atlikti tyrimai parodė, kad šių mizidžių suaugėliai yra pakankamai plėšrūs. Wittmann ir Ariani (2000) nustatė, kad *L. benedeni* mizidės gali aktyviai medžioti jaunas dafnijas (*Daphnia magna* ir *Daphnia pulex*). Fink su kolegomis (2012) atlikti tyrimai taip pat parodė, kad suaugusios *L. benedeni* (kūno ilgis > 8,5 mm) selektyviai medžioja smulkius (kūno ilgis nesiekia 2 mm, kurių) zooplanktono gyvūnus, pavyzdžiui, verpetes (Rotifera) ar šakotaūsius vėžiagyvius (*Bosmina* spp., *Daphnia* spp.), tačiau didesnių aukų šios mizidės įveikti nesugeba. Tuo tarpu pastebėta, kad jaunos mizidės zooplanktonu nesimaitina (Fink ir kt., 2012).

**Žuvų mityba svetimkraštėmis mizidėmis.** Introdukuoti svetimkraščiai vėžiagyviai praturtina žuvų mitybinę bazę tik tuo atveju, jei šiais vėžiagyviais žuvys minta. Todėl labai svarbu žinoti, ar juos žuvys iš tiesų ėda. Ankstesniais tyrimais nustatyta, kad Kauno mariose žuvys (daugiausiai žuvų jaunikliai) maitinasi svetimkraštėmis mizidėmis (Бубинас, 1976, 1979a, b; Кублицкас ir Бубинас, 1981). Kauno mariose reikšminga mizidžių dalis nustatyta ešerio (*Perca fluviatilis*), starkio (*Sander lucioperca*), salačio (*Aspius aspius*), pūgžlio

(*Gymnocephalus cernuus*), kuojos (*Rutilus rutilus*), karšio (*Abramis brama*), raudės (*Scardinius erythrophthalmus*), meknės (*Leuciscus idus*), plakio (*Blicca bjoerkna*) jauniklių bei trispyglės dyglės (*Gasterosteus aculeatus*), devynspyglės dyglės (*Pungitius pungitius*), gružlio (*Gobio gobio*) ir paprastosios aukšlės (*Alburnus alburnus*) maisto racione (Бубинас, 1979a, b). Tyrimai Kuršių mariose taip pat parodė, kad mizidės buvo reikšmingos ešerių jauniklių mityboje (Кублицкас ir Бубинас, 1985). Kuršių mariose jos taip pat rastos tirtų starkio jauniklių bei pūgžlių skrandžiuose (Кублицкас ir Бубинас, 1985). Šie duomenys aiškiai parodo, kad Lietuvos ežeruose sutinkamos svetimkraštės mizidės yra vertingas žuvų maistas bent jau Kuršių bei Kauno mariose. Tuo tarpu duomenų, patvirtinančių žuvų mitybą svetimkraštėmis mizidėmis, ežeruose nėra daug. Svetimkraščių *P. lacustris* mizidžių buvo rasta pūgžlio bei trispyglės dyglės skrandžiuose Dusios ežere, bei ešerio jauniklių skrandžiuose Dysnų ežere (Arbačiauskas, neskelbti duomenys). Duomenų apie žuvų mitybą kituose ežeruose, kur aklimatizavosi Ponto–Kaspijos mizidės, nėra. Kiekybinis svetimkraščių mizidžių introdukcijos efektas žuvų mitybinei nišai bei mitybos selektyvumui Lietuvos ežerų ekosistemose iki šiol nebuvo įvertintas. Taip pat nebuvo tirtas ir invazinių mizidžių poveikis žuvų augimui ežeruose.

**Poveikis mitybos tinklams ežeruose.** Prieš svetimkraščių vėžiagyvių introdukciją buvo manyta, kad ežeruose, praturtintuose naujomis vėžiagyvių rūšimis, žuvų produkcija išaugs. Žuvų mityba introdukuotais svetimkraščiais vėžiagyviais bei žuvų produkcijos didėjimas buvo grindžiamas trimis hipotezėmis. Pirma, introdukuoti vėžiagyviai teiks aukštos kokybės (kaloringą) ir lengvai prieinamą maisto šaltinį žuvims, todėl padidės žuvų įmitimas bei augimas, o kartu išaugs ir jų produkcija (Гасюнас, 1963). Antra, aukštesnieji vėžiagyviai, ypač mizidės, taps alternatyviu maisto šaltiniu (vietoje žuvų mailiaus) plėšrioms žuvims (starkiui, ešeriui) jų ontogenezinio mitybos persijungimo nuo zooplanktono vėžiagyvių prie žuvų laikotarpiu. Taip bus padidintas energijos perdavimo efektyvumas sumažinant mitybos grandinės ilgį (Вайтонис ir kt., 1990). Trečia hipotezė teigė, kad introdukuoti



vėžiagyviai stabilizuos mitybos resursus bentofagėms žuvims tuo metu, kai vandens vabzdžių, ypač chironomidų (Chironomidae), lėliukės masiškai išsiritą (Гасюнас, 1963). Kadangi vietinė vėžiagyvių įvairovė ežero litoralėje buvo maža, buvo tikimasi, kad introdukuotos rūšys praturtins vietines zoobentosos bendrijas, nesukeldamos jokių neigiamų padarinių, ir bendra zoobentosos produkcija ežerų litoralėje išaugs dėl didesnio pirminės produkcijos ir detrito sunaudojimo.

Yra žinoma, kad Lietuvos ežerų litoralėse sutinkamos svetimkraštės *P. lacustris* bei *L. benedeni* mizidės minta detritu bei makrofitų nuokritomis (Комарова, 1991; Gergs ir kt., 2008). Taip pat žinoma, kad plėšrių žuvų jaunikliai maitinasi svetimiraštėmis mizidėmis Kauno bei Kuršių mariose (Бубинас, 1979a; Кублицкас ir Бубинас, 1985). Tai patvirtina energijos perdavimo efektyvumo, sumažinant mitybos grandinės ilgį, teoriją. Kita vertus, žinoma suaugusių mizidžių plėšri mityba zooplanktonu bei smulkiais dugno bestuburiais (Wittmann ir Ariani 2000; Lesutienė ir kt., 2007; Fink ir kt., 2012) gali ežeruose sukelti mitybinę konkurenciją žuvų jaunikliams. Taip pat tikėtina, kad suaugusios mizidės, būdamos plėšrios bei maitindamosios zooplanktonu, gali įtakoti zooplanktono bendrijų struktūrą. Būtent toks poveikis buvo nustatytas ežeruose introdukavus reliktinę mizidę *M. relicta* (Rudstam ir kt., 1989; Jane ir kt., 1996; Ketelaars ir kt., 1999; Spencer ir kt., 1999). Taigi plėšri svetimkraščių mizidžių mityba gali priešingai, ne sutrumpinti, bet pailginti mitybos grandinę ežero litoralėje. Kita vertus, svetimkraštės mizidės, būdamos vertingu žuvų maistu (Бубинас, 1979a, b; Кублицкас ir Бубинас, 1981, 1985) bei, dėka žinomų savo vertikalių ir horizontalių migracijų ežeruose (Lasenby ir Shi, 2004; Lesutienė ir kt., 2008), gali padidinti energijos pernašą tarp bentosinių bei pelaginių mitybos tinklų. Tačiau iki šiol lieka neaišku, kaip reikšmingai mizidės įtakoja ežerų mitybos tinklus. Iki šiol taip pat nėra vienareikšmiškai atsakyta, ar litoralėje gyvenančios svetimkraštės *P. lacustris* ir *L. benedeni* mizidės padidina detrito ir pirminės produkcijos įsisavinimą ežero litoralėje bei litoralėje sukauptos energijos pernašą aukštesniems trofiniams lygmenims. Taip pat nežinoma, ar

minėtos mizidės padidina pirminės produkcijos pernešimą iš litoralės į pelaginius mitybos tinklus. Taigi, apibendrinus įvairių autorių atliktus mizidžių tyrimus, iki šiol lieka neaiški minėtų svetimkraščių mizidžių vieta ežero mitybos tinkle bei jų poveikis ežerų mitybos tinklams.

### 1.2.2. Šoniplaukos

**Buveinės.** Visos Lietuvos ežeruose sutinkamos svetimkraštės šoniplaukos yra tipinės bentoso rūšys, gyvenančios ežero litoralėje (Lazauskienė ir kt., 1998). *Pontogammarus robustoides* šoniplauka yra labiausiai paplitusi svetimkraštė šoniplauka Lietuvos ežeruose (Arbačiauskas ir kt., 2012). Nors ši rūšis buvo introdukuota į daugelį Lietuvos ežerų (Гасюнас, 1963; Вайтонис ir kt., 1990), ji sugebėjo įsitvirtinti tik dideliuose mezotrofiniuose ežeruose su santykinai dideliu pratakumu (Arbačiauskas ir kt., 2012). Todėl panašu, kad *P. robustoides* yra gana reikli deguonies kiekiui, o jos galimybę apsigyventi ežere riboja deguonies trūkumas žiemą (Arbačiauskas, 2005; Arbačiauskas ir Gumuliauskaitė, 2007). *Pontogammarus robustoides* Lietuvos ežeruose dažniausiai aptinkama litoralėje, 0,4–3 m gylyje, bangų mūšos zonoje, kurioje susidaro reofilinės sąlygos ir tai užtikrina jai tinkamą deguonies koncentraciją (Vaitonis, 1994; Arbačiauskas, 2002). *Pontogammarus robustoides* pirmenybę teikia smėlio ar žvyro gruntams (Gruszka, 1999; Zytkowicz ir kt., 2008), tačiau taip pat gausiai randama ir tarp litoralės makrofitų (Dediu, 1980; Bij de Vaate ir kt., 2002). Palyginus visų Lietuvos ežeruose sutinkamų šoniplaukų vidutinius gausumus nustatyta, kad *P. robustoides* formuoja gausiausias populiacijas (Gumuliauskaitė, 2007). Vidutinis šios rūšies gausumas bei biomasė Lietuvos ežerų atviroje litoralėje gali atitinkamai siekti 3300 ind. m<sup>-2</sup> ir 25 g m<sup>-2</sup> bei sudaryti iki 90 % visos makrobentosinių bestuburių biomasės ežero litoralėje (Gumuliauskaitė ir Arbačiauskas, 2008). Atskiruose mėginiuose *P. robustoides* gausumas gali siekti net iki 7000 ind. m<sup>-2</sup> (Gumuliauskaitė, 2007). Tuo tarpu vietinės *G. lacustris* populiacijų vidutinis gausumas Lietuvos ežeruose yra 3–6 kartus mažesnis nei *P. robustoides*

(Gumuliauskaitė, 2007). Gausiausios vietinės rūšies populiacijos Lietuvos ežeruose neviršijo 200 ind. m<sup>-2</sup> (Gumuliauskaitė, 2007). Gausiausios svetimkraštės *P. robustoides* šoniplaukos populiacijos Lietuvoje yra dideliuose, su atvira litorale, Dusios, Daugų, Metelių bei Platelių ežeruose (Arbačiauskas, 2002).

Likusios dvi svetimkraščių šoniplaukų rūšys pasižymi dar mažesniu pakantumu blogoms deguonies sąlygoms (Dediu, 1980), todėl jos taip plačiai mūsų vidaus vandenyse nepaplito (Arbačiauskas ir kt., 2012). *Chaetogammarus warpachowskyi* rūšies nustatytas gausumas Daugų ežere siekė 100 ind. m<sup>-2</sup>, o *O. crassus* vidutinis gausumas ežeruose neviršijo 60 ind. m<sup>-2</sup> (Gumuliauskaitė, 2007).

**Mityba.** Visumoje šoniplaukos yra visaėdžiai gyvūnai, jos maitinasi tiek augliniu maistu, detritu ar dvėseną, tiek ir plėšriai – kitais makrobentosiniais bestuburiais, netgi žuvų ikrais ar lervutėmis (Иоффе ir Максимова, 1968; Berezina ir kt., 2005; Grabowski ir kt., 2007). Todėl dažnai svetimkraštės šoniplaukos neigiamai veikia vietines bendrijas jose sumažindamos žuvų mitybos objektų įvairovę bei gausumą, ar net žuvų produkciją (MacNeil ir kt., 1997, 1999; Dick ir kt., 2002; Kelly ir kt., 2003; Bollache ir kt., 2004; La Pian ir kt., 2005). Duomenų apie Lietuvos ežeruose sutinkamų svetimkraščių šoniplaukų mitybą nėra daug. Senesnėje literatūroje nurodoma, kad Lietuvos ežeruose plačiausiai paplitusi svetimkraštė *P. robustoides* šoniplauka minta makrofitais, detritu ar siūliniais dumbliais, ir tik kaip atsitiktinis jos maistas minimos chironomidų lervos (Иоффе ir Максимова, 1968). Tačiau naujesni tyrimai rodo, kad *P. robustoides* yra visaėdė (Berezina ir Panov, 2003; Jankauskienė, 2003; Berezina ir kt., 2005, 2009; Orlova ir kt., 2006; Grabowski ir kt., 2007; Berezina, 2007a, b; van der Velde ir kt., 2009) ar net linkusi į plėšrumą (Grabowski ir kt., 2007) rūšis. Yra žinoma, kad šoniplaukoms augant daugėja gyvūninės kilmės maisto jų mityboje (Berezina ir kt., 2005). Šios rūšies jauniklių, kurių kūno ilgis siekia 5–7 mm, maisto racioną pagrindė sudaro detritas (70–80 % viso skrandžio tūrio). Vidutinio ilgio (8–12 mm) šoniplaukų pagrindiniai maisto objektai yra makrofitai

(vyrauja *Potamogeton sp.*) ir maži bestuburiai, susiję su makrofitais, pavyzdžiui, mažos mažašerės kirmėlės (*Oligochaeta*), infuzorijos (*Infusoria*), verpetės ar chironomidų lervos. Tuo tarpu didelės (kūno ilgis > 13 mm) *P. robustoides* šoniplaukos yra plėšrios ir pirmenybę teikia lašalų (*Ephemeroptera*) ar chironomidų lervoms, mažašerėms kirmėlėms, vandens asiliukams ar planktono vėžiagyviams (Orlova ir kt., 2006; Berezina, 2007a, b; Berezina ir kt., 2009; van der Velde ir kt., 2009). Kai trūksta maisto suaugę *P. robustoides* gali maitintis netgi savo rūšies jaunikliais (kūno ilgis 5–8 mm) ar didesnėmis (kūno ilgis iki 12 mm), neseniai išsinėrusiomis, šoniplaukomis (Berezina ir Panov, 2003). Kuršių mariose atlikti tyrimai taip pat parodė, kad tiek suaugėliams, tiek ir jaunikliams būdingas kanibalizmas (Jankauskienė, 2003). Kuršių mariose dažniausiai šios rūšies individai mito detritu ir makrofitais, tačiau suaugėliai mito ir gyvūniniu maistu: uodų trūklių lervomis ir mažašerėmis kirmėlėmis (Jankauskienė, 2003).

**Žuvų mityba svetimkraštėmis šoniplaukomis.** Žuvų mitybos tyrimai Kauno mariose parodė, kad žuvis maitinasi svetimkraštėmis šoniplaukomis (Бубинас, 1976, 1979a, b). Kauno mariose reikšminga šoniplaukų dalis nustatyta ešerio, salačio, kuojos, karšio, raudės, meknės jauniklių bei trispyglės dyglės ir paprastųjų aukšlių maisto racione (Бубинас, 1976, 1979a, b). Tyrimai Kuršių mariose parodė, kad šoniplaukos buvo reikšmingos ešerio, starkio, karšio, žiobrio (*Vimba vimba*) jauniklių bei pūgžlio, gruzlio, plakio bei trispyglės dyglės mityboje (Кублицкас ir Бубинас, 1985). Kuršių mariose šių vėžiagyvių taip pat rasta tirtų kuojų (Кублицкас ir Бубинас, 1985) bei vėgėlių (*Lota lota*) (Švagždys, 2002) jauniklių skrandžiuose. Duomenų, patvirtinančių žuvų mitybą svetimkraštėmis šoniplaukomis ežeruose nėra daug. Svetimkraščių *P. robustoides* šoniplaukų buvo rasta ešerio, pūgžlio, paprastosios aukšlės, kuojos, karšio, lyno (*Tinca tinca*) ir stintos (*Osmerus eperlanus*) mityboje Dusios ežere bei ešerio jauniklių skrandžiuose Platelių ežere (Arbačiauskas, neskelbti duomenys). Gasiūnas (Гасюнас, 1975) nustatė, kad unguviai (*Anguilla anguilla*) taip pat maitinasi introdukuotomis šoniplaukomis. Duomenų apie žuvų mitybą kituose ežeruose, kur

aklimatizavosi Ponto-Kaspijos šoniplaukos, nėra. Kiekybinis svetimkraščių šoniplaukų introdukcijos efektas žuvų mitybinei nišai bei mitybos selektyvumui Lietuvos ežerų ekosistemose iki šiol nebuvo įvertintas. Taip pat nebuvo tirtas ir invazinių šoniplaukų poveikis žuvų augimui ežeruose.

**Poveikis mitybos tinklams ežeruose.** Prieš svetimkraščių šoniplaukų introdukciją buvo manyta, kad jos turėtų padidinti pirminės produkcijos įsisavinimą ežerų litoralėje bei jos pernešą į aukštesnius mitybos lygmenis (Гасюнас, 1963; Вайтонис ir kt., 1990). Kadangi vietinė šių vėžiagyvių įvairovė ežero litoralėje buvo maža, buvo tikimasi, kad introdukuotos rūšys praturtins vietines zoobentosos bendrijas, nesukeldamos jokių neigiamų padarinių, ir bendra zoobentosos produkcija ežerų litoralėje išaugs dėl didesnio pirminės produkcijos ir detrito sunaudojimo (Гасюнас, 1963; Вайтонис ir kt., 1990). Tačiau tyrimai parodė, kad invazinės šoniplaukų rūšys ežeruose išstumia vietines šoniplaukų rūšis iš joms tinkamų buveinių, o kartais ir visiškai jas išnaikina. Tarp pagrindinių veiksnių, lemiančių neigiamą svetimkraščių šoniplaukų poveikį vietinėms šių vėžiagyvių rūšims, paminėtini tarprūšinis poravimasis (Kinne, 1954; Dennert, 1974), interferentinė konkurencija (Bauer ir kt., 2000; MacNeil ir kt., 2003, 2004) ir asimetrinis vidugildijinis plėšrumas (Berezina ir Panov, 2003). Yra žinoma, kad *P. robustoides* išplitimas didžiuosiuose Lietuvos ežeruose neigiamai paveikė daugelį zoobentosos gyvūnų. Nustatyta neigiama koreliacija tarp *P. robustoides* šoniplaukų bei vandens asiliukų, vietinių ežerinių šoniplaukų, žirgelių (Odonata), apsiuvų (Trichoptera), kabasparnių (Megaloptera) bei lašalų lervų biomasės Lietuvos ežerų litoralėje (Gumuliauskaitė, 2007). Taip pat nustatyta, kad ežeruose, kuriuose gyvena gausios *P. robustoides* populiacijos, bentosos bestuburių rūšių skaičius bei rūšinė įvairovė litoralės bendrijose yra 1,5 karto, o vandens vabzdžių (apsiuvų, lašalų, kabasparnių, žirgelių) lervų biomasė – 3,5 karto mažesnė nei bendrijose, kuriuose šių svetimkraščių šoniplaukų nėra arba jos negausios (Gumuliauskaitė, 2007; Arbačiauskas ir Gumuliauskaitė, 2007; Gumuliauskaitė ir Arbačiauskas, 2008). Be to, svetimkraštė šoniplauka *P. robustoides* gamtinėmis sąlygomis išstumia vietinę ežerinę šoniplauką

(*G. lacustris*) dėl asimetrinio vidugildijinio plėšrumo, o vandens asiliuką dėl tiesioginio plėšrumo (Arbačiauskas, 2005; Gumuliauskaitė ir Arbačiauskas, 2008). Kiti autoriai taip pat nurodo neigiamą *P. robustoides* poveikį vietinėms bestuburių grupėms, kaip antai mažašerėms kirmėlėms bei chironomidų lervoms (Orlova ir kt., 2006). Gausios *P. robustoides* populiacijos taip pat gali ženkliai sumažinti bentosinių dumblių gausumą ežeruose. Gasiūnas (Гасюнас, 1975) yra aprašęs žaliadumblių (*Cladophora sp.*) sąžalynų išnykimą Dusios ežere praėjus keliems metams po *P. robustoides* introdukcijos.

Dėl šoniplaukų visaėdystės sunku įvertinti jų funkcinį vaidmenį ežerų mitybos tinkluose bei numatyti svetimkraščių šoniplaukų trofinius ryšius naujose ekosistemose. Viena vertus, šoniplaukos, būdamos visaėdės (Иоффе ir Максимова, 1968; Berezina ir kt., 2005; Grabowski ir kt., 2007) bei vertingu žuvų maistu (Бубинас, 1976, 1979a), perduoda energiją į aukštesnius mitybos lygmenis. Antra vertus, svetimkraščių šoniplaukų plėšri mityba (Orlova ir kt., 2006; Berezina, 2007a, b; Berezina ir kt., 2009; van der Velde ir kt., 2009) gali sudaryti konkurenciją vietiniams antriniamis vartotojams, pailginti ežero mitybinės grandinės bei tokiu būdu sumažinti energijos srautus, pasiekiančius aukštesnius mitybos lygmenis. Taigi, apibendrinus įvairių autorių atliktus svetimkraščių šoniplaukų poveikio ežerų bendrijoms tyrimus, galima teigti, kad iki šiol nėra visiškai aišku, kaip šios svetimkraščių vėžiagyvių rūšys gali paveikti mitybos tinklus ežeruose.

### 1.2.3. Vėžiai

Nors Lietuvos ežeruose sutinkamos trys svetimkraščių vėžių rūšys (Arbačiauskas ir kt., 2012), šio darbo metu tirtuose ežeruose aptiktas tik rainuotasis vėžys *O. limosus*, todėl toliau aprašomas tik šio vėžio žinomas poveikis vietinėms bendrijoms.

**Buveinės.** Rainuotieji vėžiai teikia pirmenybę dideliems, šiltiems, lėtai tekantiems, įvairaus drumstumo vandens telkiniams. Jie gali gyventi įvairios kokybės vandens telkiniuose, net ir eutrofiniuose ar labai užterštuose ežeruose

(Holdich ir kt., 2006; Pöckl, 1999). *Orconectes limosus* pirmenybę teikia minkšto substrato augalais apaugusioms buveinėms, tačiau kartais gausiai randamas ir akmenuotose vietose (Hamr, 2002; Holdich ir kt., 2006; Pilotto ir kt., 2008). Jiems nėra būtinos slėptuvės, tačiau jei jų yra, jomis naudojasi. Šie vėžiai paprastai laikosi ant dugno augalų paklotės, tarp plūduriuojančių augalų, ant dumblo, ar slepiasi tarp dugno akmenų, nuskendusiu rastų (Holdich ir kt., 2006). Prie slėptuvių rainuotieji vėžiai ne itin prisirišę, dažniausiai ne tūno jose, o ropinėja aplinkui. Yra žinoma, kad *O. limosus* rausia urvus (Holdich ir Black, 2007). *Orconectes limosus*, skirtingai nei *A. astacus*, yra aktyvūs bei maitinasi ir šviesiuoju paros metu (Souty-Grosset ir kt., 2006). Rudenį, kai vanduo ežere atvėsta iki 10 °C, šie vėžiai migruoja gilyn, pavasarį, vandeniui sušilus virš 10 °C, vėžiai iš gilumos grįžta į ežerų litorales (Souty-Grosset ir kt., 2006).

**Mityba.** Kaip ir daugumas vėžių rūšių, taip ir *O. limosus* ežeruose yra visaėdis vartotojas (Whitledge ir Rabeni, 1997; Souty-Grosset ir kt., 2006). Tačiau kai kurie autoriai mano, kad jie teikia pirmenybę augaliniam maistui ir moliuskams (Muller, 1973). Žinoma, kad *O. limosus* minta pilvakojaus moliuskais ir įvairiomis vandens vabzdžių lervomis (Prezant ir kt., 2006). Tuo tarpu gyvomis žuvimis nesimaitina, o jų ikrais minta atsitiktinai (Sakowitz ir Kompowski, 1962). Yra žinoma, kad rainuotieji vėžiai gali reikšmingai reguliuoti dreisenų (*D. polymorpha*), kuriomis jie noriai maitinasi, populiacijų tankumą. Rainuotieji vėžiai gali reikšmingai įtakoti ir atskirų vandens makrofitų rūšių gausumą. Kaip parodė stabilijų izotopų tyrimai, *O. limosus* ežerų mitybos grandinėse užima aukštesnę padėtį nei vandens vabzdžių lervos (Harrod ir Grey, 2006; Dörner ir kt., 2009; Jaschinski ir kt., 2011). Stabilijų izotopų tyrimai taip pat parodė, kad anglis rainuotųjų vėžių organizmuose per mitybos grandines lygiomis dalimis atkeliauja iš epifitų, sedimentų mikrofloros, juodalksnio lapų (*Alnus sp.*) ar kitų makrofitų, tokių kaip *Potamogeton perfoliatus* (Jaschinski ir kt., 2011). Tai įrodo, kad rainuotieji vėžiai priklauso ežero litoraliniam mitybos tinklui, kur įsisavina visus pagrindinius pirminės produkcijos šaltinius.

**Žuvų mityba svetimkraščiais vėžiais.** *Orconectes limosus* yra vertingas žuvų maistas (kaloringumas –  $10,64 \text{ Jmg}^{-1}$ ) (Skrzecz ir Szaniawska, 2005), todėl jais noriai maitinasi plėšrios žuvys. Tyrimai parodė, kad ežeruose rainuotaisiais vėžiais minta dideli ešeriai bei lydekos (Haertel ir kt., 2002; Haertel-Borer ir kt., 2005), kai kuriuose ežeruose jie net vyrauja lydekų bei ešerių mityboje (Schulze ir kt., 2006). *Orconectes limosus* taip pat minta šamai (*Silurus glanis*) (Czarnecki ir kt., 2003), ungučiai (Dörner ir kt., 2009). Be to, minėtais vėžiais minta ondatros (*Ondatra zibethica*), ūdros (*Lutra lutra*) ir įvairūs vandens paukščiai, ypač antys (*Anas spp.*) (Holdich ir Black, 2007).

**Poveikis mitybos tinklams ežeruose.** Daugelis vėžių, o ypač visą parą aktyvus rainuotasis vėžys, yra priskiriami prie vedančių bendrijos rūšių (angl. *keystone species*) (Nyström ir kt., 1996). *Orconectes limosus* gali sudaryti daugiau nei 50 % visos makrobestuburių biomasės ežero litoralėje ir pagal biomasę būti dominuojanti bestuburių rūšis (Haertel ir kt., 2002; Haertel-Borer ir kt., 2005; Pilotto ir kt., 2008). Rainuotasis vėžys gali padidinti mitybos tinklo surištumą ežere bei suardyti nusistovėjusius trofinius ryšius (Dorn ir Wojdak, 2004). *Orconectes limosus*, konkuruodami dėl maisto bei slėptuvių ir, būdami vėžių maro (*Aphanomyces astacii* Schikora 1903) platintojais, išstumia daugelį vietinių vėžių Europoje (Laurent ,1988; Holdich ir kt., 1999; Souty-Grosset ir kt., 2006). Todėl rainuotiesiems vėžiams patekus į tuos vandens telkinius, kur gyvena vietiniai plačiažnypliai vėžiai, pastarieji ilgainiui tikrai išnyks, o atstatyti jų populiacijas esant *O. limosus* nebus jokių glimybių.

Svetimkraščio rainuotojo vėžio poveikis autochtoninei faunai Lietuvos sąlygomis nebuvo vertintas. Žinant, kad visi vėžiai yra priskiriami vedančioms bendrijų rūšims, reikšmingu neigiamu rainuotojo vėžio poveikiu vietinėms ežerų bendrijoms abejoti netenka. Tačiau iki šiol nėra aišku, kokią vietą *O. limosus* vėžiai užima ežerų mitybos tinkluose: ar jie priskiriami pirminiams, ar antriniamis vartotojams.



### 1.3. Stabiliųjų izotopų analizės (SIA) pagrindai

Tradiciskai mitybos tinklai tiriami analizuojant gyvūnų maisto racioną, atliekant skrandžio turinio analizę (Dediu, 1966; Бубинас, 1976, 1979a, b; Wittmann ir Ariani, 2000; Wittmann, 2002; Haertel ir kt., 2002; Haertel-Borer ir kt., 2005). Vėliau pagal tai, kas kuo minta, nustatoma atskirų rūšių vieta bendrijos mitybiniame tinkle, tuo pačiu atkuriamas vientisas bendrijos mitybos tinklas. Šio metodo trūkumas yra tas, kad nustatytas maisto sąstatas parodo, kuo gyvūnas maitinasi tik pastaruoju metu (Gearing, 1991). Siekiant nustatyti ilgalaikius mitybos dėsningumus maisto sudėties skrandyje tyrimai turi būti reguliariai kartojami, o tai daug laiko ir darbo reikalaujantis tyrimas. Todėl pastaruoju metu vis plačiau taikomas kitas mitybos tinklų tyrimo metodas – stabilųjų izotopų analizė (SIA) (Clarke ir kt., 2005; Vander Zanden ir kt., 1999a; Schmidt ir kt., 2007; Zambrano ir kt., 2010; Layman ir kt., 2007a, b; Syväranta ir kt., 2011).

Ekologiniuose tyrimuose SIA taikoma jau nuo XX a. pabaigos (Hobson ir Wassenaar, 1999). Šis metodas atskleidžia ilgalaikius gyvūno mitybos dėsningumus. Jo esmė yra ta, kad įvairūs organizmai pasisavina azotą ir anglį iš skirtingų šaltinių, todėl šių elementų izotopų santykis įvairiuose gyvūnuose skiriasi. Tačiau pereinant iš vieno mitybos lygmens į kitą, stabilųjų anglies bei azoto izotopų santykių vertės keičiasi dėsningai ir prognozuojamai (Post, 2002). Taigi, nustačius izotopų santykį gyvūnuose ir žinant koks jis yra pirminėje produkcijoje, galima įvertinti, kokiam mitybos lygmeniui tiriami gyvūnai priklauso. Taip pat SIA leidžia atskirti kuriam – pelaginium ar litoralium – mitybos tinklui tiriami rūšis priklauso (Vander Zanden ir Rasmussen, 1999). Visgi, vienas svarbiausių SIA privalumų tiriant mitybines grandines yra tas, kad šis metodas integruoja ilgalaikę gyvūnų mitybą. Tuo tarpu skrandžio turinio analizė teparodo paskutinio maitinimosi racioną (Gearing, 1991). Dėl šių, pirmiau išvardintų SIA pranašumų prieš tradicinius skrandžio turinio analizės metodus, šiame darbe mitybos tinklų tyrimams

ežeruose ir buvo pasirinktas būtent SIA metodas. Toliau šiame skyriuje bus trumpai aptarti SIA pagrindai.

### 1.3.1. Stabilieji izotopai, jų savybės bei skaitinė išraiška

Stabilieji izotopai yra dvi, neutronų skaičiumi branduolyje besiskiriančios, vieno cheminio elemento formos (Soddy, 1913). Dėl skirtingo neutronų skaičiaus branduolyje to paties cheminio elemento izotopai nežymiai skiriasi savo mase, todėl jie yra skirstomi į lengvuosius, sunkiuosius bei radioaktyvius izotopus (Fry, 2006). Vieniems izotopams papildomas neutronas sukelia energetinį nestabilumą ir paverčia juos radioaktyviais, tuo tarpu kiti net ir su papildomu neutronu lieka energetiškai stabilūs. Pavyzdžiui, anglis gamtoje sutinkama trijų izotopų pavidale:  $^{12}\text{C}$  – vyraujantis lengvasis stabilusis izotopas;  $^{13}\text{C}$  – sunkusis stabilusis izotopas;  $^{14}\text{C}$  – radioaktyvus sunkusis izotopas. Lengvasis anglies izotopas  $^{12}\text{C}$  sudaro 98,89 % visos anglies planetoje, kai  $^{13}\text{C}$  – tik 1,11 %. Tuo tarpu azotas turi 12 izotopų ir tik du iš jų yra stabilūs:  $^{14}\text{N}$  – vyraujantis lengvasis stabilusis izotopas;  $^{15}\text{N}$  – retas sunkusis stabilusis izotopas (Pereck, 2004). 99,64 % viso planetoje esančio azoto sudaro  $^{14}\text{N}$  izotopas, tuo tarpu  $^{15}\text{N}$  – tik 0,36 %. Pažymėtina, kad izotopų sudėtis mėginyje išreiškiama ne absoliučiomis vertėmis, bet proporcijomis. Taigi stabilųjų izotopų santykis išreiškiamas kaip nukrypimas nuo standarto ir yra žymimas simboliu „ $\delta^c$ “ bei apskaičiuojamas pagal formulę:

$$\delta^{15}\text{N} \text{ ar } \delta^{13}\text{C} = [(R_{\text{mėginys}}/R_{\text{standarte}}) - 1] \times 10^3,$$

kur R yra sunkiojo ir lengvojo stabilųjų izotopų santykis ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  ir  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) mėginyje bei standarte (Fry, 2006). Stabilųjų izotopų santykio etalonai yra standartizuoti tarptautinės Atominės energetikos agentūros. Stabilųjų anglies izotopų santykio standartas yra iškastinis belemnitas (*Belemnita americana*), o stabilųjų azoto izotopų santykio etalonu laikomas atmosferos azotas ( $\text{N}_2$ ) (Mariotti, 1995).

Paprastai to paties cheminio elemento izotopai turi vienodas chemines savybes, tačiau, dėl skirtingo neutronų skaičiaus branduolyje, šiek tiek skiriasi

savo inertiškumu, kuris išryškėja kinetinėse bei termodinaminėse reakcijose (Fry, 2006). Kitaip sakant, to paties cheminio elemento stabilieji izotopai dalyvauja tose pačiose cheminėse reakcijose, tačiau reakcijų greitis, ar koncentracijų balansas termodinaminėse reakcijose nežymiai skiriasi dėl izotopų masių skirtumo (Mariotti, 1995). Todėl daugelis fizikinių ar biologinių procesų pakeičia stabiliųjų izotopų natūralų santykį, randamą cheminių elementų etalonuose. Molekulės, prisotintos sunkiaisiais izotopais, pasižymi didesne disociacijos energija lyginant su molekulėmis, prisotintomis lengvaisiais izotopais, ir yra stabilesnės. Dėl šios priežasties greitoje, nebaigtinėse ar grįžtamosiose reakcijose, lengvųjų izotopų molekulės greičiau sudaro naujas jungtis nei sunkiųjų izotopų molekulės. Tuo būdu sunkieji izotopai koncentruojasi stabilesniuose junginiuose. Taip vyksta termodinaminė stabiliųjų izotopų diskriminacija, kuri dar kitaip vadinama frakcionacija (angl. *fractionation*) (Mariotti, 1995). Tuo būdu visos biocheminės reakcijos, vykstančios ežere ir susijusios su anglies bei azoto molekulėmis, padidina sunkiojo ir lengvojo izotopų santykį. Pavyzdžiui, anglies stabiliųjų izotopų santykį junginiuose lemia anglies judėjimas ežere, kuris gali vykti dėl fotosintezės (neorganinės anglies vartimas organinė) gyvūnų mitybos (anglies perdavimas aukštesniems mitybos lygmenims) ar mineralizacijos (organinės anglies vartimas neorganinė). Todėl minėtus procesus taip pat galima aprašyti  $\delta^{13}\text{C}$  verčių pokyčiu – frakcionacijos koeficientu (Fry, 2006). Tokiu būdu galima nustatyti medžiagų srautus ekosistemoje. Žinant, kad kiekvienas gyvūnas cheminius elementus gauna su maistu, buvo nustatytas tam tikras ryšys tarp  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių jo maiste (aukoje) ir to maisto vartotojo organizme (plėšrūne). Todėl žinant  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertes gyvūno audiniuose galima atsekti anglies bei azoto srautus ežero mitybos tinkle. Norint tą padaryti reikia žinoti šių elementų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertes mitybos grandinės pradžioje (pirmame mitybiniame lygmenyje) bei jų pokytį (frakcionacijos koeficientą) einant iš vieno mitybos lygmens į kitą.

### 1.3.2. Natūralios stabilųjų izotopų santykių vertės

Natūraliai gamtoje sutinkama anglies bei azoto stabilųjų izotopų santykio variacija yra palyginti maža. Sausumoje anglies izotopų santykis  $\delta^{13}\text{C}$  organinėje medžiagoje iš esmės yra apsprendžiamas fotosintezės metu vykstančių procesų (Peterson ir Fry, 1987). Sausumos augalai vykdydami fotosintezę anglies molekules paima tiesiai iš atmosferos anglies dioksido pavidalu ( $\text{CO}_2$ ). Vėliau fotosintezės metu vyksta gana stipri sunkesnių anglies molekulių  $^{13}\text{C}$  diskriminacija (frakcionacija). Tiesiai iš atmosferos paimta anglis ( $\text{CO}_2$ ), kurios  $\delta^{13}\text{C}$  reikšmė lygi  $-7,4\text{‰}$ , augalų pagamintoje pirminėje produkcijoje įgyja reikšmingai mažesnę  $\delta^{13}\text{C}$  reikšmę, kuri būna lygi  $-27,8\text{‰}$  (Peterson ir Fry, 1987; Lajtha ir Marshall, 1994). Tuo tarpu vandens ekosistemose  $\delta^{13}\text{C}$  reikšmės autotrofuose nulemia trys pagrindinės priežastys: (a) ištirpusios neorganinės anglies  $\delta^{13}\text{C}$  vertės, (b) anglies fiksacijos metu vykstanti sunkesnių anglies molekulių  $^{13}\text{C}$  diskriminacija bei (c)  $\text{CO}_2$  ir  $\text{HCO}_3^-$  koncentracija. Visi šie veiksniai kartu sukuria daug didesnę  $\delta^{13}\text{C}$  variaciją tarp vandens augalų ir dumblių, nei minėtų grupių viduje (Fry ir Sherr, 1984). Būtent todėl  $\delta^{13}\text{C}$  vertės leidžia atskirti pirminę produkciją, pagamintą fitoplanktono ežero pelaginėje dalyje, nuo aukštesniųjų augalų sukurtos pirminės produkcijos ežerų litoralėje. Tyrimai parodė, kad anglies junginiai, fotosintezės metu susiformuojantys ežero litoralėje bei pelagialėje, ar metagenezės procesų metu ežero profundalėje, turi skirtingas  $\delta^{13}\text{C}$  vertes (France, 1995; Kiyashko ir kt., 1998, 2001).

Daugumos biosferos komponentų stabilųjų azoto izotopų santykio vertės ( $\delta^{15}\text{N}$ ) kinta nuo  $-10\text{‰}$  iki  $10\text{‰}$  su nedideliu nuokrypiu nuo pastovios atmosferos  $\delta^{15}\text{N}$  reikšmės ( $0\text{‰}$ ), kuri yra laikoma etaloniniu sunkiojo azoto izotopo ( $^{15}\text{N}$ ) gausumo matu (Peterson ir Fry, 1987). Mažas  $\delta^{15}\text{N}$  verčių pokytis fotosintezės metu bei bakterijų mineralizacijos procesuose iš esmės yra apspręstas tuo, kad azotas dažnai yra augimą limituojantis veiksnys, todėl aplinkoje dažnai yra jo trūkumas, o sunkesnių azoto molekulių  $^{15}\text{N}$  diskriminacija beveik nevyksta (Peterson ir Fry, 1987). Ežeruose,  $\delta^{15}\text{N}$

variaciją fitoplanktone lemia trys neorganinio azoto formos: (a) dujinis azotas ( $N_2$ ), (b) amonis ( $NH_4$ ) ir (c) nitratai (Michener ir Schell, 1994). Sunkiaisiais azoto izotopais ( $^{15}N$ ) praturtintas amonis (amino rūgštys bei šlapalas) yra šalinamas vandens organizmų, tuo tarpu nitratai sunkiuoju azoto izotopu ( $^{15}N$ ) praturtinami denitrifikacijos metu, kuri pasižymi aukštu  $^{15}N$  frakcionacijos laipsniu (Michener ir Schell, 1994). Melsvabakterių (Cyanobacteria) atliekama atmosferos azoto ( $N_2$ ) fiksacija, skirtingai nei denitrifikacijos procesas, nulemia žemas azoto izotopų  $\delta^{15}N$  vertes fitoplanktone. Žemos azoto izotopų  $\delta^{15}N$  vertės fitoplanktone persiduooda visiems įvairaus dydžio planktono gyvūnams, todėl išmatuotos jų  $\delta^{15}N$  vertės skiriasi nuo litoralėje mintančių bentoso bestuburių. Tokiu būdu atskleidžiamas fitoplanktono sukurtos pirminės produkcijos vartojimas aukštesniuose mitybos lygiuose (Rolff, 2000).

### 1.3.3. Stabiliųjų izotopų santykio nustatymas pirminėje produkcijoje

Norint nustatyti gyvūno vietą mitybos tinkle, reikia žinoti ne tik  $\delta^{13}C$  bei  $\delta^{15}N$  vertes jo audiniuose,  $\delta^{13}C$  bei  $\delta^{15}N$  verčių pokytį pereinant iš žemesnio į aukštesnį mitybos lygmenį, bet taip pat  $\delta^{13}C$  ir  $\delta^{15}N$  vertes pirminėje produkcijoje (Post, 2002). Deja, tai padaryti nėra taip paprasta. Pelaginėje ežero dalyje pirminės produkcijos  $\delta^{13}C$  ir  $\delta^{15}N$  vertes atspindi planktoniniai dumbliai, tuo tarpu ežerų litoralėje – makrofitai ir jų nuokritos bei bentosiniai dumbliai (Post, 2002). Atliekant lauko tyrimus sunku paimti švairius, be priemaišų (bakterijų, žiuželių pirmuonių, detrito dalelių ar neorganinių junginių), fitoplanktono ar bentosinių dumblių mėginius. Dažniausiai fitoplanktono mėginių  $\delta^{13}C$  ir  $\delta^{15}N$  vertės atspindi suspenduotos organinės medžiagos (angl. *particular organic matter*) ar smulkių planktoninių organizmų  $\delta^{13}C$  ir  $\delta^{15}N$  vertės, klaidingai galvojant, kad diduma šio filtrato yra sudaryta iš dumblių (Del Giorgio ir France, 1996; Grey ir kt., 2000). Tokie mėginiai iš esmės yra bakterijų, heterotrofinių mikroorganizmų, įvairios kilmės detrito, fitoplanktono bei mažų zooplanktono gyvūnų mišinys ir visai neatspindi pirminės produkcijos (pirmo mitybinio lygmens)  $\delta^{13}C$  ir  $\delta^{15}N$

verčių. Todėl nėra jokios koreliacijos tarp tokio mėginio  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  reikšmių, ir tikrų fitoplanktono  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  reikšmių (Del Giorgio ir France, 1996; Grey ir kt., 2000). Tokie patys sunkumai iškyla bandant nustatyti litoralėje esančios pirminės produkcijos  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertes. Imant makrofitų ar bentosinių mikro dumblių mėginius, kurie yra betarpiškai susiję su savo substratu ir susimaišę su mikrobu bendrijomis, kartu patenka daug šiuo atveju nepageidautinų mikroorganizmų, kurie iškreipia tikrąsias pirminės produkcijos  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertes (Vadeboncoeur ir kt., 2003). Todėl atliekant mitybos tinklų tyrimus siekiant nustatyti gyvūno vietą mitybos tinkle, kaip atskaitos taškas yra naudojamas ne pirmas mitybinis lygmuo, bet antras.  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių nustatymui antrinėje produkcijoje dažniausiai naudojami pirminiai vartotojai, kurių mityba yra gerai žinoma ir apsiriboja tik pirmine produkcija. Pavyzdžiui, dvigeldžiai moliuskai (*Dreissena sp.*, *Unio sp.*, *Anodonta sp.*), filtruojantys zooplanktono vėžiagyviai (*Daphnia sp.*, *Bosmina sp.*), kurie maitinasi filtruodami ežero vandenį, atspindi antrą mitybos lygmenį ežerų pelagialėje, tuo tarpu ežerų litoralėje makrofitais bei detritu mintantys pilvakojai moliuskai (*Lymnaea sp.*, *Radix sp.*) atspindi antrą mitybos lygmenį ežerų litoralėje (Cabana ir Rasmussen, 1996; Post ir kt., 2000; Post, 2002). Minėti integruojantys organizmai minta neselektyviai (filtruoja ar gremžia paviršius), o jų izotopų santykiai atspindi organinę medžiagą, integruojamą į pelaginę ar litoralės mitybos tinklą (Post, 2002).

#### **1.3.4. Stabiliųjų izotopų santykio pokytis mitybinėse grandinėse**

Norint atsekti anglies bei azoto srautus ežero mitybos tinkle bei žinant šių elementų stabilųjų izotopų santykio vertes mitybos grandinės pradžioje (pirmame mitybiniame lygmenyje), reikia taip pat žinoti jų pokytį – frakcionacijos koeficientą – einant iš vieno mitybos lygmens į kitą. De Niro ir Epstein (1978) analizavo anglies bei azoto izotopų santykių ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ir  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) verčių priklausomybę tarp maisto ir vartotojų. Laboratoriniai eksperimentai su 13 gyvūnų rūšių parodė, kad vartotojo kūno anglies izotopų santykio ( $\delta^{13}\text{C}$ )

vertės atspindi maisto šaltinio izotopų žymes su vidutiniu  $0,8 \pm 1,1$  ‰ sunkiojo anglies izotopo ( $^{13}\text{C}$ ) pagausėjimu. Vėliau atlikta panaši statistinė analizė su 107 plėšrūno-aukos poromis natūraliose ekosistemose (Post, 2002). Tyrimai parodė, kad vidutinis  $\delta^{13}\text{C}$  pokytis einant mitybos grandine nuo aukos iki plėšrūno vidutiniškai pasikeičia  $0,39 \pm 1,3$  ‰. Po šio apibendrinimo ekologiniuose tyrimuose dažnai laikomasi nuomonės, kad  $^{13}\text{C}$  izotopo pagausėjimas kylant vienu mitybos lygmeniu aukštyne yra artimas nuliui, todėl nereikšmingas.

Panašūs tyrimai (De Niro ir Epstein, 1981; Minagawa ir Wada, 1984) buvo atlikti ir su azoto stabiliųjų izotopų santykio ( $\delta^{15}\text{N}$ ) pokyčiu einant nuo vieno mitybos lygmens į kitą. Tyrimai parodė, kad einant iš vieno mitybos lygmens į kitą  $\delta^{15}\text{N}$  pasikeičia per  $3,4 \pm 1,1$  ‰. Iš esmės toks sunkiojo azoto izotopų pagausėjimas plėšrūno organizme yra nulemtas azoto medžiagų šalinimo, kurio metu vykstančių cheminių reakcijų (transaminacijos ir deaminacijos) dėka iš organizmo pašalinama daugiausia lengvųjų azoto izotopų, tuo tarpu sunkieji izotopai koncentruojasi organizme (Minagawa ir Wada, 1984). 56 plėšrūno-aukos porų statistinė analizė taip pat atskleidė panašias priklausomybes (Post, 2002). Tyrimų metu buvo nustatyta, kad einant mitybos grandine nuo aukos į plėšrūną  $\delta^{15}\text{N}$  reikšmė pasikeičia per  $3,4 \pm 0,98$  ‰. Jokių skirtumų tarp žolėdžių ir augalėdžių tyrimo metu nustatyta nebuvo.

Taigi vartotojo organizme  $\delta^{15}\text{N}$  reikšmės yra per 3,4 ‰, o  $\delta^{13}\text{C}$  mažiau nei per 0,4 ‰ aukštesnės lyginant su minėtomis  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertėmis, esančiomis jo maiste (Minagawa ir Wada, 1984; Michener ir Schell, 1994). Vėliau atlikti panašūs tyrimai atskleidė didesnę  $\delta^{15}\text{N}$  ir  $\delta^{13}\text{C}$  izotopų santykių pokyčio įvairovę einant mitybos grandine nuo aukos į plėšrūną priklausomai nuo gyvūno taksonominės priklausomybės (bestuburis, žuvis, paukštis, žinduolis), maisto tipo (žolėdžiai, plėšrūnai) bei maisto kokybės (baltymų kiekio maiste) (Adams ir Sterner, 2000; Vander Zanden ir Rasmussen, 2001; McCutchan ir kt., 2003; Vanderklift ir Ponsard, 2003).

### 1.3.5. Stabiliųjų izotopų santykių variacija laike ir erdvėje

Vertinant gyvūnų vietą mitybos tinkle pagal jų ir pirminės produkcijos  $\delta^{13}\text{C}$  bei  $\delta^{15}\text{N}$  verčių skirtumus būtina atsižvelgti į minėtų izotopų verčių pokyčius laike bei erdvėje. Producentų izotopų santykių žmės ežeruose keičiasi greitai dėl aplinkos veiksnių sezoniškumo, rūšių sukcesijos, gylio bei dėl netolygaus neorganinių maisto medžiagų patekimo iš ežero baseino pokyčių (Zohary ir kt., 1994; Post, 2002). Yra žinoma, kad  $\delta^{13}\text{C}$  bei  $\delta^{15}\text{N}$  verčių atsinaujinimas plėšrūno audiniuose kiek atsilieka nuo pokyčio jo aukų audiniuose. Nustatyta, kad izotopų žmės atsinaujinimas gyvūno audiniuose pasikeitus jo mitybai tiesiogiai priklauso nuo organizmo ląstelių atsinaujinimo ir taip pat nuo organizmo dydžio (Cabana ir Rasmussen, 1996). Organizmai, esantys aukščiau mitybos tinkle, turi ilgesnį atsinaujinimo greitį. Pavyzdžiui, fitoplanktoną filtruojančio zooplanktono gyvūnų izotopų vertės su pasikeitusiomis fitoplanktono izotopų vertėmis susilygina per porą mėnesių (Grey, 2000), tuo tarpu žuvų audiniuose bei jų maiste atsiradusiems izotopų verčių skirtumams išsilyginti reikia keletos mėnesių (Hesslein ir kt., 1991, 1993). Todėl lyginant skirtingų organizmų izotopų santykių vertes, būtina atsižvelgti į tų organizmų sugavimo laiką bei vietą (O'Reilly ir Hecky, 2002). Siekiant išvengti šių sunkumų buvo pasiūlyta atidžiai pasirinkti organizmus, kurie būtų naudojami kaip antro mitybos lygmens indikatoriai (Cabana ir Rasmussen, 1996; Post ir kt., 2000; Post, 2002). Tiriant anglies kilmę žuvyse turėtų būti naudojami tik organizmai su ilgu izotopų atsinaujinimu (per mėnesius ar metus). Todėl pirminės produkcijos anglies izotopų santykį turėtų reprezentuoti pirminiai vartotojai su ilga gyvenimo trukme. Žinoma, kad filtruojantys dvigeldžiai (*Unio* spp., *Dreissena* spp.) atspindi pelaginio fitoplanktono, o pilvakojai (*Lymnaeae* spp.) – litoralės bentoso pirminės produkcijos izotopų žymę. Post (2002) parodė, kad minėti organizmai turi panašias į vidutines, sezono metu varijuojančias, zooplanktono izotopų vertes pelagialėje ar perifitono bentoso bendrijose. Tuo tarpu zooplanktonas (*Daphnia* spp., *Bosmina* sp.) naudojamas atspindėti trumpalaikę (poros



savaičių) pirminės produkcijos izotopų vertę pelagialėje (Matthews ir Mazumder, 2003).

#### **1.4. Apibendrinimas**

Apibendrinus literatūros duomenis galima teigti, kad nors ir yra atlikta daug tyrimų, aprašančių svetimkraščių mizidžių, šoniplaukų bei vėžių poveikį vandens bendrijoms, vis tik iki galo nėra aišku, kokią vietą minėtos vėžiagyvių rūšys užima ežero mitybos tinkle. Vieni autoriai akcentuoja jų visaėdystę (Иоффе ir Максимова, 1968; Muller, 1973; Komarova, 1991; Gergs ir kt., 2008), tuo tarpu kiti akcentuoja jų plėšrumą (Orlova ir kt., 2006; Prezant ir kt., 2006; Berezina, 2007; Lesutienė ir kt., 2007; Grabowski *ir kt.*, 2007; Berezina ir kt., 2009; van der Velde ir kt., 2009; Fink ir kt., 2012). Taip pat nėra iki galo aišku, kaip reikšmingai minėtos svetimkraštės rūšys paveikia ežero mitybos tinklus. Kiekybinių tyrimų, parodančių Lietuvos ežeruose gyvenančių svetimkraščių vėžiagyvių poveikį mitybos tinklui ežere, iki šiol atlikta nebuvo. Kita vertus, nors ir žinoma, kad minėtais svetimkraščiais vėžiagyviais minta įvairios žuvų rūšys, tačiau iki galo nėra atsakyta, ar dėl to gali pasikeisti žuvų bendrijos bendra mitybinė niša. Ar žuvys naujomis rūšimis minta selektyviai. Ir galiausiai iki šiol nebuvo atlikta jokia analizė, patvirtinanti ar paneigianti pirminės minėtų vėžiagyvių introdukcijos tikslus. Iki šiol nėra atsakyta į klausimą, ar iš tiesų ežeruose su gausiomis svetimkraščių vėžiagyvių populiacijomis žuvys auga geriau. Todėl šio darbo tikslas ir yra atsakyti į šiuos, iki šiol neatsakytus klausimus.

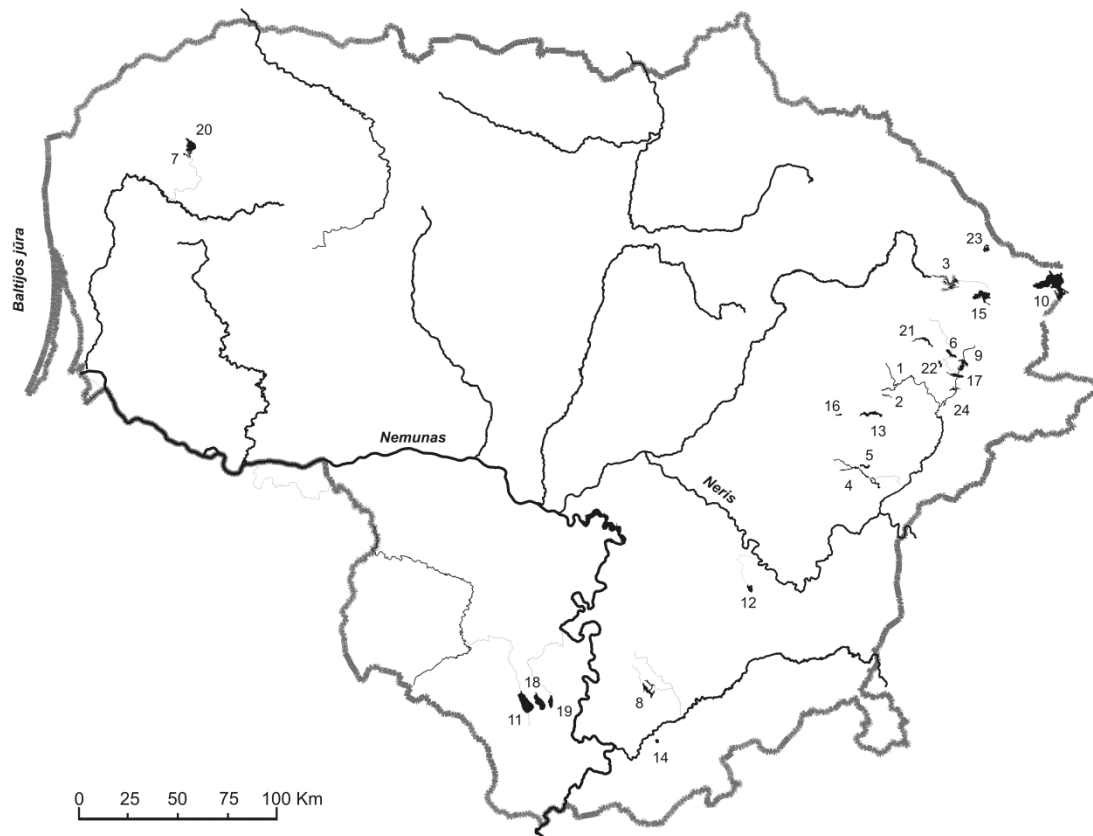
Įvykus pokyčiams ežero ekosistemoje kartu keičiasi ir ežero mitybos tinklas, todėl, siekiant įvertinti ežero ekosistemos pokyčius, susijusius su naujų rūšių atsiradimu, dažnai yra vertinamas bendras ežero mitybos tinklas bei įvairūs jo parametrai (Layman ir kt., 2007a; Vander Zanden ir kt., 1999a). Įprastais gyvūnų skrandžio turinio analizės metodais labai sunku nustatyti visaėdžių gyvūnų užimamą vietą mitybos tinkle bei kiekybiškai įvertinti mitybos tinklo struktūrą. Kaip alternatyva skrandžio turinio analizei vandens

mitybos tinklų tyrimuose dažnai yra naudojama SIA (Post, 2002; Layman ir kt., 2007a, b; Syväranta ir kt., 2011; Vander Zanden ir kt., 1999a; Schmidt ir kt., 2007). Apibendrinus gausias, šį metodą aprašančias publikacijas, galima teigti, kad  $\delta^{13}\text{C}$  ežeruose reikšmingai skiriasi tarp pelaginės bei litoralinės pirminės produkcijos, tačiau mažai kinta kylant mitybine grandine aukšty (pereinant nuo vieno mitybinio lygmens prie kito). Todėl SIA ( $\delta^{13}\text{C}$ ) yra naudojama nustatyti organikos kilmę organizmo mityboje bei nustatant kokioms –pelaginėms ar litoralinėms – mitybinėms grandinėms tiriamoji rūšis priklauso (Post, 2002). Tuo tarpu  $\delta^{15}\text{N}$  pokytis tarp skirtingų mitybos tinklo lygmenų yra apibrėžtas bei mažai kintantis, todėl naudojamas organizmo vietai mitybinėje grandinėje nustatyti (Post, 2002). Galiausiai bendra  $\delta^{13}\text{C}$  bei  $\delta^{15}\text{N}$  analizė naudojama siekiant apibrėžti organizmo užimamą izotopinę nišą, kuri patikimai atspindi organizmo užimamą vietą mitybos tinkle (Roth ir kt., 2006; Layman ir kt., 2011) bei dažnai yra naudojama siekiant atskleisti svetimkraščių rūšių mitybinės nišos persidengimą su vietinėmis rūšimis (Clarke ir kt., 2005; Vander Zanden ir kt., 1999a; Layman ir kt., 2007a; Schmidt ir kt., 2007; Zambrano ir kt., 2010). Bendra  $\delta^{13}\text{C}$  bei  $\delta^{15}\text{N}$  analizė taip pat naudojama siekiant kiekybiškai įvertinti įvairius mitybos tinklo parametrų pokyčius (Layman ir kt., 2007a, b; Syväranta ir kt., 2011). Būtent todėl SIA buvo panaudota šiame darbe siekiant atskleisti svetimkraščių vėžiagyvių vietą ežerų mitybos tinkluose bei mitybos tinklų pokyčius, susijusius su svetimkraščių rūšių pasirodymu ežeruose.

## 2. BENDRA TIRTŲ VANDENS TELKINIŲ CHARAKTERISTIKA

### 2.1. Fizinė-geografinė tirtų ežerų apžvalga

Darbo metu tyrimai buvo vykdomi 24–iuose Lietuvos ežeruose. Tirtų ežerų geografinis išsidėstymas parodytas 2.1.1 paveiksle, o hidrogeografinė priklausomybė bei svarbiausi hidromorfologiniai rodikliai – 2.1.1 lentelėje. Tyrimams pasirinkti ežerai skyrėsi svetimkraščių vėžiagyvių buvimu bei gausumu. Visi tirti ežerai yra priskiriami vidutinių platumų dimiktiniams ežerams, priklauso Baltijos jūros regionui ir telkšo mažesniame nei 200 m aukštyje virš jūros lygio ant kalcinio geologinio pamato (AAA, 2010).



**2.1.1 paveikslas.** Tirtų ežerų geografinis išsidėstymas: 1 – Aisetas, 2 – Alnis, 3 – Antalieptės marios, 4 – Asveja, 5 – Baluošai, 6 – Baluošas, 7 – Beržoras, 8 – Daugai, 9 – Dringis, 10 – Drūkšiai, 11 – Dusia, 12 – Galvė, 13 – Lakajai Baltieji, 14 – Lavysas, 15 – Luodis, 16 – Luokesai, 17 – Lūšiai, 18 – Metelys, 19 – Obelija, 20 – Plateliai, 21 – Tauragnas, 22 – Ūkojas, 23 – Zarasas, 24 – Žeimenys. Ežerų numeracija tokia pati kaip ir 2.1.1 lentelėje.

Pagal oficialiai patvirtintą Lietuvos ežerų tipologiją (VŽ, 2010), kurią apibūdina vidutinis ežero gylis, ežerai skirstomi į tris tipus: < 3 m – pirmo tipo, 3–9 m – antro tipo, > 9 m – trečio tipo. Visi šio darbo metu tirti ežerai priklauso antram bei trečiam tipui. Kaip parodė apibendrinti ežerų hidromorfologiniai rodikliai, tirti ežerai tarpusavyje pagal šiuos rodiklius skyrėsi sudarydami gradientus, kurie vėliau buvo panaudoti tiriant ežero morfometrinių rodiklių poveikį mitybos tinklų struktūrai ežeruose.

**2.1.1 lentelė.** Tirtų ežerų hidrogeografinė priklausomybė, tipas bei svarbiausi hidromorfologiniai rodikliai: vidutinis gylis ( $D_{av}$ , m), didžiausias gylis ( $D_{max}$ , m), paviršiaus plotas (A, ha), vandens tūris (V, mln. m<sup>3</sup>) ir pratakumas per metus (P, %). Ežerų numeracija tokia pati kaip ir 2.1.1 paveiksle.

Nr.	Ežeras	Baseinas	Tipas	$D_{av}$	$D_{max}$	A	V	P
1	Aisetas	Žeimenos	3	10,4	40	501	52	123
2	Alnis	Žeimenos	2	5,9	22	106	6	26
3	Antalieptės m.	Šventosios	2	7,2	46	1911	112	102
4	Asveja	Žeimenos	3	14,7	50	978	149	46
5	Baluošai	Žeimenos	3	12,5	38	245	31	52
6	Baluošas	Žeimenos	3	10,7	34	426	44	103
7	Beržoras	Minijos	2	4,6	6	52	2	36
8	Daugai	Merkio	3	13,2	44	954	126	12
9	Dringis	Žeimenos	2	8,4	24	721	61	72
10	Drūkšiai	Dauguvos	2	7,6	33	4480	368	29
11	Dusia	Šešupės	3	15,4	32	2334	360	6
12	Galvė	Neries	3	13,6	47	371	50	20
13	Lakajai Baltieji	Žeimenos	3	13,6	45	701	96	40
14	Lavysas	Merkio	2	5,3	10	155	8	136
15	Luodis	Šventosios	2	6,7	18	1320	87	35
16	Luokesai	Šventosios	3	14,4	44	104	14	12
17	Lūšiai	Žeimenos	3	13,9	37	391	54	249
18	Metelys	Nemuno	2	6,8	15	1290	88	12
19	Obelija	Nemuno	2	4,5	8	573	26	35
20	Plateliai	Minijos	3	11,4	46	1182	136	12
21	Tauragnas	Žeimenos	3	18,4	63	504	93	25
22	Ūkojas	Žeimenos	3	11,3	31	210	24	155
23	Zarasas	Dauguvos	3	11,5	37	323	38	124
24	Žeimenys	Žeimenos	2	6,9	24	437	30	698

## 2.2. Abiotinės sąlygos tirtų vandens telkinių pelagialėje

**Hidrocheminiai rodikliai.** Siekiant įvertinti galimą ežerų trofinės būklės įtaką ežerų mitybos tinklų parametrų tirtuose ežeruose tyrimų metu taip pat buvo vertinama ežerų trofinė būklė. Ežero trofinės būklės vertinimui buvo

pasirinkti keli rodikliai: bendro fosforo ir azoto kiekiai vandenyje, chlorofilo *a* koncentracija ir vandens santykinis skaidrumas, išmatuotas Secchi disku. Mėginiai ežerų vandens cheminei analizei buvo paimti 2010 m. rugsėjo mėn. terminės stratifikacijos metu. Analizė atlikta UAB „Vandens tyrimai“, remiantis unifikuotais paviršinių vandenų tyrimų metodais (AAM, 1994). Chlorofilo *a* kiekis nustatytas spektrofotometrijos metodu pagal Parsono ir Striclando (1963) bei Jeffrey ir Humphrey (1975) metodiką. Chlorofilo *a* kiekis apskaičiuotas pagal UNESCO darbo grupės pasiūlytą formulę (SCOR-UNESCO, 1966). Išmatuotos minėtų rodiklių vertės bei ežero trofinės būklės vertinimai pagal konkrečius rodiklius pateikti 2.2.1 lentelėje.

**2.2.1 lentelė.** Tirtų ežerų hidrocheminiai rodikliai: tyrimo data, santykinis skaidrumas ( $D_s$ ), chlorofilo *a* kiekis (Chl), bendras ištirpusio azoto ( $N_B$ ) ir fosforo ( $P_B$ ) kiekis. Ežero būklės vertinimas pagal išmatuotus atskirus rodiklius: oligotrofinis (O), mezotrofinis – (M), eutrofinis – (E) ir hipertrofinis – (H).

Ežeras	Data	$D_s$ (m)	Chl	$N_B$	$P_B$
Aisetas	2010.09.14	4,2 (M)	2,56 (M)	1280,7 (H)	22,6 (M)
Antalieptės m.	2010.09.15	5,8 (M)	3,56 (M)	786,9 (E)	24,0 (M)
Asveja	2010.09.02	3,6 (M)	4,92 (M)	854,4 (E)	28,2 (M)
Baluošai	2010.09.02	6,2 (M)	3,16 (M)	693,7 (E)	25,0 (M)
Baluošas	2010.09.14	4,3 (M)	4,56 (M)	796,6 (E)	23,2 (M)
Daugai	2010.09.09	4,0 (M)	4,55 (M)	928,3 (E)	28,6 (M)
Drūkšiai	2010.09.16	3,5 (E)	11,49 (E)	1144,8 (H)	70,4 (E)
Dusia	2010.09.10	7,0 (O)	2,86 (M)	717,9 (E)	22,4 (M)
Luodis	2010.09.15	3,4 (M)	9,67 (E)	805,3 (E)	29,5 (E)
Luokesai	2010.09.14	7,0 (O)	2,75 (M)	603,5 (E)	20,4 (M)
Lūšiai	2010.09.03	5,6 (M)	2,68 (M)	618,8 (E)	22,2 (M)
Metelys	2010.09.10	3,5 (E)	11,64 (E)	1009,4 (H)	36,2 (E)
Plateliai	2010.08.28	4,5 (M)	2,68 (M)	736,0 (E)	24,8 (M)
Tauragnas	2010.09.14	5,3 (M)	3,98 (M)	908,0 (E)	23,0 (M)
Zarasas	2010.09.16	4,0 (M)	5,56 (M)	1241,2 (H)	25,2 (M)
Žeimenys	2010.09.17	3,2 (E)	12,18 (E)	749,5 (E)	39,7 (E)

Didžiojoje dalyje tirtų ežerų (Aiseto, Antalieptės, Asvejos, Baluošų, Baluošo, Daugų, Dusios, Luodžio, Luokesų, Lūšių, Platelių, Tauragno, Zaraso) suminio fosforo koncentracija paviršiniuose vandens sluoksniuose (epilimnionė) 2010 m. rudenį kito nuo 20 iki 30  $\mu\text{g/L}$  ir atitiko mezo-eutrofinių ežerų charakteristiką (Vollenweider, 1968). Tuo tarpu suminio fosforo koncentracija Drūkšių, Metelio, Luodžio bei Žeimenio ežeruose kito nuo 30 iki 70  $\mu\text{g/L}$  ir atitiko eutrofinio ežero charakteristiką. Suminio azoto koncentracija

daugumoje ežerų (Antalieptės, Asvejos, Baluošų, Baluošo, Daugų, Dusios, Luodžio, Luokesų, Lūšių, Platelių, Tauragno, Žeimenio) kito nuo 604 iki 928  $\mu\text{g/L}$  ir atitiko eutrofinių ežerų charakteristiką (Kilkus, 2005). O suminio azoto koncentracija Aiseto, Drūkšių, Metelio bei Zaraso ežeruose buvo  $> 1000 \mu\text{g/L}$  ir atitiko hyper-eutrofinio ežero charakteristiką. Chlorofilo *a* koncentracija Aiseto, Antalieptės, Asvejos, Baluošų, Baluošo, Daugų, Dusios, Luokesų, Lūšių, Platelių, Tauragno, Zaraso ežerų epilimnionė kito nuo 2,6  $\mu\text{g/L}$  iki 5,6  $\mu\text{g/L}$  ir atitiko mezotrofinių ežerų charakteristiką (Kilkus, 2005). Tuo tarpu chlorofilo *a* koncentracija Drūkšių, Luodžio, Metelio bei Zaraso ežeruose kito nuo 9,7 iki 12,2  $\mu\text{g/L}$  ir atitiko eutrofinio ežero charakteristiką. 2010 m. vegetacijos sezono pabaigoje didžiausias skaidrumas (7,0 m) buvo užfiksuotas Luokesų bei Dusios ežeruose, mažiausias (3,2 m) – Žeimenio ežere. Apibendrinant galima teigti, kad tyrimų metu dauguma tirtų ežerų atitiko mezotrofiniams ežerams būdingas azoto, fosforo bei chlorofilo *a* koncentracijų vandenyje normas, tačiau Drūkšių, Luodžio, Metelio bei Žeimenio ežerai buvo apibūdinami kaip eutrofiniai.

### **2.3. Biotinės sąlygos tirtų vandens telkinių litoralėje**

Siekiant įvertinti svetimkraščių aukštesniųjų vėžiagyvių (mizidžių, šoniplaukų ir vėžių) poveikį ežerų mitybos tinklams bei ešerių jauniklių mitybai, tyrimams buvo pasirinkti ežerai su svetimkraščių vėžiagyvių gausumo gradientu. Taigi tirti ežerai skyrėsi pagal tai, kokios aukštesniųjų vėžiagyvių rūšys juose gyvena (2.3.1 lentelė). Svetimkraščių vėžiagyvių poveikis ešerių jauniklių mitybai buvo tirtas 2004–2006 m., tuo tarpu svetimkraščių vėžiagyvių poveikis ežerų mitybos tinklams buvo tirtas 2009–2012 m. Todėl, siekiant įvertinti svetimkraščių vėžiagyvių gausumo bei biomasės gradientą tirtuose ežeruose, atitinkamai buvo apibendrinti tyrimams pasirinktų ežerų senesnių (2004–2006 m.) bei pastarųjų (2009–2012 m.) metų zoobentosos tyrimai.

**2.3.1 lentelė.** Vietinių (viet.) bei svetimkraščių (svet.) aukštesniųjų vėžiagyvių paplitimas tirtuose ežeruose. Vėžiagyvių rūšys: *Gammarus lacustris* (GL), *Pallasiola quadrispinosa* (PQ), *Synurella ambulans* (SA), *Pontogammarus robustoides* (PR), *Obesogammarus crassus* (OC), *Chaetogammarus warpachowskyi* (CW), *Mysis relicta* (MR), *Paramysis lacustris* (PL), *Limnomysis benedeni* (LB), *Astacus astacus* (AAs), *Orconectes limosus* (OL), *Asellus aquaticus* (AAq).

Ežeras	Šoniplaukos		Mizidės		Vėžiai		Lygiakojai
	viet.	svet.	viet.	svet.	viet.	svet.	viet.
Aisetas	GL, PQ	–	MR	–	AAs	OL	AAq
Alnis	GL	–	–	–	–	–	AAq
Antalieptės	PQ	PR	–	PL	–	–	AAq
Asveja	GL, PQ	PR	MR	–	–	OL	AAq
Baluošai	GL, PQ	–	MR	–	–	OL	AAq
Baluošas	GL, PQ	–	–	–	AAs	–	AAq
Beržoras	GL	–	–	–	–	–	AAq
Daugai	–	PR, OC, CW	–	PL, LB	–	OL	AAq
Dringis	GL, PQ	–	–	–	–	–	AAq
Drūkšiai	GL, SA	–	–	PL	–	–	AAq
Dusia	–	PR, OC, CW	–	PL	–	–	AAq
Galvė	GL, PQ	–	–	–	–	OL	AAq
Lakajai Baltieji	GL, PQ	–	MR	–	AAs	–	AAq
Lavysas	–	–	–	–	–	–	AAq
Luodis	GL	–	–	–	–	OL	AAq
Luokesai	GL, PQ	–	–	–	–	OL	AAq
Lūšiai	GL, PQ, SA	PR, CW	MR	PL	AAs	–	AAq
Metelys	–	PR, OC, CW	–	PL	–	OL	AAq
Obelija	–	PR, CW	–	PL	–	–	AAq
Plateliai	–	PR	–	–	–	OL	AAq
Tauragnas	GL, PQ, SA	–	–	–	–	–	AAq
Ūkojas	GL, PQ	–	–	–	–	–	AAq
Zarasas	GL, PQ	–	MR	–	–	–	AAq
Žeimenys	GL, PQ	PR, CW	MR	PL	–	–	AAq

Duomenys apie 2009–2012 m. tirtų ežerų makrobestuburių biomasę, gausumą bei jų įvairovę ežerų litoralėse buvo paimti iš E. Šidagytės atliktų ežerų litoralės makrobestuburių įvairovės tyrimų (Šidagytė ir kt., 2013), o 2004–2006 m. duomenys iš S. Gumuliauskaitės atliktų tyrimų (Gumuliauskaitė, 2007). Minėtų tyrimų metodika aprašyta publikacijose (Gumuliauskaitė ir Arbačiauskas, 2008; Šidagytė ir kt., 2013). Gauti zoobentosos ežerų litoralėje tyrimų rezultatai, kurie buvo naudojami vertinant minėtų vėžiagyvių poveikį ešerių mitybai bei ežerų mitybos tinklams pateikti 2.3.2 ir 2.3.3 lentelėse. Mėginiai zoobentosos organizmų įvairovei bei stabilųjų izotopų analizei rinkti vienu metu tose pačiose ežero vietose. Tai leido maksimaliai išvengti buveinių heterogeniškumo įtakos tolimesniam svetimkraščių vėžiagyvių poveikio ežero mitybos tinklams vertinimui.

**2.3.2 lentelė.** Vidutinė metinė bestuburių biomasė ( $\text{g m}^{-2}$ ) tirtų ežerų litoralėse 2004–2006 m.: bendra (be moliuskų) visų bestuburių (Bendra), introdukuotų svetimkraščių šoniplaukų bei mizidžių (Intro.), vietinių aukštesniųjų vėžiagyvių (Viet.), ir visų aukštesniųjų vėžiagyvių dalis bendroje bestuburių biomasėje (Pro, %). Ežerai su introdukuotomis rūšimis pažymėti žvaigždutėmis. (Gumuliauskaitė, neskelbti duomenys).

Ežerų grupė	Ežeras	Bendra	Intro.	Viet.	Pro
1	Dusia*	18,03	10,19	0	56,5
	Daugai*	8,13	3,40	0,01	42,0
2	Plateliai 1*	8,31	3,28	0,01	39,6
	Plateliai 2*	13,87	1,51	4,85	45,9
3	Baluošai	4,15	0	0,71	17,2
	Beržoras	6,57	0	0,26	4,0
	Asveja	10,50	0,01	0,62	6,0
	Lavysas	5,14	0	0,05	1,0

Siekiant įvertinti svetimkraščių vėžių gausumą tirtuose ežeruose buvo atliekamas standartizuotas vėžių monitoringas (Arbačiauskas ir Rakauskas, 2009). Vėžiai buvo gaudomi standartiniais vėžių bučiukais, masalui naudojant šviežias žuvis (kuojas, plakius, ešerius). Kiekviename ežere vėžių gaudymui buvo naudojama nuo 20 iki 30 bučiukų, paliekant juos per naktį ežere 1,5–3 m gylyje kas 10 m. Ryte (švintant) bučiukai buvo ištraukiami, juose pagauti vėžiai suskaičiuojami bei įvertinamas vėžių, sugautų viena gaudykle per naktį, kiekis, kuris ir nusako svetimkraščių vėžių gausumą ežeruose.



**2.3.3 lentelė.** Bentoso bestuburių bendrijų parametrai tirtų ežerų litoralėse: bendra bestuburių (be moliuskų) biomasė (MB), bestuburių bendrijos Šanono-Vynerio įvairovės indeksas (H), svetimkraščių mizidžių, šoniplaukų bei vėžių biomasė, g m<sup>-2</sup> (B) ar jų gausumas, ind. per 1 pastangą (G) ežero litoralėje, svetimkraščių vėžiagyvių kategorinis (0 – nėra, 1 – mažai, 2 – daug) gausumas (SV<sub>B</sub>), bendra svetimkraščių vėžiagyvių biomasė (SVB) ar bendras jų gausumas (SVG) ežero litoralėje (Šidagytė, neskelbti duomenys).

Ežeras	Bestuburiai		Mizidės		Šoniplaukos		Vėžiai			Svetimkraščiai vėžiagyviai		
	MB	H	B	G	B	G	B	G	G*	SV <sub>B</sub>	SVG	SVB
Aisetas	2,6	2,3	0	0	0	0	0	0	0,9	0	0	0,0
Antalieptė	5,7	2,1	0	1	1,0	116	0	0	0	1	117	1,0
Asveja	4,2	2,7	0	0	0	1	0	0	1,7	1	1	0,0
Baluošai	24,2	2,6	0	0	0	0	23,0	1	3,3	2	1	23,0
Baluošas	4,5	2,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0
Daugai	2,5	2,1	0,020	171	0,4	191	0	0	0,1	1	362	0,4
Drūkšiai	10,9	2,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0
Dusia	3,6	1,5	0,004	39	2,7	1104	0	0	0	2	1143	2,7
Luodis	4,2	2,3	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0,0
Luokesai	1,2	2,3	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0,0
Lūšiai	3,1	2,5	0,006	0	0,2	72	0	0	0	1	72	0,2
Metelys	3,9	2,1	0	0	2,2	523	0	0	0,3	2	523	2,2
Plateliai	4,4	1,8	0	0	2,3	288	0	0	0,3	2	288	2,3
Tauragnas	6,4	1,9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0
Zarasas	1,7	2,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0
Žeimenys	14,5	2,4	0	0	0	8	0	0	0	1	8	0,0

\* – vėžių gausumas, ind. viename bučiuke.

Apibendrinus šoniplaukų, mizidžių ir vėžių biomasę bei santykinis gausumus ežeruose buvo gauti bendri svetimkraščių vėžiagyvių gausumai ežeruose, kurie ir buvo naudojami minėtų vėžiagyvių bendram poveikiui ežero mitybos tinklams nustatyti (2.3.3 lentelė). Atlikti bentoso bestuburių tyrimai parodė, kad didžiausias svetimkraščių vėžiagyvių santykinis gausumas yra Platelių, Dusios bei Daugų ežeruose. Taip pat gana aukštas svetimkraščių vėžiagyvių santykinis gausumas tyrimų metu buvo Metelio, Lūšių ežeruose bei Antalieptės mariose. Likusiuose ežeruose svetimkraščiai vėžiagyviai sudarė mažą dalį bentoso bendrijos ežerų litoralėje.

### 3. TYRIMŲ MEDŽIAGA IR METODAI

#### 3.1. Žuvų mitybos, augimo bei išteklių vertinimas

##### 3.1.1. Tyrimų medžiaga

**Mityba.** Siekiant nustatyti ar svetimkraščių šoniplaukų bei mizidžių gausios populiacijos ežere gali reikšmingai pakeisti žuvų mitybą, buvo atlikti pasirinktos modelinės žuvies, 0+–3+ amžiaus ešerio, mitybos analizė septyniuose ežeruose. Ešerių jaunikliai mitybos analizei buvo gaudomi 2004–2006 m. vegetacijos sezono metu (birželio–spalio mėn.) Asvejos, Baluošų, Beržoro, Daugų, Dusios, Lavysos bei Platelių ežeruose (2.1.1 pav.). Šie ežerai skiriasi svetimkraščių bei vietinių aukštesniųjų vėžiagyvių paplitimu bei gausumu (2.3.1 ir 2.3.2 lentelės). Ešeriai gaudyti ežerų litoralėje. Gaudymui naudoti 10 ir 14 mm akytumo, 5 ir 10 m ilgio pastatomi žiauniniai tinklaičiai bei 12 m ilgio bradinys žuvų mailiui ir jaunikliams gaudyti. Mitybos tyrimams iš viso išanalizuoti 537 individai (3.1.1.1 lentelė). Sugautos žuvys fiksuotos 4 % formaldehido tirpale. Vėliau laboratorijoje fiksuoti ešeriai buvo išmatuojami ir pasveriami atitinkamai 1 mm bei 0,1 g tikslumu.

**3.1.1.1 lentelė.** Ešerių jauniklių imtys naudotos mitybos bei augimo tyrimams ežeruose 2004–2006 m.

<b>Ežeras</b>	<b>Mityba</b>	<b>Augimas</b>
Asveja	36	59
Baluošai	95	108
Beržoras	65	88
Daugai	142	121
Dusia	32	39
Lavysas	70	142
Plateliai	124	97
<b>Iš viso</b>	<b>537</b>	<b>654</b>

Siekiant įvertinti ešerių jauniklių mitybinį selektyvumą maisto objektams reikia ne tik žinoti jų proporcijas ešerių maisto racione, bet taip pat aplinkoje. Šiame darbe vertinant ešerių mitybinį selektyvumą makrobentosinių bestuburių bendrijų duomenys buvo paimti iš 2004–2006 m. S. Gumuliauskaitės atliktų

ežerų makrobenturių įvairovės ežeruose tyrimų. Makrobentosinių bestuburių mėginiai ežeruose buvo renkami tuo pat metu bei toje pačioje vietoje kaip ir gaudomi ešerių jaunikliai. Detalesnis mėginių ėmimo aprašymas publikuotas straipsnyje, aprašančiame invazinių šoniplaukų poveikį vietinėms bestuburių bendrijoms ežeruose (Gumuliauskaitė ir Arbačiauskas, 2008). Apibendrinti makrobentosinių bestuburių gausumo duomenys pateikti 2.3.2 lentelėje.

Ešerių mitybos palyginimui ežerai buvo sugrupuoti į tris grupes pagal šoniplaukų bei mizidžių gausumą litoralėje, remiantis makrobentosinių bestuburių gausumo analize (2.3.2 lentelė).

- Pirmą grupę sudarė Dusios bei Daugų ežerai, kuriuose yra gausios litoralėje gyvenančių introdukuotų šoniplaukų bei mizidžių populiacijos. Tyrimų metu bendra aukštesniųjų vėžiagyvių dalis viršijo 40 % visos litoralės bentoso biomasės.
- Antrą grupę sudarė Platelių ežeras ir jo uždara įlanka, kur yra gausios litoralėje gyvenančių šoniplaukų populiacijos, tuo tarpu mizidžių šiame ežere nėra. Atviroje Platelių ežero litoralėje (toliau Plateliai 1) tyrimų metu nustatyta tik svetimkraščių šoniplaukų (*P. robustoides*) populiacijos, tuo tarpu uždaroje Platelių įlankoje (toliau Plateliai 2) buvo aptikta tiek vietinių (*G. lacustris*), tiek ir svetimkraščių (*P. robustoides*) šoniplaukų. Bendra aukštesniųjų vėžiagyvių dalis šiose tyrimų vietose taip pat siekė nemažiau 40 % visos litoralės bentoso biomasės.
- Trečią ežerų grupę sudarė ežerai, kuriuose bendra aukštesniųjų vėžiagyvių dalis litoralės biomasėje neviršijo 20 % visos litoralės bentoso biomasės. Šių ežerų litoralėse tyrimų metu buvo rastos tik vietinės šoniplaukos (*G. lacustris*). Svetimkraščių aukštesniųjų vėžiagyvių nebuvo rasta, išskyrus Asvejos ežerą, kuriame tyrimų metu buvo aptikta keletas svetimkraščių šoniplaukų (*P. robustoides*) bei vėžių (*O. limosus*) individų.

**Augimas.** Siekiant nustatyti ar svetimkraščių šoniplaukų bei mizidžių gausios populiacijos ežere gali reikšmingai pakeisti žuvų augimą, buvo atlikti pasirinktos modelinės žuvies, 0+–3+ amžiaus ešerio, svorio, kūno bendro ilgio bei augimo analizė anksčiau paminėtuose septyniuose ežeruose 2004–2006 m.

Augimo tyrimams iš viso išanalizuoti 654 individai (3.1.1.1 lentelė). Ešerių augimo palyginimui ežerai buvo sugrupuoti į dvi grupes pagal gausias šoniplaukų bei mizidžių populiacijas ežero litoralėje, remiantis makrobentosinių bestuburių gausumo analize (2.3.2 lentelė). Dusios, Daugų bei Platelių ežerai buvo pasirinkti kaip ežerai su gausiomis svetimkraščių šoniplaukų bei mizidžių populiacijomis, tuo tarpu Beržoras, Baluošai, Lavysas, Asveja reprezentavo ežerus be gausių svetimkraščių vėžiagyvių populiacijų. Panaudojus 2003–2008 m. valstybinio žuvų monitoringo duomenis papildomai buvo palygintas didesnių ešerių (3+–7+ amžiaus) kūno svoris ežeruose su gausiomis svetimkraštėmis šoniplaukų bei mizidžių populiacijomis (Dusios, Metelio, Obelijos ir Platelių) bei ežeruose be gausių svetimkraščių vėžiagyvių populiacijų (Alnio, Asvejos, Baltųjų Lakajų, Baluošų, Baluošo, Dringio, Galvės, Luodžio, Tauragno, Ūkojo ir Zaraso).

**Ištekliai.** Siekiant nustatyti ar svetimkraščių šoniplaukų bei mizidžių introdukcija padidina žuvų išteklius ežeruose 2003–2008 metais buvo palyginti žuvų sugavimai 15-oje Lietuvos ežerų. Buvo lyginami litoralėje mintančių žuvų (*A. brama*, *A. alburnus*, *B. bjoerkna*, *Esox lucius*, *G. cernuus*, *P. fluviatilis*, *R. rutilus*, *S. erythrophthalmus* ir *T. tinca*) sugavimai (žuvų biomasė sugauta per vieną gaudymo pastangą 40 m ilgio standartiu selektyvikiu tinklu) ežeruose su gausiomis svetimkraščių šoniplaukų ir mizidžių populiacijomis (Dusios, Metelio, Obelijos ir Platelių) bei ežeruose be gausių svetimkraščių vėžiagyvių populiacijų (Alnio, Asvejos, Baltųjų Lakajų, Baluošų, Baluošo, Dringio, Galvės, Luodžio, Tauragno, Ūkojo ir Zaraso). Duomenis apie žuvų sugavimus minėtuose ežeruose suteikė Gamtos tyrimų centro Ekologijos instituto Hidrobiontų ekologijos ir fiziologijos laboratorija. Žuvis ežerų priekrantėse buvo gaudomos standartiniais selektyviniais tinklais (akies skersmuo: 14; 18; 22; 25; 36; 40; 50; 60 mm, vieno segmento ilgis 5 m, aukštis 3 m, viso tinklo ilgis 40 m) liepos–rugpjūčio mėn. 2003–2008 m. Vieno gaudymo metu naudoti ne mažiau kaip aštuoni selektyviniai tinklai. Jei per anksčiau nurodytą gaudymo laikotarpį viename ežere buvo gaudoma keletą kartu, rezultatai buvo suvidurkinti siekiant išvengti pseudoreplikacijų.

### 3.1.2. Tyrimų metodai

**Ešerių amžiaus nustatymas.** Ešerių jauniklių amžius buvo nustatytas binokuliario pagalba pagal žiaunadangčiuose (lot. *operculum*) esančias augimo žymes (Bukelskis ir Kublickas, 1988).

**Ešerių mitybos analizė.** Po ešerių pirminės analizės (svėrimo ir matavimo) laboratorijoje buvo iškerpami bei pasveriami jų skrandžiai. Vėliau, siekiant įvertinti skrandžio turinio biomasę, skrandžio turinys buvo išimamas, o skrandis pasveriamas pakartotinai. Skrandžiuose rasti maisto objektai binokuliario bei mikroskopo pagalba buvo identifikuojami iki mažiausio įmanomo nustatyti taksonominio lygmens (šeimos, genties ar rūšies). Vėliau nustatyti bei sugrupuoti maisto objektai buvo atskirai suskaičiuoti bei pasverti. Atskirų maisto objektų dalis ešerių maisto racione buvo išreikšta procentais nuo visos skrandžio turinio biomasės (% ,  $W_i$ ) (Hyslop, 1980):

$$\%W_i = 100 \cdot \left( W_i / \sum_{i=1}^n W_t \right),$$

kur  $n$  – bendras maisto objektų skaičius,  $W_i$  – maisto objekto  $i$  svoris, ir  $W_t$  – bendras visų maisto objektų svoris skrandyje. Skaičiuojant procentinę maisto objektų dalį ešerių mityboje žuvys tuščiais skrandžiais į analizę nebuvo įtrauktos. Į tolimesnę skirtingo ešerių amžiaus mitybos analizę buvo įtraukti tik tų ežerų vienkartiniai mėginiai, kuriuose vienkartinį to paties amžiaus individų mėginį sudarė daugiau kaip šeši individai (su užpildytais skrandžiais). Lyginant ešerių mitybą skirtinguose ežeruose buvo naudojama suvidurkinta mitybos objektų procentinė dalis, rasta to paties ešerių amžiaus skrandžiuose. Mitybos skirtumų iliustravimui mitybos objektai buvo grupuojami į penkias dalis: zooplanktoną, mizides, šoniplaukas, vabzdžių lervas bei kita. Aukštesniųjų vėžiagyvių biomasė, rasta ešerių skrandžiuose, buvo naudojama kaip sąlyginis matas įvertinti ešerių mitybos vėžiagyviais intensyvumą.

Siekiant nustatyti, kuriame amžiuje ešerių jaunikliai pereina maitintis nuo zooplanktono prie makrobentosinių bestuburių, ešerių mitybos objektai buvo suskirstyti į tris grupes:

- zooplanktoną – šakotaūšiai (Cladocera) ir irklakojai (Copepoda) vėžiagyviai;
- makrobentosinius bestuburius – vandens vabzdžiai, aukštesnieji vėžiagyviai (Malacostraca) bei vandens moliuskai;
- žuvų mailių.

Ešerių jauniklių mitybos perėjimas nuo zooplanktono prie makrobestuburių buvo laikomas tuomet, kai makrobentosiniai bestuburiai jų maisto racione sudarė daugiau nei 50 % bendros mitybos (Hjelm ir kt., 2000).

**Ešerių mitybinės nišos plotis bei mitybinis selektyvumas.** Ešerių mitybinės nišos plotis įvertintas pagal Levins'o (1968) koeficientą ( $B$ ), kuris parodo, kaip tolygiai yra įsisavinami mitybiniai išteklių:

$$B = \frac{1}{\sum_{i=1}^m p_i^2},$$

kur  $p_i$  yra maisto objekto  $i$  dalis tiriamo gyvūno maisto racione ir  $m$  – išskirtų maisto objektų skaičius (Krebs, 1999). Šis mitybinės nišos įvairovės rodiklis bus tuo didesnis, kuo individas vartos daugiau objektų, ir kuo vienodesniais kiekiais tie objektai bus vartojami. Kitaip tariant, kuo mažesnė mitybos specializacija, tuo rodiklis bus didesnis. Maksimaliai didelis jis bus tada, kai individas visus prieinamus maisto objektus vartos vienodais kiekiais, t. y. nebus jokio selektyvumo maisto objektams. Maksimaliai mažas (lygus 1) jis bus tada, kai iš visų prieinamų maisto objektų individas vartos tik vieną, t. y. bus monofagas.

Ešerių jauniklių mitybinių nišų vertinimo metu buvo išskirtos 25 mitybos objektų grupės:

- žuvų mailius;
- dvi moliuskų klasės (Gastropoda ir Bivalvia);
- velniaplaukių tipas (Nematomorpha);
- dėlės (Hirudinea);
- dvi uodų šeimos (Chironomidae ir Ceratopogonidae);

- keletas vandens vabzdžių būrių (Coleoptera, Ephemeroptera, Heteroptera, Odonata, Megaloptera, Trichoptera);
- aukštesniųjų vėžiagyvių būriai (Amphipoda, Decapoda, Isopoda, Mysida);
- žuvų utėlės (Branchiura);
- kiautavėžiai (Ostracoda);
- keletas šakotaūsių vėžiagyvių šeimų (Bosminidae, Chydoridae, Daphniidae, Polyphemidae, Sididae);
- irklakojai vėžiagyviai (Copepoda).

Vertinant mitybinės nišos plotį buvo naudoti visų to paties amžiaus ešerių jauniklių, sugautų viename ežere, mitybos vertinimai.

Ešerių mitybos selektyvumui įvertinti buvo naudojamas alfa selektyvumo indeksas ( $\alpha_i$ ) (Chesson, 1978). Šis selektyvumo indeksas parodo žuvies išrankumą skirtingiems mitybos objektams. Jis palygina tam tikro mitybos objekto santykinę gausumą aplinkoje bei žuvies skrandyje ir yra skaičiuojamas taip:

$$a_i = \frac{r_i / p_i}{\sum_{i=1}^m (r_i / p_i)},$$

kur  $r_i$  ir  $p_i$  yra maisto objekto  $i$  dalis atitinkamai tiriamo gyvūno maisto racione ir jį supančioje aplinkoje, o  $m$  – išskirtų maisto objektų skaičius (Krebs, 1999). Siekiant palyginti ešerių jauniklių mitybinį selektyvumą skirtinguose ežeruose buvo naudotas standartizuotas alfa selektyvumo indeksas ( $\varepsilon_i$ ) (Chesson, 1983):

$$\varepsilon_i = \frac{m \times a_i - 1}{(m - 2) \times a_i + 1},$$

kur mitybinis selektyvumas yra išreiškiamas skaičiais nuo  $-1$  iki  $1$ . Kai  $\varepsilon_i = 0$ , nėra selektyvios mitybos objektu  $i$ , kai  $\varepsilon_i > 0$  ar  $\varepsilon_i < 0$ , atitinkamai aprašomas teigiamas ar neigiamas mitybinis selektyvumas maisto objektui  $i$ .

Mitybinis selektyvumas buvo apskaičiuotas atskirai kiekvienam ešerių gaudymui, remiantis suvidurkintu visų individų mitybos racionu. Mitybos



selektyvumas buvo skaičiuotas dviems ešerių amžiaus grupėms – 0+–1+ ir 2+–3+, nes ešerių mitybos racionas šių grupių viduje atskiruose ežeruose skirtingų mėginių ėmimo metu buvo labai panašus. Siekiant įvertinti ešerių jauniklių selektyvumą litoralės makrobentosiniams bestuburiams ežere mitybos objektai buvo suskirstyti į keturias kategorijas:

- dvisparniai (Diptera);
- kiti vandens vabzdžiai;
- aukštesnieji vėžiagyviai (Malacostraca);
- kiti maisto objektai.

**Ešerių augimo analizė.** Ešerių specifinis augimo greitis buvo apskaičiuotas kaip ešerių logaritmiškai transformuotos masės bei jų amžiaus regresijos koeficientas (Winberg, 1966).

### 3.1.3. Statistinė analizė

Statistinėje duomenų analizėje naudotas kritinis reikšmingumo ( $p$ ) lygmuo 0,05. Vidurkiai pateikti nurodant standartinę nuokrypį (angl. *standard deviation*,  $\pm$  SD) ar standartinę paklaidą (angl. *standard error*,  $\pm$  SE). Dviejų kintamųjų koreliacijai įvertinti, prieš tai patikrinus ar duomenys atitinka normalinį pasiskirstymą su Šapiro-Vilk testu (angl. *Shapiro-Wilk test*), naudotos Spirmeno (angl. *Spearman's rank correlation coefficient*) ar Pirsono (angl. *Pearson product-moment correlation coefficient*) koreliacijos. Dvifaktorinė dispersinė analizė (angl. *two-way ANOVA test*) naudota siekiant nustatyti išskirtų ežerų grupių bei ešerių amžiaus poveikį jų mitybinių nišų plėtimuis. Šis testas taip pat naudotas vertinant ešerių kohortų augimo skirtumus tirtuose ežeruose. Vertinant ešerių mitybos introdukuotomis šoniplaukomis ir mizidėmis bei ežero poveikį ešerių jauniklių kūno ilgiui ir svoriui naudota mišraus modelio grupuota dispersinė analizė (angl. *mixed-model nested ANOVA test*). Visi kiti lyginimai buvo įvertinti naudojant neparametrinius statistinius modelius: Kruskalo-Voliso nepriklausomų imčių dispersinė analizė (angl. *Kruskal-Wallis ANOVA test*).

## 3.2. Stabiliųjų izotopų analizė (SIA)

### 3.2.1. Tyrimų medžiaga

Svetimkraščių aukštesniųjų vėžiagyvių poveikis ežerų mitybos tinklų parametrų buvo tirtas SIA pagalba. Mėginiai SI analizei rinkti 16-oje Lietuvos ežerų (2.1.1 pav.) pavasario bei rudens sezonais 2009–2012 m. Siekiant aprašyti makrobentosinių bestuburių bei žuvų bendrijų izotopines nišas ežeruose buvo renkami visų pagrindinių ežerų litoralėse gyvenančių gyvūnų grupių atstovai:

- dvigeldžių bei pilvakojų moliuskų;
- dėlių;
- aukštesniųjų vėžiagyvių;
- vandens vabzdžių lervų;
- žuvų mėginiai.

Iš viso SI analizei ežeruose buvo paimti 2309 makrobentosinių bestuburių mėginiai. Visi analizei naudoti bestuburiai gyvūnai ar jų lervos buvo apibūdinti iki genties, o visi aukštesnieji vėžiagyviai iki rūšies taksonominio rango. Moliuskų mėginius sudarė:

- dvigeldžių (*Dreissena* sp., *Unio* sp., *Anodonta* sp.);
- pilvakojų (*Lymnaea* sp., *Planorbarius* sp., *Radix* sp., *Viviparus* sp.) genčių atstovai.

Taip pat buvo renkamos vandenyje gyvenančios įvairių vandens vabzdžių genčių lervos:

- apsiuvų (*Agrypnia* sp., *Anabolia* sp., *Goera* sp., *Halesus* sp., *Leptocerus* sp., *Limnephilus* sp., *Molanna* sp., *Phryganea* sp.);
- žirgelių (*Aeshna* sp., *Anax* sp., *Brachytron* sp., *Cordulia* sp., *Enallagma* sp., *Epitheca* sp., *Erythromma* sp., *Gomphus* sp., *Hemianax* sp., *Ischnura* sp., *Libellula* sp., *Onychogomphus* sp., *Orthetrum* sp., *Platycnemis* sp., *Sympecma* sp., *Somatochlora* sp.);

- kabasparnių (*Sialis* sp.);
- lašalų (*Caenis* sp., *Centroptilum* sp., *Cleon* sp., *Ephemera* sp., *Heptagenia* sp., *Leptophlebia* sp.);
- vandens blakių (*Corixa* sp., *Ilyocoris* sp., *Nepa* sp., *Notonecta* sp., *Ranatra* sp.).

Kadangi svarbu ne tik tai, kaip invaziniai vėžiagyviai įtakoja mitybos tinklus, bet taip pat, kaip jie sąveikauja su vietinėmis aukštesniųjų vėžiagyvių rūšimis ežeruose, buvo gaudomos ne tik svetimkraštės, bet ir visos vietinės aukštesniųjų vėžiagyvių rūšys:

- lygiakojai vėžiagyviai (*A. aquaticus*);
- šoniplaukos (*C. warpachowskyi*, *G. lacustris*, *O. crassus*, *P. quadrispinosa*, *P. robustoides*, *S. ambulans*);
- mizidės (*L. benedeni*, *M. relictata*, *P. lacustris*);
- vėžiai (*A. astatus*, *O. limosus*).

Žuvų SI analizei iš viso buvo surinkti 1128 mėginiai iš 11-os Lietuvos ežeruose plačiai paplitusių žuvų rūšių, kurios priklausė penkioms šeimoms:

- Cyprinidae (*A. brama*, *A. alburnus*, *B. bjoerkna*, *R. rutilus*, *S. erythrophthalmus*, *T. tinca*);
- Cobitidae (*C. taenia*);
- Esocidae (*E. lucius*);
- Gadidae (*L. lota*);
- Percidae (*P. fluviatilis*, *G. cernuus*).

Surinkti makrobentosinių bestuburių bei žuvų mėginių kiekiai atskiruose ežeruose yra pateikti 1 priede, 1–6 lentelėse.

### 3.2.2. Tyrimų metodai

**Zoobentosas.** Ežerų litoralėje gyvenantys makrobentosiniai bestuburiai gaudyti standartiu hidrobiologiniu rankiniu graibšteliu (angos skersmuo – 25 × 25 cm, tinklo akučių skersmuo – 0,5 mm) ar nektobentosiniu tralu (angos

skersmuo – 60 × 22 cm, tinklo akučių skersmuo – 1 mm) įvairiuose biotopuose iki 1,5 m gylio. Litoralėje gyvenančios mizidės (*P. lacustris*, *L. benedeni*) gaudytos nektobentosiniu tralu iki 3 m gylio. Pelaginės mizidės (*M. relicta*) bei šoniplaukos (*P. quadrispinosa*) taip pat buvo gaudomos nektobentosiniu tralu ežero profundalėje (15–30 m gylyje). Vėliau tralas buvo ištraukiamas, jo turinys nukošiamas 2 mm akytumo sietu, vėžiagyviai išrenkami pincetu. Vėžiai buvo gaudomi standartiniais vėžių bučiukais.

Vėžių bei moliuskų mėginiai SI analizei buvo imami tyrimų vietoje prieš tai juos išmatavus. SIA mėginiams paimta ~ 1 g vėžių pilvelio bei moliuskų kojos raumens. Visi kiti surinkti bestuburiai buvo patalpinami į filtruotą ežero vandenį bei šaltai (~ 5 °C) gabenami į laboratoriją. Laboratorijoje sugaudyti gyvūnai buvo paliekami kurį laiką filtruotame ežero vandenyje ištuštinti savo žarnynus. Vėliau gyvūnai buvo identifikuojami, išmatuojami bei išrūšiuojami į taksonomines grupes. Kiekviename ežere pagal esamas galimybes siekta surikti po tris kiekvienos makrobentosinių bestuburių grupės mėginių pakartojimus. Vieną mėginį sudarė nuo trijų iki dešimties individų. Vėliau mėginiai buvo ruošiami SI analizei pagal standartinę metodiką. Ežeruose surinktų bestuburių gyvūnų grupių bei mėginių kiekiai pateikiami 1 priede, 1–4 lentelėse.

**Žuvys.** Žuvys stabiliųjų izotopų analizei ežeruose buvo gaudomos 2009–2011 m. rudenį bei 2012 m. pavasarį. Rudens sezono metu (rugpjūčio–spalio mėn.) kiekviename ežere vykdytos dvi žvejybos. Pavasarį (gegužės mėn.) žvejybos vykdytos tik kartą ir tik Asvejos, Drūkšių, Lūšių, Baluošų bei Baluošo ežeruose. Viena žvejyba trukdavo dvi paras. Žuvys buvo gaudomos naudojant selektyvinius bei stambiaakesnius statomuosius žiauninius tinklus (akies skersmuo kito nuo 12 iki 70 mm). Tinklai ežere buvo laikomi nuo saulės laidos iki patekėjimo. Dieną sugautos žuvys buvo nedelsiant analizuojamos. Kirtikliai, dyglės bei ešerių jaunikliai buvo gaudomi su 12 m ilgio bradiniu žuvų mailiui gaudyti. Sugautos žuvys buvo išmatuojamos bei pasveriamos tuoj po jų išrinkimo iš tinklų tyrimų vietoje. Buvo fiksuojamas bendras žuvies ilgis (paklaida ± 1 mm) bei svoris (paklaida ± 0,1 g). Žuvų rūšys, kurių sugautų

individų ilgiai stipriai varijavo (skirtumas tarp mažiausio ir didžiausio individo buvo daugiau nei 10 cm) bei stabilijų anglies ar azoto izotopų vertės patikimai koreliavo su jų kūno ilgiu (4.2.2.1 lentelė), siekiant išvengti stabilijų izotopų verčių pokyčio, atsirandančio dėl žuvų mitybos pasikeitimo jų ontogenezės metu, buvo grupuojamos į atskiras ilgio grupes. Todėl kai kurių žuvų rūšių (*A. brama*, *T. tinca*, *E. lucius*, *P. fluviatilis*) skirtingo ilgio individų mėginiai paimti atskirai (1 priedas, 5–6 lentelės).

Atlikus pirminę žuvų analizę buvo imami raumens mėginiai SI analizei. Iš kiekvienos mėginiam atrinktos žuvies paimta ~ 1 g raumens, esančio virš šoninės linijos žemiau nugarinio peleko (Harrod ir Grey, 2006). Vieną mėginį (pagal esamas galimybes) sudarė penkių vienodo ilgio žuvų raumens ėminiai. Kiekvienam tam tikros žuvų rūšies bei ilgio mėginiui (pagal esamas galimybes) buvo imami trys pakartojimai. Paimti raumens mėginiai buvo sudedami į sterilius penicilino buteliukus bei šaltai (5 °C) gabenami į laboratoriją. Vėliau mėginiai pagal standartinę metodiką buvo ruošiami SI analizei.

**Stabilijų izotopų analizė.** Visi surinkti gyvūnų mėginiai laboratorijoje 48 val. buvo džiovinami džiovinimo krosnyje esant pastoviai 60 °C temperatūrai. Sudžiovinti mėginiai vėliau buvo sutrinami agato trintuvėje į homogeniškus miltelius. Iš kiekvieno taip apdoroto mėginio mikro svarstyklių pagalba preciziškai (0,1 μg tikslumu) buvo atsveriami po 1 mg gautų miltelių. Atsverta dalis pincetų pagalba buvo sandariai supakuojama į sterilią 4 × 3,2 mm folijos kapsulę. Taip paruošti mėginiai buvo sudedami į mikrobiologines lėkštėles, sandariai supakuojami bei išsiunčiami stabilijų izotopų analizei į JAV, Kalifornijos universitetą (angl. *Stable Isotope Facility, UC DAVIS, University of California*). Dalies mėginių (505 vnt., 15 %) SI analizė buvo atliekama Lietuvos Valstybiniame mokslinių tyrimų institute Fizinių ir technologijos mokslų centre. Stabilijų anglies (<sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C) bei azoto (<sup>15</sup>N/<sup>14</sup>N) izotopų santykių nustatymui naudotas nenutrūkstamo srauto izotopų santykio masės spektrometras (angl. *continuous flow isotope ratio mass spectrometry*). Stabilijų izotopų santykiai pateikti kaip išraiška δ, išreiškiamą tūkstantosiomis

dalimis:  $\delta$  (‰) =  $[(R_{\text{mėginio}}/R_{\text{standarto}}) - 1] \times 1000$ , kur  $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$  ar  ${}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$ . Standartinis stabilųjų izotopų santykio etalonas azoto izotopams ( ${}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$ ) buvo atmosferinis azotas ( $\text{N}_2$ ) ir Vienos belemnitas (angl. *Vienna Pee Dee belemnite*) anglies izotopų ( ${}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ ) santykiui (Fry, 2006). Visa stabilųjų izotopų santykių analizė buvo atliekama atskirais etapais. Iš viso jų buvo 40. Kiekvieno etapo metu buvo matuojami po du to paties mėginio anglies bei azoto stabilųjų izotopų santykiai, kurie leido nustatyti analizės matavimo tikslumą. Kalifornijos universitete atliktų anglies izotopų ( $\delta^{13}\text{C}$ ) santykio matavimų tipinis tikslumas (vidurkis  $\pm$  SD) buvo  $\pm 0,18$  ‰, azoto ( $\delta^{15}\text{N}$ ) –  $\pm 0,32$  ‰. Tuo tarpu Fizikos ir technologijos mokslų centre atliktų anglies izotopų ( $\delta^{13}\text{C}$ ) santykio matavimų tipinis tikslumas siekė  $\pm 0,21$  ‰, azoto ( $\delta^{15}\text{N}$ ) –  $\pm 0,34$  ‰. Išmatuotos matavimų paklaidos yra labai žemos, todėl laikytinos nereikšmingomis bei neiškreipiančios galutinių tyrimų rezultatų.

### **3.3. Mitybos tinklų analizė ežeruose**

#### **3.3.1. Svetimkraščių vėžiagyvių vieta mitybos tinkle**

Vienas iš šio darbo uždavinių buvo nustatyti svetimkraščių vėžiagyvių užimamą padėtį ežerų mitybos tinkluose. Siekiant nustatyti svetimkraščių mizidžių, šoniplaukų bei vėžių vietą ežero mitybos tinkle buvo įvertinti du aspektai:

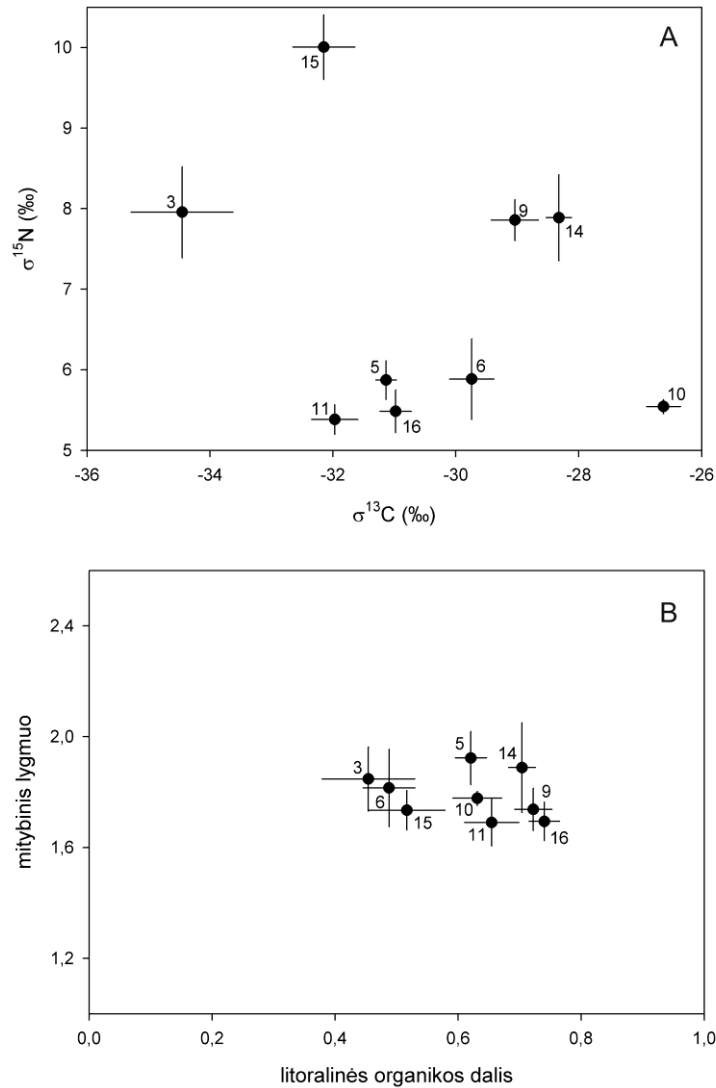
(a) nustatyta kokioms – pelaginėms ar litoralinėms – mitybinėms grandinėms svetimkraštės vėžiagyvių rūšys priklauso;

(b) apibrėžtas jų užimamas mitybinis lygmuo ežeruose.

Kokioms mitybinėms grandinėms (pelaginėms ar litoralinėms) priklauso tiriamas gyvūnas, parodo  $\delta^{13}\text{C}$  vertės. Pirminė produkcija, suformuota ežero litoralėje bei pelagialėje, pasižymi skirtingomis  $\delta^{13}\text{C}$  vertėmis (France, 1995; Kiyashko ir kt., 1998; 2001). Kadangi  $\delta^{13}\text{C}$  verčių pokytis pereinant iš vieno mitybinio lygmens į kitą yra labai žemos (tik  $\sim 1$  ‰) (De Niro ir Epstein, 1978; Post, 2002; McCutchan ir kt., 2003), nustatytos hidrobionto  $\delta^{13}\text{C}$  vertės leidžia

įvertinti kur, litoralėje ar pelagialėje, šis gyvūnas maitinasi. Taigi, žinant mus dominančio vandens gyvūno bei tipinių pelagialės bei litoralės pirminių vartotojų  $\delta^{13}\text{C}$  vertes ežere, galima nustatyti su kokiomis litoralės ar pelagialės mitybinėmis grandinėmis mus dominantis gyvūnas labiau susijęs. Tuo tarpu  $\delta^{15}\text{N}$  vertės parodo mus dominančio organizmo vietą mitybos grandinėje. Didesnes  $\delta^{15}\text{N}$  vertes turintis organizmas mitybos grandinėje visuomet bus aukščiau, nei mažesnes  $\delta^{15}\text{N}$  vertes turintis, kadangi  $\delta^{15}\text{N}$  santykis yra vidutiniškai 3,4 ‰ didesnis plėšrūno nei jo aukos audiniuose (De Niro ir Epstein, 1981; Minagawa ir Wada, 1984; Post, 2002).

Pažymėtina, kad lyginant gyvūnų, sugautų skirtinguose ežeruose, užimamą padėtį mitybos tinkle iškyla tam tikrų keblumų. Būtina atsižvelgti į tai, kad tos pačios gyvūnų rūšies  $\delta^{13}\text{C}$  bei  $\delta^{15}\text{N}$  vertės reikšmingai skiriasi skirtinguose ežeruose, nors gyvūnas užima vienodą vietą ežerų mitybos tinkluose. Pavyzdžiui, *A. aquaticus* yra tipinis pirminis vartotojas, mintantis irstančiomis makrofitų nuokritomis, tačiau jo  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės skirtinguose ežeruose reikšmingai varijuoja (3.3.1.1 pav., A). Taip atsitinka dėl to, kad skirtinguose ežeruose  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės stipriai skiriasi jau pačioje pirminėje produkcijoje. Tuo būdu gyvūnai, kurie ežeruose užima vienodą mitybinę nišą, skirtinguose vandens telkiniuose reikšmingai skiriasi pagal savo  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių vidurkius. Todėl tiesiogiai lyginti gyvūnų, sugautų skirtinguose ežeruose,  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertes yra nekorektiška. Siekiant išspręsti šią problemą, vertinant gyvūno užimamą padėtį skirtingų ežerų mitybos tinkluose naudojami indeksai, kurie įvertina litoralėje susiformavusios organikos dalį gyvūno mityboje (angl. *littoral reliance*) bei parodo gyvūno užimamą mitybinį lygmenį (angl. *trophic level*) bendrame mitybos tinkle (Roth, 2006; Quevedo, 2009; Zambrano ir kt., 2010; Nilsson ir kt., 2012; Rakauskas ir kt., 2013). Šie indeksai lygina ne išmatuotas tiriamo gyvūno stabilųjų izotopų vertes, bet tų verčių pokytį lyginant su gyvūnais reprezentuojančiais antrą mitybos lygmenį ežero pelagialėje ir litoralėje (3.3.1.1 pav.).



**3.3.1.1 pav.** 2009–2012 m. tirtuose ežeruose (skaičiai šalia vidutinių reikšmių atitinka ežerų numeraciją, pateiktą 2.1.1 lentelėje) (A) išmatuotos *Asellus aquaticus*  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės (vidurkiai  $\pm$  SD) ir (B) apskaičiuoti *A. aquaticus* mitybiniai lygmenys (vidurkiai  $\pm$  SD) bei litoralinės organikos dalis (vidurkiai  $\pm$  SD) *A. aquaticus* mityboje.

**Litoralėje susiformavusios organikos (LO) dalies gyvūno mityboje nustatymas.** Siekiant nustatyti gyvūno priklausymą pelaginėms ar litoralinėms mitybinėms grandinėms ežeruose yra naudojamas litoralėje susiformavusios organikos dalies gyvūno mityboje (LO) (angl. *littoral reliance*) indeksas, kuris parodo kokią dalį organizmo mityboje sudaro litoralėje susidariusi organika (Nilsson ir kt., 2012). Šiame darbe LO indeksas buvo skaičiuojamas pagal šią formulę:

$$LO = (\delta^{13}\text{C}_{\text{konsumento}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{pelaginė}}) / (\delta^{13}\text{C}_{\text{littoralinė}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{pelaginė}}),$$



kur  $\delta^{13}\text{C}_{\text{konsumento}}$  yra mus dominančio hidrobionto  $\delta^{13}\text{C}$  vertės ežere;  $\delta^{13}\text{C}_{\text{pelaginė}}$  – ežero pelagialėje mintančio pirminio vartotojo, pasižyminčio žemiausiomis  $\delta^{13}\text{C}$  vertėmis, išmatuotos  $\delta^{13}\text{C}$  vertės ežere; bei  $\delta^{13}\text{C}_{\text{litoralė}}$  – ežero litoralėje mintančio pirminio vartotojo, pasižyminčio aukščiausiomis  $\delta^{13}\text{C}$  vertėmis, išmatuotos  $\delta^{13}\text{C}$  vertės ežere.

Siekiant nustatyti gyvūno LO vertes ežeruose reikia pasirinkti tipinius pirminius vartotojus, kurie atspindi pelaginę bei litoralinę antrinę produkciją ežere. Dažniausiai laikoma, kad filtruojantys dvigeldžiai moliuskai (*Unio* sp., *Dreissena* sp., *Anodonta* sp.) atspindi pelaginio fitoplanktono  $\delta^{13}\text{C}$  žymę, o pilvakojai moliuskai (*Lymnaea* sp.) – litoralės bentoso  $\delta^{13}\text{C}$  vertes (Post, 2002). Minėti pirminiai vartotojai kaip pelaginės ar litoralinės organikos etalonai ežere dažniausiai pasirenkami todėl, kad minta neselektyviai (filtruoja ar gremžia paviršius), o jų  $\delta^{13}\text{C}$  vertės atspindi organinę medžiagą, integruojamą į pelagines ar litoralines mitybines grandines (Post, 2002). Kita vertus, etaloniniai gyvūnai, atspindintys pelaginę bei litoralinę anglį, taip pat turi pasižymėti atitinkamai mažiausiomis ir didžiausiomis  $\delta^{13}\text{C}$  vertėmis ežero mitybiniame tinkle. Tuomet visi kiti tos bendrijos gyvūnai įgyja LO reikšmes tarp 0 ir 1. Jei gyvūno mityboje visa organika ateina iš pelaginio tinklo tuomet LO indekso vertė bus lygi 0, tuo tarpu jei gyvūnas maitinasi litoralėje susidariusia organika, tuomet jo LO vertė bus artima 1.

Šio darbo duomenys parodė, kad didžiausias bei mažiausias  $\delta^{13}\text{C}$  vertes atskiruose ežeruose turėjo net keletas pirminių vartotojų. Mažiausias  $\delta^{13}\text{C}$  vertes turėjo ir todėl šiame tyrime atskiruose ežeruose buvo naudojami kaip pelaginės organikos etalonai šios dvigeldžių moliuskų gentys: *Anodonta* sp., *Dreissena* sp. bei *Unio* sp. Tuo tarpu didžiausiomis  $\delta^{13}\text{C}$  vertėmis atskiruose ežeruose pasižymėjo ir kaip litoralinės organikos etalonais ežeruose buvo naudojami pilvakojai moliuskai: *Lymnaea* sp., *Planorbarius* sp., *Radix* sp., *Viviparus* sp. bei šoniplaukos: *C. warpachowskyi*, *G. lacustris*, *O. crassus*, *P. robustoides*. Litoralėje gyvenančias šoniplaukas etaloniniais gyvūnais, atspindinčiais litoralės organiką, laiko ir kiti autoriai (Nilsson ir kt., 2012).

**Mitybinio lygmens (ML) nustatymas.** Skaičiuojant vėžiagyvių užimamą mitybinį lygmenį (ML) ežeruose pirmiausia buvo aprašytas antras mitybinis lygmuo ežere. Vėliau jis buvo naudojamas kaip astakaitos taškas vertinant svetimkraščių vėžiagyvių užimamą mitybinį lygmenį. Šiame darbe antras mitybinis lygmuo ežere buvo aprašytas kaip tipinių pirminių vartotojų išmatuotų vidutinių  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių tiesinė priklausomybė. Kaip tipiniai pirminiai vartotojai buvo pasirinktos pilvakojų (*Lymnaea* sp., *Planorbarius* sp., *Radix* sp., *Viviparus* sp.) bei dvigeldžių (*Anodonta* sp., *Dreissena* sp., *Unio* sp.) moliuskų gentys ir vėžiagyvių (*A. aquaticus*, *C. warpachowskyi*, *G. lacustris*, *P. quadrispinosa*) rūšys. Skaičiuojant aukštesniųjų vėžiagyvių mitybinį lygmenį, buvo teigiama, kad aukščiau išvardinti bestuburiai priklauso antram mitybos lygmeniui ežeruose ir yra laikytini pirminiais vartotojais. Nustačius antro mitybinio lygmens  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertes buvo apskaičiuojamas svetimkraščio vėžiagyvio ir antro mitybinio lygmens ežere  $\delta^{15}\text{N}$  verčių skirtumas (atstumas tarp taškų A ir G, 3.3.1.2 paveiksle). Vėliau, įterpianč  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  frakcionacijos koeficientą ( $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių pokytį pereinant nuo vieno mitybinio lygmens į aukštesnį), buvo apskaičiuotas vėžiagyvio užimamas mitybinis lygmuo ežero mitybos tinkle. Kitais žodžiais tariant, buvo įvertinta, kiek mitybos lygmenų perėjo antrinė produkcija, kol pasiekė mus dominantį vėžiagyvį. Tai nesunku atlikti žinant, kad pereinant nuo žemesnio mitybos lygmens į aukštesnį  $\delta^{15}\text{N}$  vertė vidutiniškai yra praturtinama per 3,4 ‰, o  $\delta^{13}\text{C}$  per 1,0 ‰ (Post, 2002). Gauta reikšmė ir parodo ilgalaikį vidutinį tiriamojo vartotojo užimamą mitybinį lygmenį mitybos grandinėje. Taigi, šiame darbe tirtų aukštesniųjų vėžiagyvių užimamas ML apskaičiuotas pagal šią formulę:

$$ML = 2 + \frac{|AG|}{f_{NC}},$$

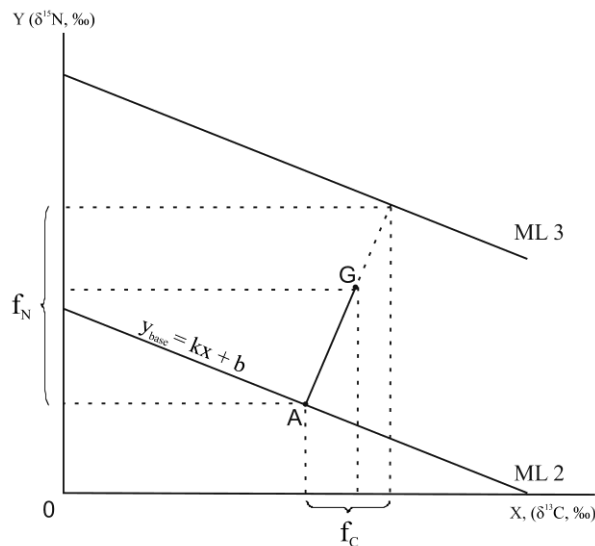
kur AG ilgis apskaičiuojamas pagal lygtį:

$$|AG| = \sqrt{(x_G - x_A)^2 + (y_G - y_A)^2},$$

kai antras mitybinis lygmuo aprašomas kaip etaloninių pirminių vartotojų išmatuotų  $\delta^{13}\text{C}$  bei  $\delta^{15}\text{N}$  verčių regresijos tiesė  $y_{\text{base}} = kx + b$ . O integruotas izotopų frakcionacijos koeficientas apskaičiuojamas pagal šią formulę:

$$f_{NC} = \sqrt{f_N^2 + f_C^2},$$

kur  $f_N$  yra  $\delta^{15}\text{N}$  frakcionacijos koeficientas (3,4 ‰),  $f_C$  –  $\delta^{13}\text{C}$  frakcionacijos koeficientas (1,0 ‰) (Post, 2002). Vėžiagyvių užimamas mitybinis lygmuo buvo apskaičiuotas naudojant R paketą (R Core Team, 2012). Grafiškai ML skaičiavimas pateiktas 3.3.1.2 paveiksle.



**3.3.1.2 pav.** Svetimkraščių vėžiagyvių užimamo mitybinio lygmens (ML) ežere grafinis skaičiavimo vaizdavimas: antras mitybinis lygmuo, aprašantis pirminių vartotojų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių išsibarstymą ežere (ML 2); mus dominančio vėžiagyvio vieta dviasėje  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  koordinatinių plokštumoje (taškas G); atstumas tarp antro mitybinio lygmens ir mus dominančio vėžiagyvio padėties (atkarpa AG);  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  frakcionacijos koeficientai ( $f_C$  ir  $f_N$ , atitinkamai).

### 3.3.2. Mitybos tinklo parametrų nustatymas

Vienas iš šio darbo uždavinių buvo įvertinti svetimkraščių vėžiagyvių poveikį ežerų mitybos tinklams. Tam tikslui buvo nustatyti ežero bendrijų izotopinės nišos parametrai tirtuose ežeruose. Vėliau buvo nustatyta, kaip minėtų parametrų kitimas ežeruose susijęs su svetimkraščių vėžiagyvių gausumu ežeruose. Kodėl buvo pasirinkta vertinti būtent izotopinės nišos

parametrus? Visumoje, įvykus pokyčiams ežero ekosistemoje kartu keičiasi ir ežero mitybos tinklas, todėl siekiant nustatyti pokyčius ežero ekosistemoje dažnai yra vertinami įvairūs ežero mitybos tinklo parametrai. Įprastais gyvūnų skrandžio turinio analizės metodais mitybos tinklo struktūrą įvertinti yra labai sudėtinga. Todėl pastaruoju metu mitybos tinklo struktūra ežeruose vis dažniau analizuojama stabiliųjų izotopų pagalba. Layman su kolegomis (2007a) pasiūlė alternatyvų būdą, kaip įvertinti mitybos tinklo struktūrą stabiliųjų anglies ( $\delta^{13}\text{C}$ ) bei azoto ( $\delta^{15}\text{N}$ ) izotopų pagalba. Jie teigė, kad bendrijos narių išmatuotų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių išsibarstymas dviašėje erdvėje, kitaip dar vadinamas bendrijos izotopine niša (angl. *isotopic niche*), yra vienas iš būdų aprašyti ežero mitybos tinklą bei jo įvairius parametrus, tokius kaip vidutinis mitybos grandinių ilgis, bendras mitybos tinklo plotas ar mitybos tinklo surištumas (Layman ir kt., 2007a, 2011). Nors bendrijos mitybinė niša ir nėra visiškai tas pats, kas bendrijos izotopinė niša, tačiau žinant, kad organizmo audinių  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės priklauso nuo jo mitybos, yra teigiama, kad minėta bendrijos izotopinė niša yra artima bei atspindi bendrijos mitybinę nišą (Layman ir kt., 2007a, 2011). Todėl pastaruoju metu bendrijų mitybos tinklų pokyčiai yra aprašomi būtent bendrijos izotopinės nišos pokyčiais (Layman ir kt., 2007b; Syväranta ir kt., 2011).

Kiekybiškai dviašėje erdvėje atidedant bendrijos narių vidutines  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertes, vertinami šeši bendrijos izotopinės nišos parametrai (Layman ir kt., 2007a).

- 1) Bendrijos narių vidutinių  $\delta^{15}\text{N}$  verčių kaitos ribos ( $\delta^{15}\text{N}$  ribos, NR). NR įvertinamos kaip skirtumas tarp didžiausios ir mažiausios išmatuotos  $\delta^{15}\text{N}$  vertės (t. y.  $\text{NR} = \delta^{15}\text{N}_{\text{didžiausia}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{mažiausia}}$ , ‰). Kuo šis skirtumas didesnis, tuo ilgesnės mitybos grandinės vyrauja ežere.
- 2) Bendrijos narių  $\delta^{13}\text{C}$  vidutinių verčių kaitos ribos ( $\delta^{13}\text{C}$  ribos, CR). CR įvertinamos kaip skirtumas tarp didžiausios ir mažiausios išmatuotos  $\delta^{13}\text{C}$  vertės (t. y.  $\text{CR} = \delta^{13}\text{C}_{\text{didžiausia}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{mažiausia}}$ , ‰). Kuo šis skirtumas didesnis, tuo ežero mitybos tinkle įsisavinama didesnė pirminės produkcijos įvairovė.

- 3) Bendra visų bendrijos narių užimama erdvė dviašėje  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  koordinacių plokštumoje (bendra erdvė, BE, ‰). Kuo BE vertė didesnė, tuo ežero mitybos tinklas yra platesnis.
- 4) Vidutinis bendrijos narių nuotolis iki BE centro, nustatomo kaip visų vidutinių  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių aritmetinis vidurkis (nuotolis nuo centro, NC, ‰). Šis atstumas apskaičiuojamas kaip visų bendrijos narių vidutinis Euklido atstumas iki  $\delta^{13}\text{C} - \delta^{15}\text{N}$  erdvės centro. NC parodo mitybinę įvairovę bendrijoje. Jeigu BE reikšmės gali būti stipriai įtakojamos kelių, savo  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertėmis labai išsiskiriančių bendrijos narių, tai NC tiksliau parodo bendrą mitybinę įvairovę bendrijoje.
- 5) Vidutinis nuotolis tarp artimiausių „kaimynų“ dviašėje  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  koordinacių plokštumoje (nuotolis iki kaimyno, NK, ‰). Šis nuotolis apskaičiuojamas kaip visų bendrijos narių vidutinis Euklido atstumas iki artimiausio kaimyno. Tai bendro mitybos tinklo narių išsidėstymo tankio  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  koordinacių plokštumoje rodiklis, kitaip tariant ežero mitybos tinklo surišumo įvertinimas. Mitybos tinklai, kuriuose didelė dalis bendrijos narių pasižymi panašia mitybine niša, turės mažesnes NK vertes lyginant su mitybos tinklais, kuriuose jų nariai pasižymi skirtingomis mitybinėmis nišomis.
- 6) Standartinis nuotolio tarp artimiausių kaimynų nuokrypis dviašėje  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  koordinacių plokštumoje (standartinis kaimyno nuotolio nuokrypis, SKNN, ‰). Šis matas parodo bendrijos rūšių išsidėstymo  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  koordinacių plokštumoje tolygumą. Kuo SKNN vertės mažesnės, tuo bendrijos narių mitybinės nišos pasiskirsčiusios tolydžiau. Šis rodiklis mažiau priklauso nuo analizuojamų bendrijos narių skaičiaus nei NK.

Pirmi keturi parametrai aprašo bendrijos mitybos tinklo pasiskirstymą dviašėje  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  koordinacių plokštumoje, t. y. vertina mitybos įvairovę bendrijoje. Tuo tarpu likę du rodikliai atspindi mitybos tinklo narių tarpusavio pasiskirstymą tinkle ir gali būti interpretuojami kaip mitybos tinklo surišumo matai (Layman ir kt., 2007a).

Lietuvos ežeruose sutinkami svetimkraščiai aukštesnieji vėžiagyviai gyvena ežerų litoralėje, todėl didžiausias tikėtinas jų poveikis yra būtent ežero litoralės mitybos tinklams. Todėl šiame darbe svetimkraščių vėžiagyvių poveikis buvo vertinamas tik ežero litoralės bestuburių bei žuvų bendrijoms. Vertinant makrobentosinių bestuburių bendrijų izotopinės nišos parametrus, ežerų pelagialėje gyvenantys reliktiniai vėžiagyviai (*M. relictus*, *P. quadrispinosa*) bei pelagialėje susiformavusią organiką filtruojantys moliuskai (*Anodonta* sp., *Unio* sp., *Dreissena* sp.) į analizę įtraukti nebuvo. Vertinant žuvų bendrijų izotopinės nišos parametrus į analizę nebuvo įtrauktos išimtinai ežerų pelagialėje besimaitinančios žuvų rūšys (*O. eperlanus*, *Coregonus albula*, *Coregonus lavaretus*). Bendrijų izotopinės nišos parametrai buvo apskaičiuoti 16-oje ežerų pavasario bei rudens sezonais pagal sugautas litoralėje gyvenančias makrobentosinių bestuburių gentis ir žuvų rūšis (3 priedas, 1–2 lentelės). Izotopinės nišos parametrų skaičiavimams naudotos vidutinės bestuburių bei žuvų stabiliųjų izotopų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės atskiruose ežeruose. Išmatuotos bestuburių bei žuvų mitybos tinklų izotopinės erdvės pavasario bei rudens sezonais pavaizduotos 3 priedo 1–16 paveiksluose. Izotopinių nišų parametrų vertės apskaičiuotos naudojant SIAR (ang. *Stabel Isotope Analysis in R*) paketą R aplinkoje (Parnell ir kt., 2010).

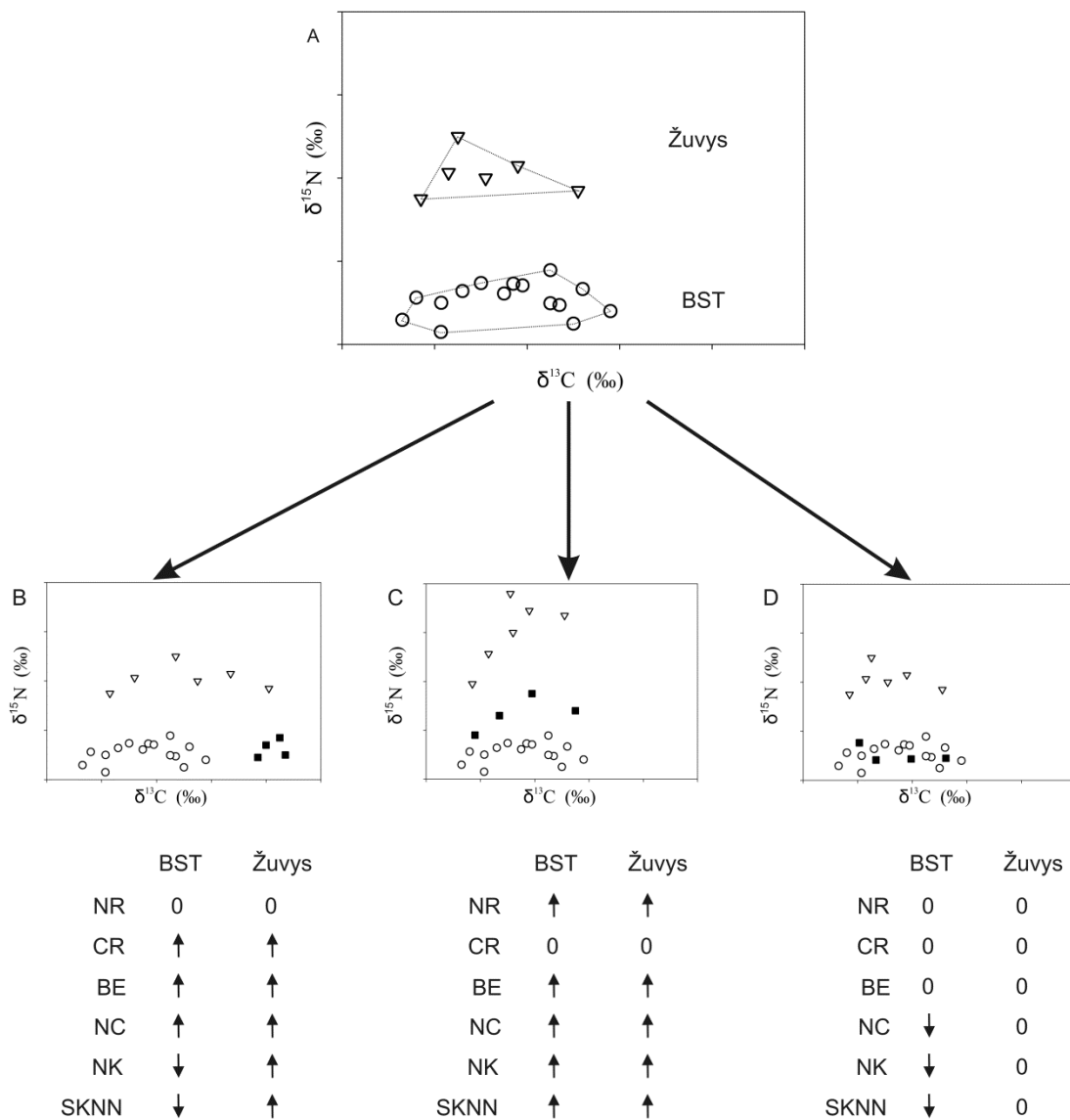
**Svetimkraščių vėžiagyvių poveikio ežerų mitybos tinklams vertinimas.** Šiame darbe svetimkraščių vėžiagyvių poveikis ežerų mitybos tinklams buvo vertinamas šešiais anksčiau aprašytais izotopinės nišos parametrais. Buvo vertinama, kaip introdukuotos rūšys įtakoja makrobentosinių bestuburių bei žuvų bendrijų mitybinių ryšių struktūrą ežerų litoralėse. Siekiant iliustruoti galimą svetimkraščių vėžiagyvių poveikį ežero makrobentosinių bestuburių bendrijų izotopinės nišos parametrams pateiksime keletą galimų poveikio scenarijų (3.3.2.1 pav.).

Pirmas scenarijus. Į bendriją patekusios naujos bestuburių rūšys pradeda eksploatuoti iki tol sistemoje neeksploatuotas ar mažai eksploatuotas nišas, t. y. įsisavinti iki tol pilnai nepanaudotą pirminę produkciją, taip praplėsdamos bendrą mitybos tinklo užimamą erdvę (3.3.2.1 pav., B variantas). Būtent toks

scenarijus buvo prognozuotas prieš svetimkraščių aukštesniųjų vėžiagyvių introdukciją. Buvo tikėta, kad svetimkraštės šoniplaukos bei mizidės yra pirminiai vartotojai, kurie eksploatuos pirminę produkciją ir gausias detrito sankaupas ežerų litoralėje ir tuo būdu praturtins žuvų mitybinę bazę. Tokiu atveju bendra litoralės bestuburių užimama izotopinė erdvė, pirminės produkcijos įvairovė litoralės bestuburių tarpe bei vidutinis mitybos tinklo narių atstumas iki centro ežero litoralėje turėtų padidėti. Tuo tarpu vidutinis mitybos grandinių ilgis bestuburių tarpe liks nepakitęs, o mitybos tinklo narių surišumas bestuburių mitybiniame tinkle sumažės, nes naujos rūšys turės tarpusavyje labai panašias  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertes (3.3.2.1 pav., B variantas).

Antras scenarijus. Naujos bestuburių rūšys bus plėšresnės nei daugelis ežere gyvenančių bestuburių ir taip sukurs papildomą mitybinį lygmenį. Tokiu atveju padidės litoralės bestuburių užimama bendra izotopinė erdvė. Pirminės produkcijos įvairovė liks nepakitusi, nes naujos rūšys eksploatuos jau esančius energetinius kelius. Tuo tarpu NR, kuri atspindi vidutinį mitybos grandinių ilgį ežeruose, turėtų didėti, nes atsiranda papildomas mitybinis lygmuo. Tokie mitybos tinklo parametrai kaip NK ir SKNN taip pat didės, nes didės vidutiniai atstumai tarp bestuburių  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių (3.3.2.1 pav., C variantas).

Trečias scenarijus. Naujos bestuburių rūšys užims niekuo neišsiskiriančias mitybines nišas nuo vietinių bestuburių. Svetimkraštės rūšys mitybos tinkle netgi gali išstumti vietines rūšis bei užimti labai panašias mitybines nišas jau iki tol eksploatuotas vietinių rūšių. Šiuo atveju bendra izotopinė erdvė nedidėja, tačiau padidėja pats mitybos tinklo surišumas. To pasakoje turėtų mažėti mitybinio tinklo parametrų NC, NK ir SKNN vertės, o BE, CR bei NR parametrų vertės liks nepakitę (3.3.2.1 pav., D variantas).



**3.3.2.1 pav.** Abstraktūs modeliai (B–D), kaip naujų bestuburių rūšių atsiradimas gali paveikti bestuburių (BST) ir žuvų (Žuvys) bendrijų mitybos tinklus ežero litoralėje (A). Kiekvienas taškas paveiksluose reprezentuoja gyvūno  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių vidurkį: tuščiaiduriai apskritimai reprezentuoja bestuburius gyvūnus; tuščiaiduriai trikampiai – žuvis; pilnaviduriai kvadratai – svetimkraščius bestuburius. Kaip bestuburių ar žuvų bendrijų mitybinių nišų parametrai bus įtakoti kiekvieno scenarijaus rėmuose, parodyta žemiau B, C ir D paveikslų.

Tuo tarpu žuvų bendrijas naujų bestuburių rūšių atsiradimas gali paveikti kiek kitaip. Jei žuvis adaptuojasi bei sugeba maitintis iki tol nebuvusiomis svetimkraštėmis bestuburių rūšimis, tuomet, priklausomai nuo naujų rūšių poveikio bestuburių bendrijai, galimi keli scenarijai.

Pirmuoju atveju, žuvis noriai ės naujas vėžiagyvių rūšis kaip lengvą ir kaloringą grobį. Tuo būdu atsiras gausus alternatyvus maisto šaltinis, ko



pasakoje sumažės mitybinė konkurencija žuvų tarpe, nes dalis žuvų specializuosis maitintis naujomis bestuburių rūšimis. Žuvys, kurios gausiai maitinsis naujomis rūšimis, įgis artimesnes  $\delta^{13}\text{C}$  vertes naujoms bestuburių rūšims. Tokiu atveju bendra žuvų užimama izotopinė erdvė, asimiliuojamos pirminės produkcijos įvairovė, bei vidutinis žuvų mitybos tinklo narių atstumas iki centro ežero litoralėje turėtų padidėti. NK ir SKNN taip pat didės, nes didės žuvų mitybinė specializacija, dėl to didės atstumai tarp skirtingų žuvų rūšių  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių. Tuo tarpu NR, kuris atspindi vidutinį mitybos grandinių ilgį ežeruose, liks nepakitęs (3.3.2.1 pav., B variantas).

Antruoju atveju, kai į ežerą patenka plėšrios bestuburių rūšys, vyks kiek kitoks scenarijus. Dalis žuvų noriaiės naujas vėžiagyvių rūšis kaip lengvą ir kaloringą grobį. Tačiau, atsiradus papildomam mitybos lygmeniui, žuvys, kurios intensyviai maitinsis svetimkraštėmis rūšimis, pakils į aukštesnį mitybos lygmenį, dėl ko bendra žuvų bendrijos izotopinė erdvė išsiplės. Nepakitęs liks tik žuvų CR, nes ežere bus eksploatuojami tie patys pirminiai ištekliai (3.3.2.1 pav., C variantas).

Tačiau galimas ir trečias naujų bestuburių rūšių poveikio ežero žuvų bendrijai scenarijus. Jei vietinės žuvų rūšys ignoruos bei nesimaitins svetimkraščiais bestuburiais arba svetimkraščiai bestuburiai niekuo neišsiskirs savo  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertėmis iš vietinių bestuburių, tuomet tikėtina, kad žuvų bendrijos mitybos tinkle iš viso neįvyks jokių pokyčių, o jų izotopinės nišos parametrai nesikeis. Žuvys nors ir maitinsis naujomis rūšimis, tačiau dėl to, kad jų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  žymės neišsiskirs, žuvų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės taip pat nesikeis. Kitaip tariant, naujos rūšys įneš per mažą pokytį į sistemą ir dėl sistemos kompleksiskumo jokie poveikiai mitybos tinklui neišryškės (3.3.2.1 pav., D variantas).

Aptarti svetimkraščių bestuburių rūšių poveikio ežerų mitybos tinklams scenarijai leidžia manyti, kad bendrijų izotopinės nišos parametrai turėtų būti pakankamai jautrūs poveikiams bei tinkami aprašyti bendrijų mitybos tinklų pokyčiams. Bendrijų izotopinės nišos parametrų ryšys su svetimkraščių

vėžiagyvių gausumu leistų vertinti naujų rūšių invazijų poveikio ežero litoralės mitybos tinklams dėsningumus.

### 3.3.3. Statistinė analizė

Statistinėje duomenų analizėje naudotas kritinis reikšmingumo ( $p$ ) lygmuo 0,05. Vidurkiai pateikti nurodant standartinę nuokrypį (angl. *standard deviation*,  $\pm$  SD) ar standartinę paklaidą (angl. *standard error*,  $\pm$  SE). Vertinant sezono poveikį išmatuotoms bestuburių bei žuvų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertėms ežeruose naudota grupuota dispersinė analizė (angl. *nested ANOVA*). Jos metu buvo tikrinama, ar sezono veiksnys patikimai įtakoja išmatuotų bestuburių genčių bei žuvų rūšių  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių pasiskirstymą ežeruose. Buvo išskirti ežero, sezono bei genties (bestuburių tarpe) ar rūšies (žuvų tarpe) veiksniai, sezono veiksnys buvo grupuotas genties ar rūšies veiksnio viduje. Ši analizė taip pat naudota siekiant įvertinti ar bestuburių priklausymas skirtingoms gentims reikšmingai įtakoja jų išmatuotų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių pasiskirstymą aukštesnio taksonominio rango grupėse. Jos metu buvo tikrinama, ar genties veiksnys patikimai įtakoja išmatuotų bestuburių  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių pasiskirstymą išskirtų aukštesnio taksonominio rango grupių viduje. Buvo išskirti ežero ir bestuburių genties veiksniai, genties veiksnys buvo grupuotas ežero veiksmo viduje. Prieš atliekant grupuotą dispersinę analizę buvo patikrinta ar skaičiavimams naudoti duomenys atitinka normalinio skirstinio reikalavimus. Analizė patvirtino duomenų normalinį pasiskirstymą (Šapiro-Vilk testas,  $p > 0,05$ ). Žuvų ilgio bei jų išmatuotų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių koreliacijai įvertinti naudotas Pirsono koreliacijos koeficientas (angl. *Pearson product-moment correlation coefficient*). Spirmeno koreliacijos koeficientas (angl. *Spearman's rank correlation coefficient*) buvo naudotas bendrijų išmatuotų izotopinių nišų parametrų verčių bei tų bendrijų narių skaičiaus tarpusavio priklausomybei įvertinti, nes minėti duomenys neatitiko normalinio skirstinio (Šapiro-Vilk testas,  $p < 0,05$ ). Aukštesniųjų vėžiagyvių išmatuotų ML ir LO indeksų verčių sezoninių skirtumų vertinimui naudotas nepriklausomų imčių T-testas (angl. *T-*

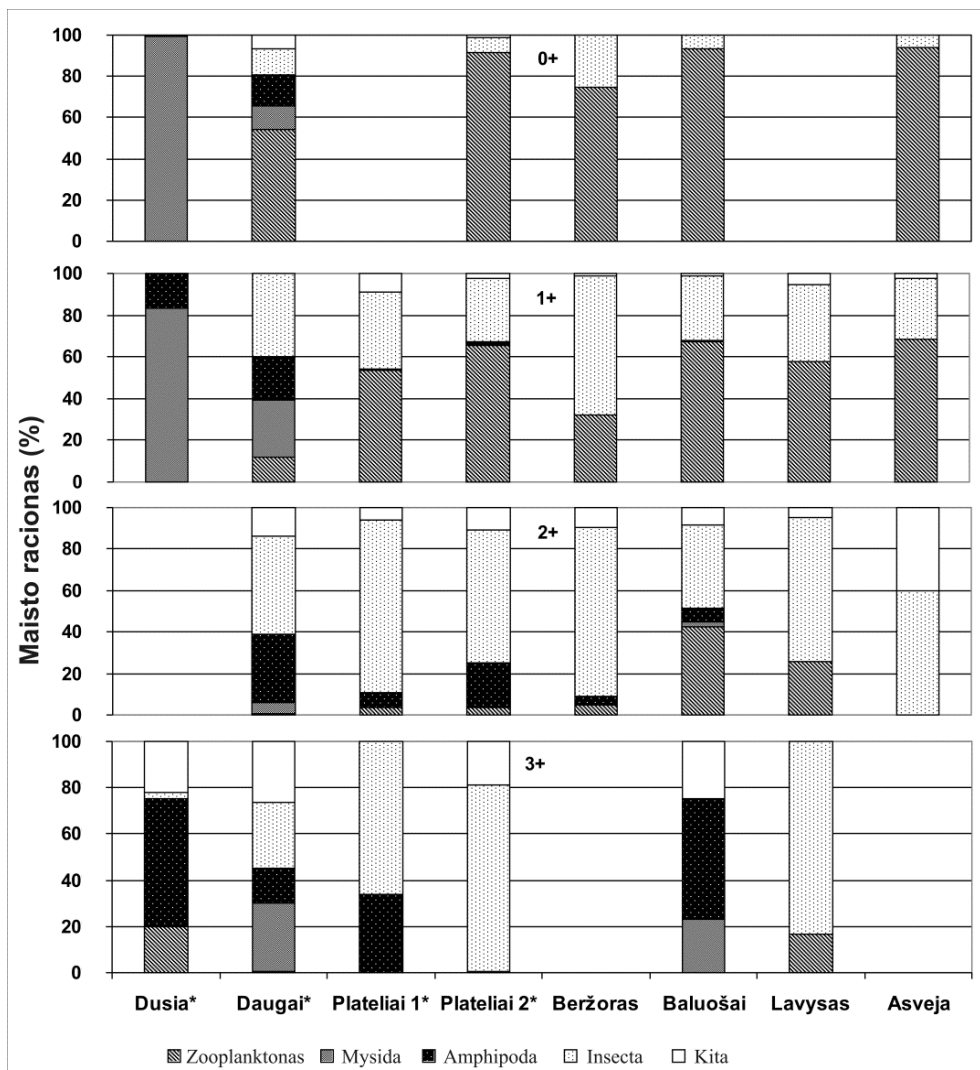
*test*). Išmatuotų ML ir LO indeksų variacijai tarp skirtingų rūšių įvertinimui naudota vienfaktorinė dispersinė analizė (angl. *one-way ANOVA test*). Tjukio ganėtinai statistiškai reikšmingo skirtumo kriterijus (angl. *Post-hoc Tukey HSD test*) buvo naudojamas testuoti skirtumus (parodyti reikšmingiems skirtumams) tarp skirtingų aukštesniųjų vėžiagyvių rūšių apskaičiuotų ML ir LO indeksų verčių. Siekiant įvertinti kas labiau susiję ar aplinkos ar biologiniai veiksniai su bendrijų izotopinių nišų parametrų verčių kitimu ežeruose buvo taikyta daugiamatė perteklinė analizė (angl. *redundancy analysis, RDA*). Jos metu siekiant pamažinti biologinių aiškinančiųjų kintamųjų ekstremalių verčių poveikį svetimkraščių vėžiagyvių gausumo, biomasės ir bendros makrobentosinių bestuburių biomasės ežero litoralėje duomenims taikyta kvadratinės šaknies transformacija (angl. *square root transformation*). Daugiamatės perteklinės analizės patikimumo nustatymui buvo naudotas Monte Karlo reikšmingumo testas (angl. *Monte Carlo significance test*). Siekiant nustatyti kokią dalį visų į analizę įtrauktų nepriklausomų kintamųjų paaiškintos (grynos) bendrijų izotopinių nišų parametrų variacijos aprašo makrobentosinių bendrijų parametrai atskirai buvo taikyta dalinė daugiamatė perteklinė analizė (angl. *partial redundancy analysis*). Jos metu visi aiškinamieji rodikliai buvo suskirstyti į dvi grupes, t. y., abiotinius ir biotinius nepriklausomus kintamuosius bei atskirai įvertinta išskirtų nepriklausomų kintamųjų grupių paaiškinta „gryna“ bendrijų izotopinių nišų parametrų variacijos dalis (Zuur ir kt., 2007). Daugialypė tiesinė regresija buvo taikyta vertinant bestuburių ir žuvų bendrijų izotopinės nišos parametrų bei aplinkos ir bentoso bestuburių veiksnių ryšius. Jos metu, siekiant pamažinti biologinių aiškinančiųjų kintamųjų ekstremalių verčių poveikį, kai kuriems aplinkos (ežero ploto, pratakumo ir fosforo koncentracijai vandenyje) bei biologinių (svetimkraščių vėžiagyvių gausumo, biomasės ir bendros makrobentosinių bestuburių biomasės ežero litoralėje) veiksnių duomenims taip pat taikyta kvadratinės šaknies transformacija. Duomenys statistiškai apdoroti naudojant Statistica 7.0 ir Brodgar 2.5.6. statistinius paketus.

## 4. DARBO REZULTATAI

### 4.1. Invazinių vėžiagyvių įtaka žuvų mitybai bei augimui ežeruose

#### 4.1.1. Ešerių mityba

**Mityba.** Tirtuose ežeruose ešerių mityba buvo lyginama keturiose (0+–3+) atskirose amžiaus grupėse. Lyginimui naudoti visų, sugautų viename ežere, tos pačios ešerių amžiaus grupės individų mitybos duomenų vidurkiai. Ešerių maisto sąstatas skirtinguose ežeruose pavaizduotas 4.1.1.1 paveiksle.



**4.1.1.1 paveikslas.** 0+–3+ amžiaus ešerių mitybos racionas tirtuose ežeruose. Ežerai su gausiomis introdukuotų vėžiagyvių populiacijomis pažymėti žvaigždute. Ežeruose, kuriuose nebuvo sugauta tam tikro amžiaus ešerių palikti tušti tarpai.

Ešerių mitybos analizė parodė, kad pirmamečių (0+) ešerių mityboje vyraavo zooplanktonas. Šio amžiaus ešeriai mizidėmis bei šoniplaukomis maitinasi tik Dusios bei Daugų ežeruose, kur yra gausios svetimkraščių šoniplaukų ir mizidžių populiacijos. Mizidžių (*P. lacustris*) bei šoniplaukų (*P. robustoides*) dalis pirmamečių ešerių maisto racione Dusios ežere atitinkamai siekė 99 % ir 1 %. Tuo tarpu mizidžių (*L. benedeni*) ir šoniplaukų (*P. robustoides*) procentinė dalis pirmamečių ešerių mityboje Daugų ežere atitinkamai siekė 12 % ir 15 % (4.1.1.1 pav.).

Antramečių (1+) ešerių mityboje be zooplanktono taip pat vyraavo ir vandens vabzdžių lervos. Vėlgi, antramečiai ešeriai mizidėmis bei šoniplaukomis maitinasi tik Dusios ir Daugų ežeruose. Svetimkraštės mizidės (*P. lacustris*) ir šoniplaukos (beveik vien tik *P. robustoides*) atitinkamai sudarė 84 % ir 16 % viso ešerių maisto raciono Dusios ežere. Daugų ežere nustatyta *L. benedeni* ir *P. robustoides* dalis ešerių maiste siekė atitinkamai 27 % ir 20 % (4.1.1.1 pav.). Pažymėtina, kad šoniplaukų nerasta šio amžiaus ešerių maisto racione Platelių ežere, kur yra gausios introdukuotų svetimkraščių *P. robustoides* šoniplaukų populiacijos (4.1.1.1 pav.). Antramečiai ešeriai taip pat nesimaitino šoniplaukomis Baluošų ežere, kur yra sąlyginai gausios vietinių *G. lacustris* bei *P. quadrispinosa* šoniplaukų populiacijos (4.1.1.1 pav.).

Trečiamečių (2+) ešerių mityboje jau vyraavo vandens vabzdžių lervos. Šoniplaukos buvo rastos visų šiais vėžiagyviais apgyvendintų ežerų (išskyrus Asvejos ežerą) ešerių maisto racione, o jų dalis ešerių dietoje sudarė nuo 4 % iki 33 %. Mizidės ešerių skrandžiuose buvo rastos Daugų ir Baluošų ežeruose (Dusios ežere šio amžiaus ešerių nepagauta), tačiau jos sudarė nereikšmingą dalį (atitinkamai 5 % ir 3 %) ešerių maisto raciono (4.1.1.1 pav.). Baluošų ežere gyvena gausios reliktinės mizidės *M. relictus* populiacijos.

Šoniplaukos ir mizidės dominavo ketvirtamečių (3+) ešerių mityboje Dusios, Daugų ir Baluošų ežeruose. Mizidžių dalis šio amžiaus ešerių maisto racione kito nuo 23 % iki 30 %, šoniplaukų – nuo 15 % iki 55 % (4.1.1.1 pav.). Vandens vabzdžių lervos dominavo ešerių mityboje uždaroje Platelių ežero

įlankoje, nors ten ir gyvena gausios tiek vietinių, tiek ir svetimkraščių šoniplaukų populiacijos (4.1.1.1 pav.).

Ežero litoralėje gyvenančių aukštesniųjų vėžiagyvių biomasė (vidurkis  $\pm$  SD) pirmamečių ešerių skrandžiuose Dusios bei Daugų ežere atitinkamai siekė  $26,5 \pm 27,4$  mg ir  $5,4 \pm 10,3$  mg. Likusiuose ežeruose šio amžiaus ešeriai aukštesniaisiais vėžiagyviais nesimaitino. Minėtų vėžiagyvių dalis antramečių ešerių skrandžiuose Dusios bei Daugų ežeruose siekė  $50,9 \pm 35,3$  mg ir  $19,6 \pm 32,5$  mg. Tuo tarpu kituose ežeruose šių vėžiagyvių biomasė antramečių ešerių skrandžiuose buvo mažesnė nei 1 mg. Litoralėje gyvenančių aukštesniųjų vėžiagyvių biomasės trečiamečių bei ketvirtamečių ešerių skrandžiuose pateiktos 4.1.1.1 lentelėje.

**4.1.1.1 lentelė.** Litoralėje gyvenančių aukštesniųjų vėžiagyvių biomasė (vidurkis  $\pm$  SD) ešerių jauniklių (0+–3+) skrandžiuose tirtuose ežeruose. Ežerai apgyvendinti svetimkraštėmis vėžiagyvių rūšimis pažymėti žvaigždutėmis.

<b>Ežeras</b>	<b>0+</b>	<b>1+</b>	<b>2+</b>	<b>3+</b>
Dusia*	$26,5 \pm 27,4$	$50,9 \pm 35,3$	–	$146,8 \pm 189,9$
Dagai*	$5,4 \pm 10,3$	$19,6 \pm 32,5$	$48,6 \pm 64,9$	$56,8 \pm 86,7$
Plateliai 1*	–	$0,6 \pm 1,4$	$8,5 \pm 17,9$	$40,6 \pm 42,3$
Plateliai 2*	0,0	$0,9 \pm 4,2$	$23,2 \pm 33,8$	$9,2 \pm 12,6$
Beržoras	0,0	$0,2 \pm 1,2$	$4,5 \pm 19,7$	–
Baluošai	0,0	$0,3 \pm 1,8$	$3,3 \pm 13,9$	0,0
Lavysas	–	$0,5 \pm 2,4$	$0,7 \pm 3,4$	0,0
Asveja	0,0	0,0	$6,6 \pm 10,1$	0,0

Tyrimų duomenys leido patikrinti paprastą hipotezę, kad svetimkraščiais vėžiagyviais praturtintuose ežeruose aukštesnieji vėžiagyviai sudaro didesnę ešerių miasto raciono dalį lyginant su ešerių mityba ežeruose, kur gausių introdukuotų vėžiagyvių populiacijų nėra. Pirmais bei antrais gyvenimo metais ešeriai aukštesniųjų vėžiagyvių daugiau suvartojo Dusios bei Daugų ežeruose su gausiomis svetimkraščių mizidžių populiacijomis. Gauti statistiškai patikimi pirmamečių bei antramečių ešerių mitybos skirtumai tarp pirmos ežerų grupės (Dusia, Dagai) ir likusių ežerų (Kruskalo-Voliso nepriklausomų imčių dispersinė analizė: pirmamečiams ešeriams (0+):  $H(1, N = 6) = 4,8$ ;  $p < 0,03$ ; antramečiams ešeriams (1+):  $H(1, N = 8) = 4,0$ ;  $p < 0,05$ ). Ešerių mitybos analizė parodė, kad trečiais ešerių gyvenimo metais jų maisto racione

padaugėjo šoniplaukų, todėl bendras aukštesniųjų vėžiagyvių suvartojimas išaugo ir tuose ežeruose, kur nėra svetimkraščių mizidžių. Visumoje, vyresnių ešerių mityboje aukštesniųjų vėžiagyvių suvartojimas maistui buvo didesnis ežeruose, praturtintuose svetimkraštėmis mizidžių bei šoniplaukų rūšimis, lyginant su ežerais be jų. Tą patvirtino ir statistinė analizė. Trečiamečių bei ketvirtamečių ešerių mityba patikimai skyrėsi tarp pirmos, antros ežerų grupės (Dusia, Daugai, Plateliai 1, Plateliai 2) ir trečios ežerų grupės (Beržoras, Baluošai, Lavysas, Asveja) (Kruskalo-Voliso nepriklausomų imčių dispersinė analizė:  $H(1, N = 7) \geq 4,5; p \leq 0,03$ ).

Mitybos analizė taip pat parodė, kad ešerių jauniklių mitybos persijungimas nuo zooplanktono prie makrobentosinių bestuburių įvyko anksčiau ežeruose su gausiomis svetimkraščių mizidžių populiacijomis, lyginant su ežerais be introdukuotų mizidžių. Ešerių mitybos pokytis nuo zooplanktono prie makrobentosinių Dusios bei Daugų ežere įvyko atitinkamai pirmais ir antrais ešerių gyvenimo metais. Tuo tarpu kituose ežeruose, kurių litoralėse nėra mizidžių, toks ešerių mitybos persijungimas buvo nustatytas trečiais jų gyvenimo metais (4.1.1.2 lentelė, 4.1.1.1 pav.).

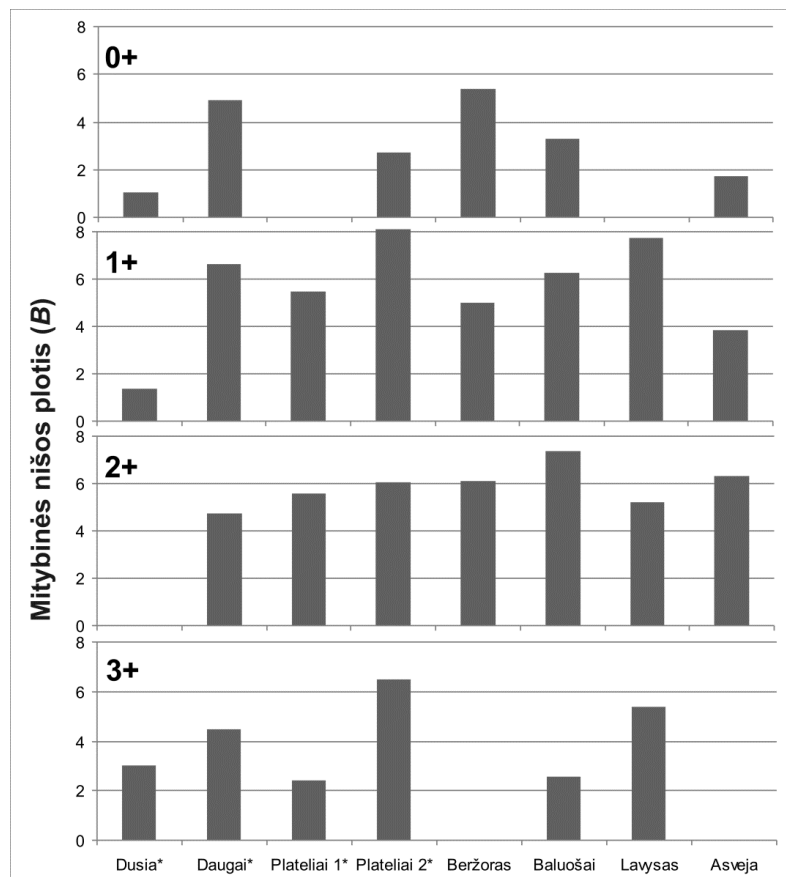
**4.1.1.2 lentelė.** Ešerių amžius (A), ilgis cm (L) ir svoris g (Q) nusakantis mitybos ontogenezinį perėjimą nuo mitybos zooplanktonu prie makrobentosinių tirtuose ežeruose. Ežerai apgyvendinti svetimkraštėmis vėžiagyvių rūšimis pažymėti žvaigždutėmis.

Ežeras	A	L (vid. ± SD)	Q (vid. ± SD)
Dusia*	0+	7,2 ± 0,3	3,5 ± 0,6
Daugai*	1+	8,4 ± 0,9	6,7 ± 2,5
Plateliai 1*	2+	11,5 ± 0,9	17,9 ± 4,0
Plateliai 2*	2+	10,9 ± 0,8	15,8 ± 3,4
Beržoras	1+	8,4 ± 0,9	7,1 ± 2,3
Baluošai	2+	11,2 ± 0,6	15,1 ± 1,8
Lavysas	2+	11,4 ± 0,9	17,5 ± 4,0
Asveja	2+	11,4 ± 0,9	16,2 ± 2,7

Išimtis yra Beržoro ežeras, kur minėtas ešerių mitybos pokytis įvyko pirmais jų gyvenimo metais, nors šiame ežere taip pat nėra litoralėje gyvenančių mizidžių. Minėtus ešerių mitybos pokyčių skirtumus tarp Dusios bei Daugų (apgyvendintų svetimkraštėmis mizidėmis) ir likusių (neapgyvendintų litoralėje gyvenančiomis mizidėmis) ežerų patvirtina ir

statistinė analizė (Kruskalo-Voliso nepriklausomų imčių dispersinė analizė:  $H(1, N = 8) = 4,48; p = 0,034$ ).

**Mitybinė specializacija.** Paskaičiuoti ešerių mitybinės specializacijos rodikliai tirtuose ežeruose parodė, kad mitybinės nišos plotis varijuoja tarp ežerų bei atskirose ešerių amžiaus grupėse (4.1.1.2 pav.).



**4.1.1.2 pav.** 0+–3+ amžiaus ešerių mitybinės nišos plotis ( $B$ ) tirtuose ežeruose. Ežerai su gausiomis introdukuotų vėžiagyvių populiacijomis pažymėti žvaigždute.

Siekiant patikrinti ar tokie veiksniai kaip analizuotų ešerių imties dydis bei makrobentosinių bestuburių įvairovė ežere galėjo įtakoti nustatytas ešerių mitybinės specializacijos vertes ežeruose buvo paskaičiuotos minėtų veiksnių bei ešerių mitybinės specializacijos koreliacijos. Koreliacija tarp atskirų ekspedicijų metu sugautų skirtingų ešerių amžiaus grupių imties dydžio bei tai grupei nustatytos mitybinės specializacijos buvo silpna bei statistiškai nepatikima (Spirmeno koreliacija:  $\rho = 0,24; p > 0,05$ ). Spirmeno koreliacija buvo naudota, nes ešerių imties duomenys neatitiko normalinio pasiskirstymo (Šapiro-Vilk testas:  $p < 0,05$ ). Taip pat buvo gauta silpna bei nereikšminga



koreliacija (Pirsono koreliacija:  $r = 0,14$ ;  $p > 0,05$ ) tarp ešerių mitybinės nišos pločio bei makrobentosinių bestubūrių rūšių įvairovės indekso ežeruose. Pirsono koreliacija buvo naudota, nes rūšių įvairovės duomenys atitiko normalinį pasiskirstymą (Šapiro-Vilk testas:  $p > 0,05$ ). Abu rodikliai skaičiuoti pagal vieno gaudymo vidurkius. Taigi mitybinė niša tirtuose ežeruose patikimai nekoreliuoja nei su ešerių imties dydžiu, nei su makrobentosinių bestubūrių rūšių įvairove ežero priekrantėje.

Siekiant nustatyti ar gausios svetimkraščių šoniplaukų bei mizidžių populiacijos ežerų priekrantėje gali įtakoti ešerių mitybinę specializaciją ežeruose ešerių mitybinės nišos plotis buvo palygintas trijose ežerų grupėse, besiskiriančiose litoralės šoniplaukų bei mizidžių gausumu (2.3.2 lentelė). Analizės metu taip pat buvo tikrinama ar mitybinė specializacija kinta ešerių ontogenezės metu. Buvo tikrinamas ežerų grupių efektas ir ešerių amžiaus (0+–3+) poveikis mitybinei nišai. Gauti rezultatai parodė, kad gausių šoniplaukų bei mizidžių populiacijų buvimas ežere reikšmingai neįtakojo ešerių mitybinės specializacijos rodiklio. Patikimų mitybinės nišos pločio skirtumų taip pat nebuvo ir tarp skirtingų ešerių amžiaus grupių (4.1.1.3 lentelė).

**4.1.1.3 lentelė.** Ešerio jaunikių (0+–3+) mitybinės nišos pločio rodiklių dvifaktorinės dispersinės analizės tirtuose ežeruose rezultatai. Veiksniai: *Ežerų grupė* – litoralėje gyvenančių šoniplaukų bei mizidžių gausių populiacijų ežero bendrijoje buvimas ar nebuvimas (2.3.2 lentelė). *Ešerių amžius* – ešerių amžiaus grupės (0+–3+).

Veiksny	df	F	p
<i>Ežerų grupė (G)</i>	2	0,67	0,53
<i>Ešerių amžius (A)</i>	3	2,22	0,13
<i>G×A</i>	6	0,24	0,96
Paklaida	15		

**Mitybinis išrankumas.** Siekiant nustatyti, kokią įtaką introdukuotos šoniplaukos bei mizidės daro ešerių mitybos išrankumui, buvo paskaičiuotas ešerių mitybos selektyvumas įvairioms zoobentosos organizmų grupėms. Selektyvumas skaičiuotas pagal Chesson'o standartizuotą  $\alpha$  selektyvumo indeksą. Šio indekso nustatymui buvo panaudoti ešerių vieno gaudymo mitybos duomenų vidurkiai ežere. Ešerių mitybos selektyvumas skirtingoms

zoobentosos organizmų grupėms buvo palygintas ežeruose su ir be introduktuotų aukštesniųjų vėžiagyvių. Analizė parodė, kad pirmamečiai bei antramečiai ešeriai (kaip viena amžiaus grupė) selektyviai maitinasi aukštesniaisiais vėžiagyviais ežeruose su gausiomis svetimkraščių vėžiagyvių populiacijomis, tačiau ežeruose, kur svetimkraščių vėžiagyvių nėra, jų dalis ešerių maisto racione buvo santykinai mažesnė nei buvo nustatyta aplinkoje (4.1.1.4 lentelė). Ešerių selektyvi mityba aukštesniaisiais vėžiagyviais iš esmės buvo nulemta reikšmingai selektyvios mitybos mizidėmis ( $\varepsilon_i = 0,98 \pm 0,02$ ) lyginant su visai neselektyvia mityba šoniplaukomis ( $\varepsilon_i = -0,49 \pm 0,39$ ). Ežeruose be svetimkraščių vėžiagyvių ešeriai selektyviai maitinasi dvisparnių lervomis (pagrindė chironomidų), tačiau šių vabzdžių ešerių maisto racione buvo santykinai mažai ežeruose su introduktuotais vėžiagyviais. Trečiamečių bei ketvirtamečių ešerių mitybos aukštesniaisiais vėžiagyviais selektyvumas ežeruose su ir be svetimkraščių vėžiagyvių nesiskyrė. Tačiau šio amžiaus ešerių mitybos dvisparnių lervomis selektyvumas išliko skirtingas (4.1.1.4 lentelė).

**4.1.1.4 lentelė.** Ešerių mitybos selektyvumas (vidurkis  $\pm$  SD) įvairioms bestuburių grupėms ežeruose su (*Svetimi*) ir be (*Vietiniai*) svetimkraščių mizidžių ir šoniplaukų populiacijomis. Statistiškai patikimi skirtumai (Kruskalo-Voliso nepriklausomų imčių dispersinė analizė: 0+ ir 1+ amžiaus ešeriai:  $H(1, N = 37) \geq 18,3$ ; 2+ ir 3+ amžiaus ešeriai:  $H(1, N = 19) = 4,9$ ) paryškinti.

Amžius	Ež. grupės	Diptera	Kiti vabzdžiai	Kiti maisto objektai	Peracarida
0+–1+	<i>Svetimi</i>	-0,68 $\pm$ 0,32	-0,07 $\pm$ 0,70	-1,00 $\pm$ 0,01	0,56 $\pm$ 0,44
	<i>Vietiniai</i>	0,61 $\pm$ 0,56	-0,31 $\pm$ 0,70	-0,95 $\pm$ 0,18	-0,88 $\pm$ 0,40
	<i>p</i>	< <b>0,001</b>	0,34	0,35	< <b>0,001</b>
2+–3+	<i>Svetimi</i>	-0,74 $\pm$ 0,40	0,62 $\pm$ 0,59	-0,91 $\pm$ 0,14	-0,23 $\pm$ 0,55
	<i>Vietiniai</i>	-0,08 $\pm$ 0,72	0,15 $\pm$ 0,56	-0,89 $\pm$ 0,26	-0,32 $\pm$ 0,83
	<i>p</i>	< <b>0,03</b>	0,09	0,83	0,80

#### 4.1.2. Ešerių augimas

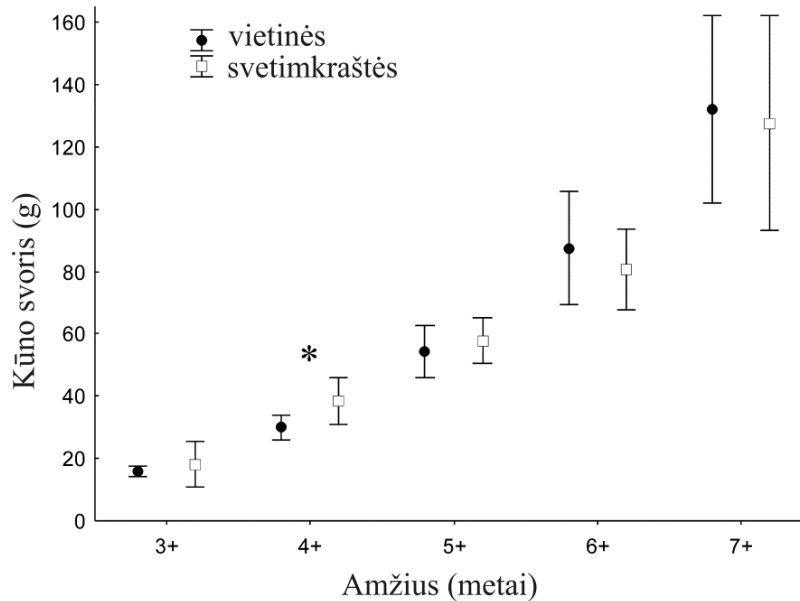
Siekiant patikrinti ar introdukuoti Ponto-Kaspijos aukštesnieji vėžiagyviai gali įtakoti žuvų augimą ežeruose buvo palygintas ešerių jauniklių dydis ežeruose su gausiomis svetimkraščių vėžiagyvių populiacijomis bei ežeruose be gausių minėtų vėžiagyvių populiacijų. Rezultatai parodė, kad to

paties augimo sezono pabaigoje 0+ ir 1+ amžiaus ešerių bendras kūno ilgis bei svoris Dusios bei Daugų ežeruose, kur svetimkraštės mizidės ir šoniplaukos sudarė reikšmingą jų maisto raciono dalį (4.1.1.1 paveikslas), nesiskyrė nuo kitų ežerų (paimti duomenys iš penkių ežerų, kur nėra svetimkraščių mizidžių bei šoniplaukų, o jei yra tai negausiai, ir todėl jų nebuvo ešerių dietoje). Ešerių dydžio pokyčiai priklausė tik nuo ežero efekto (4.1.2.1 lentelė).

**4.1.2.1 Lentelė.** Ponto-Kaspijos šoniplaukų bei mizidžių buvimo ešerių maisto racione (PO) bei ežero (EŽ), kaip atsitiktinio veiksnio, poveikis pirmų ir antrų metų ešerių ilgiui (IL) bei svoriui (SV) vegetacinio sezono pabaigoje (2004 m. spalio mėn. pabaiga). Reikšmingos tikimybės (mišraus modelio grupuota dispersinė analizė:  $p > 0,05$ ) paryškintos.

Matavimai	Veiksniai	Efektas		Paklaida		F	p
		df	MS	df	MS		
0+ IL	PO	1	1,360	7,05	0,962	1,41	0,273
	EŽ	7	0,971	71	0,277	3,50	<b>0,003</b>
0+ SV	PO	1	3,002	7,05	0,472	7,78	0,223
	EŽ	7	1,669	71	0,472	3,60	<b>0,002</b>
1+ IL	PO	1	0,771	7,02	2,576	0,30	0,601
	EŽ	7	2,639	59	0,174	15,15	<b>&lt;0,001</b>
1+ SV	PO	1	4,736	7,02	18,204	0,26	0,626
	EŽ	7	18,640	59	1,310	14,23	<b>&lt;0,001</b>

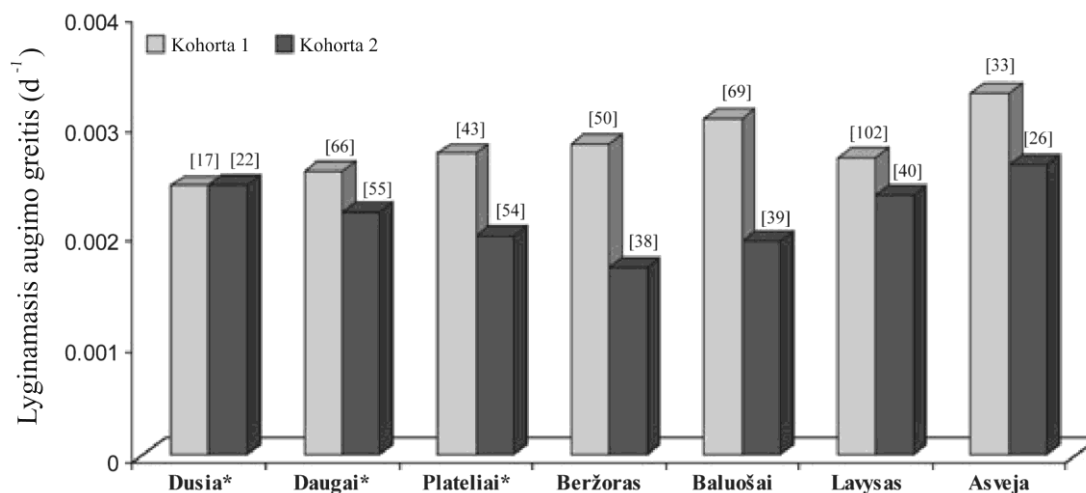
Lyginant didesnių ešerių augimą ežeruose su gausiomis svetimkraštėmis vėžiagyvių populiacijomis (Dusia, Metelys, Obelija bei Plateliai) bei ežeruose be gausių svetimkraščių vėžiagyvių populiacijų (Alnis, Asveja, Lakajai Baltieji, Baluošai, Baluošas, Dringis, Galvė, Luodis, Tauragnas, Ūkojas ir Zarasas) patikimai skyrėsi tik penktų metų amžiaus ešerių kūno svoris (4.1.3.2 pav.; vienfaktorinė dispersinė analizė logaritmuotiems ešerių svoriams (transformuota siekiant panaikinti koreliaciją tarp vidurkio ir dispersijos),  $F_{1,13} = 7,4$ ;  $p = 0,017$ ). Didesnių ešerių amžiaus grupėse šis skirtumas išnyko ( $p > 0,44$ ). Sunkiai tikėtina, kad šis skirtumas būtų susijęs su žvejybos poveikiu tirtuose ežeruose. Tyrimų laikotarpiu (2003–2008 m.) verslinė žvejyba buvo vykdoma tik Dusios, Metelio bei Tauragno ežeruose. Tuo tarpu tikėtina, kad rekreacinės žvejybos poveikis žuvų bendrijoms visuose ežeruose tyrimų laikotarpiu buvo vienodas.



**4.1.3.2 pav.** Ešerių (3+ iki 7+ amžiaus) kūno svoris (vidurkis  $\pm$  SD) ežeruose su (svetimkraštės, keturi ežerai) ir be (vietinės, 11 ežerų) gausiomis svetimkraščių šoniplaukų bei mizidžių populiacijomis ežerų litoralėje 2003–2008 metais. Patikimi skirtumai pažymėti žvaigždute (vienfaktorinė dispersinė analizė, kai ešerių svoris logaritmuotas:  $F_{1,13} = 7,4$ ;  $p = 0,017$ ).

Nustatytas patikimai didesnis penktų metų ešerių svoris ežeruose su gausiomis svetimkraščių vėžiagyvių populiacijomis iš dalies buvo nulemtas išskirtinai didelių to amžiaus ešerių Dusios ežere. Daugiamėčiai tyrimai taip pat parodė, kad penktų metų ešeriai Dusios ežere, kur yra labai gausios svetimkraščių šoniplaukų bei mizidžių populiacijos, buvo reikšmingai didesni lyginant su kitų ežerų šio mažiaus ešeriais. Rezultatai parodė, kad daugiametis penkiamečių ešerių svorio vidurkis ( $\pm$  SD) Dusios ežere buvo patikimai didesnis nei to paties ešerių amžiaus vidurkis likusiuose ežeruose, atitinkamai  $46,0 \pm 10,5$  ir  $31,2 \pm 5,1$  g ( $t$ -testas:  $n = 5,14$ ;  $t = 4,2$ ;  $p < 0,001$ ).

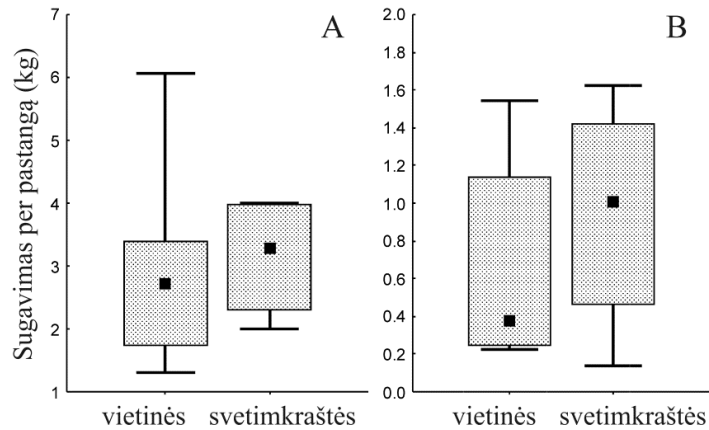
Trijų metų trukmės ešerių tyrimai (2004–2006 m.) leido palyginti ešerių jauniklių kohortų augimo greitį skirtinguose ežeruose (4.1.2.1 pav.). Ešerių kūno masės specifinio augimo greitis buvo nustatytas dviem kohortoms (pirma kohorta, ešeriai, gimę 2004 m.: 0+ iki 2+; antra kohorta, ešeriai, gimę 2003 m.: 1+ iki 3+). Rezultatai neparodė jokio patikimo introdukuotų vėžiagyvių poveikio ešerių augimui (4.1.2.1. paveikslas; dvifaktorinė dispersinė analizė: introdukuotų vėžiagyvių efektas:  $F_{1,10} = 1,1$ ;  $p = 0,33$ ; ešerių kohortos efektas:  $F_{1,10} = 13,6$ ;  $p = 0,004$ ).



**4.1.2.1 pav.** Dviejų ešerių kohortų (pirma: 0+–2+; antra: 1+–3+) vidutinis specifinis kūno masės augimo greitis ežeruose su gausiomis svetimkraščių Ponto-Kaspijos vėžiagyvių populiacijomis (pažymėti žvaigždute) ir ežeruose be šių vėžiagyvių 2004–2006 m. Ešerių naudotų analizei skaičius nurodytas laužtiniuose skliaustuose.

### 4.1.3. Žuvų išteklių vertinimas

Lietuvos žuvų monitoringo duomenys leido įvertinti ežerų priekrantėse besimaitinančių žuvų sugavimus (sugautų žuvų biomasė vienai gaudymo pastangai) ežeruose su gausiomis svetimkraščių šoniplaukų bei mizidžių populiacijomis ir ežeruose be gausių šių vėžiagyvių populiacijų. Žuvų sugavimai ežeruose su gausiomis svetimkraščių vėžiagyvių populiacijomis visumoje buvo didesni nei ežeruose be svetimkraščių vėžiagyvių, tačiau šis skirtumas buvo statistiškai nereikšmingas (4.1.3.1 pav.; Kruskalo-Voliso nepriklausomų imčių dispersinė analizė:  $p = 0,60$ ). Panašūs rezultatai gauti lyginant 3+–7+ amžiaus ešerių sugavimus tarp skirtingų ežerų grupių (4.1.3.1 pav.; Kruskalo-Voliso nepriklausomų imčių dispersinė analizė:  $p = 0,36$ ).



**4.1.3.1 pav.** Priekrantės žuvų (*Abramis brama*, *Alburnus alburnus*, *Blicca bjoerkna*, *Esox lucius*, *Gymnocephalus cernuus*, *Perca fluviatilis*, *Rutilus rutilus*, *Scardinius erythrophthalmus* ir *Tinca tinca*) (A) ir 3+–7+ amžiaus ešerių (B) sugavimai vienai gaudymo pastangai (40 m ilgio tinklu per parą, žuvų biomasė: mediana, kvartiliai ir verčių intervalas) ežeruose su (svetimkraštės, 4 ežerai) ir be (vietinės, 11 ežerų) svetimkraščių vėžiagyvių rūšimis bentoso bendrijoje.

## 4.2. Stabiliųjų izotopų analizė (SIA)

Atlikus SI analizę iš viso gauti 852 bestuburių genčių bei 321 žuvų rūšių vidutiniai  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių įvertinimai tirtuose ežeruose. Atskiruose ežeruose tyrimams surinktų bestuburių bei žuvų mėginių skaičius nors ir nedaug, tačiau skyrėsi. Surinkti makrobentosinių bestuburių bei žuvų mėginių kiekiai atskiruose ežeruose yra pateikti 1 priede, 1–6 lentelėse. Kaip ir buvo tikėtasi SIA parodė, kad išmatuotos tyrimų metu ežeruose sugautų gyvūnų vidutinės  $\delta^{13}\text{C}$  bei  $\delta^{15}\text{N}$  vertės skirtinguose ežeruose variavo tiek pavasario, tiek ir rudens sezonais (3 priedas, 1–16 pav.). Tyrimai parodė, kad žemiausiomis išmatuotomis  $\delta^{13}\text{C}$  vertėmis tirtuose ežeruose pasižymėjo reliktiniai, ežero profundalėje gyvenantys ir mintantys, vėžiagyviai (*M. relicta*). Žemas  $\delta^{13}\text{C}$  vertes taip pat turėjo filtruojančių dvigeldžių moliuskų gentys (*Anodonta* sp., *Dreissena* sp., *Unio* sp.). Išmatuotos gyvūnų vidutinės  $\delta^{15}\text{N}$  vertės kito nuo tipinių pirminių vartotojų (pilvakojų moliuskų, apsiuvų) iki viršūninių plėšrūnų (*E. lucius*, *P. fluviatilis*) (3 priedas, 1–16 pav.).

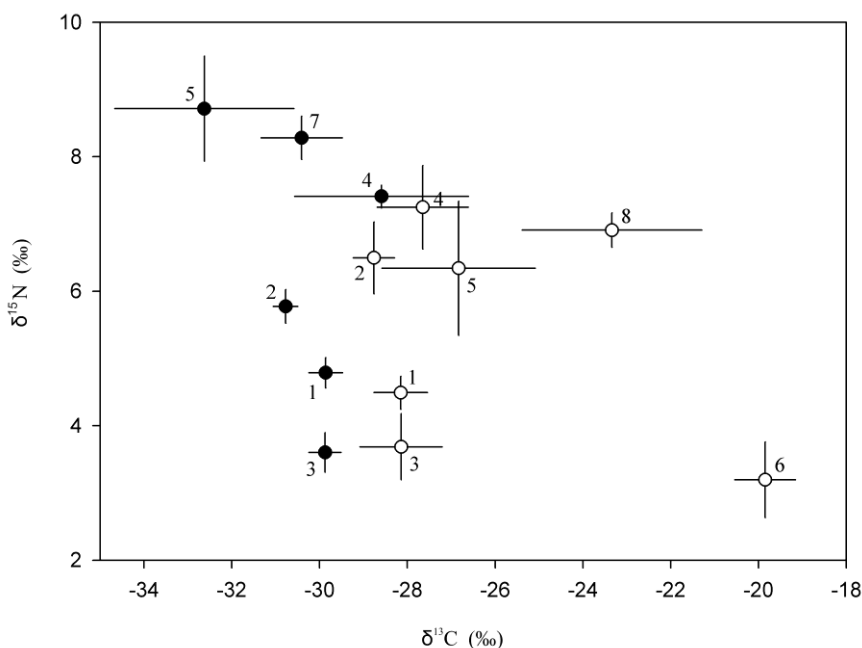
#### 4.2.1. Bestuburiai

Iš viso bestuburių SI analizei ežeruose buvo sugauti 55 genčių atstovai, priklausantys penkioms klasėms: Bivalvia (3 gentys), Gastropoda (4), Hirudinea (5), Malacostraca (12) ir Insecta (38) (1 priedo, 1–4 lentelės). Vertinant mitybos tinklo izotopinės erdvės parametrus yra labai svarbu į analizę įtraukti visus savo  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertėmis besiskiriančius bendrijos narius. Kadangi įvertinti visų ežere gyvenančių gyvūnų rūšių  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertes yra nerealu, dažnai vertinant bendrijos izotopinę nišą gyvūnai yra grupuojami į didesnes grupes. Tačiau iki šiol nėra aiškaus atsakymo, kaip smulkiai (iki kokio taksonominio rango) skirstyti bendrijoje gyvenančius bestuburius vertinant bendros bendrijos izotopinės nišos parametrus ežeruose. Vieni autoriai bestuburius gyvūnus apjungia iki klasės (Roth ir kt., 2006), būrio (Vander Zanden ir Rasmussen, 1999; Stenroth ir kt., 2006) ar šeimos taksonominio rango (Beaudoin ir kt., 1999), kiti iki genčių (Clarke ir kt., 2005) ar net rūšių taksonominio rango (Syväranta, 2011; Layman ir kt., 2007b). Siekiant išsiaiškinti ar yra patikimų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių skirtumų tarp skirtingų genčių, priklausančių tai pačiai bestuburių klasei/būriui buvo atlikta grupuota dispersinė analizė. Buvo tikrinama ar genties veiksnys patikimai įtakoja išmatuotų bestuburių  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių pasiskirstymą išskirtų grupių viduje. Analizuotos grupės pateiktos 4.2.1.1 lentelėje. Analizė parodė, kad visose išskirtose bestuburių grupėse genties veiksnys reikšmingai įtakojo išmatuotų bestuburių  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių pasiskirstymą grupės viduje (2 priedas, 1–4 lentelės). Kaip pavyzdį pateiksime apsiuvų būrio (Trichoptera) genčių išmatuotų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių pasiskirstymą tirtuose ežeruose (4.2.1.1 pav.). Kadangi genties veiksnys reikšmingai įtakoja bestuburių išmatuotų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių pasiskirstymą, tolimesnėse analizėse, siekiant neprarasti  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių įvairovės mitybos tinklo izotopinėje nišoje, bestuburiai buvo analizuojami genčių lygmenyje.

4.2.1.1 lentelė. Išskirtos gyvūnų klasės/būriai, kurių viduje vertinta genties veiksnio įtaka, išmatuotoms jų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių skirtumams grupės viduje.

Klasė/Būrys	Šeima	Gentis
<b>Bivalvia</b>	Unionidae	<i>Anodonta</i> sp., <i>Unio</i> sp.
	Dreissenidae	<i>Dreissena</i> sp.
<b>Gastropoda</b>	Viviparidae	<i>Viviparus</i> sp.
	Lymnaeidae	<i>Lymnaea</i> sp., <i>Radix</i> sp.
	Planorbidae	<i>Planorbarius</i> sp.
<b>Hirudinea</b>	Erpobdellidae	<i>Erpobdella</i> sp.
	Haemopidae	<i>Haemopsis</i> sp.
	Glossiphoniidae	<i>Alboglossiphonia</i> sp., <i>Glossiphonia</i> sp., <i>Placobdella</i> sp.
<b>Amphipoda</b>	Crangonyctidae	<i>Synurella</i> sp.
	Gammaridae	<i>Chaetogammarus</i> sp., <i>Gammarus</i> sp.
	Pallaseidae	<i>Pallasiola</i> sp.
	Pontogammaridae	<i>Pontogammarus</i> sp., <i>Obesogammarus</i> sp.
<b>Mysida</b>	Mysidae	<i>Limnomysis</i> sp., <i>Paramysis</i> sp., <i>Mysis</i> sp.
<b>Ephemeroptera</b>	Baetidae	<i>Centroptilum</i> sp., <i>Cleon</i> sp.
	Caenidae	<i>Caenis</i> sp.
	Ephemeridae	<i>Ephemera</i> sp.
	Heptageniidae	<i>Heptagenia</i> sp.
	Leptophlebiidae	<i>Leptophlebia</i> sp.
<b>Hemiptera</b>	Naucoridae	<i>Ilyocoris</i> sp.
	Nepidae	<i>Nepa</i> sp., <i>Ranatra</i> sp.
	Notonectidae	<i>Notonecta</i> sp.
<b>Odonata</b>	Aeshnidae	<i>Aeshna</i> sp., <i>Anax</i> sp., <i>Brachytron</i> sp., <i>Hemianax</i> sp.
	Coenagrionidae	<i>Erythromma</i> sp., <i>Enallagma</i> sp., <i>Ischnura</i> sp.
	Corduliidae	<i>Cordulia</i> sp., <i>Epitheca</i> sp., <i>Somatochlora</i> sp.
	Gomphidae	<i>Gomphus</i> sp., <i>Onychogomphus</i> sp.
	Lestidae	<i>Sympecma</i> sp.,
	Libellulidae	<i>Libellula</i> sp. <i>Orthetrum</i> sp.
	Platycnemidae	<i>Platycnemis</i> sp.
<b>Trichoptera</b>	Goeridae	<i>Goera</i> sp.
	Leptoceridae	<i>Leptocerus</i> sp.
	Limnephilidae	<i>Anabolia</i> sp., <i>Halesus</i> sp., <i>Limnophilus</i> sp.
	Molannidae	<i>Molanna</i> sp.
	Phryganeidae	<i>Agrypnia</i> sp., <i>Phryganea</i> sp.





**4.2.1.1 pav.** Išmatuotų apsiuvų (Trichoptera) genčių vidutinių  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių ( $\pm$  SE) pasiskirstymas pavasario (pilni apskritimai) bei rudens (tušti apskritimai) sezonais tirtuose ežeruose. Apsiuvų gentys: *Anabolia* sp. (1), *Limnephilus* sp. (2), *Halesus* sp. (3), *Mollana* sp. (4), *Phryganea* sp. (5), *Goera* sp. (6), *Agrypnia* sp. (7), *Leptocerus* sp. (8). Genties veiksnys reikšmingai įtakoja apsiuvų vidutinių SI verčių apsiskirstymą ežeruose (grupuota dispersinė analizė, genties veiksnys grupotas ežero veiksnyje; pavasaris:  $F_{29,112} = 3,24$ ;  $p < 0,001$ ; ruduo:  $F_{17,45} = 12,93$ ;  $p < 0,001$ ).

Vertinant mitybos tinklo izotopinės erdvės parametrus taip pat svarbu žinoti, kaip sezonas įtakoja bendrijos narių išmatuotas  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertes. Siekiant įvertinti bestuburių  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių variaciją vegetacinio sezono metu, bestuburių mėginiai buvo rinkti pavasario (gegužės mėn.) bei rudens (rugpjūčio–rugsėjo mėn.) sezonais. Surinkti bestuburių mėginiai priklausomai nuo jų mitybos buvo sugrupuoti į keletą funkcinių grupių (Kummins, 1979; Mandville, 2002):

- filtratoriai (angl. *collector filterer*) – dvigeldžių moliuskų (*Unio* sp., *Anodonta* sp., *Dreissena* sp.) gentys;
- rinkėjai (angl. *collector gatherer*) – lygiakojų vėžiagyvių (*Asellus* sp.), lašalų (*Caenis* sp., *Cleon* sp., *Ephemera* sp.), šoniplaukų (*Chaetogammarus* sp., *Gammarus* sp., *Pallasiola* sp.) gentys;
- gremžėjai (angl. *scraper*) – pilvakojų moliuskų (*Lymanaea* sp., *Radix* sp., *Planorbarius* sp., *Viviparus* sp.) ir apsiuvų (*Mollana* sp.) gentys;

- trynėjai (angl. *shredder*) – apsiuvų (*Agrypnia* sp., *Anabolia* sp., *Halesus* sp., *Limnephilus* sp., *Phryganea* sp.) gentys;
- visaėdžiai (angl. *omnivorous*) – mizidžių (*Paramysis* sp., *Limnomysis* sp., *Mysis* sp.), vėžių (*Orconectes* sp., *Astacus* sp.) ir šoniplaukų (*Pontogammarus* sp.) gentys.
- plėšrūnai (angl. *predator*) – laumžirgių (*Aeshna* sp., *Anax* sp., *Brachytron* sp., *Cordulia* sp., *Enallagma* sp., *Epitheca* sp., *Erythroma* sp., *Gomphus* sp., *Ischnura* sp., *Libellula* sp., *Onychogomphus* sp., *Orthetrum* sp., *Platycnemis* sp., *Samatochlora* sp.), dėlių (*Erpobdella* sp., *Glossiphonia* sp., *Haemopsis* sp., *Placobdella* sp.), vandens blakių (*Ilyocoris* sp., *Nepa* sp., *Notonecta* sp., *Ranatra* sp.), kabasparnių (*Sialis* sp.) gentys.

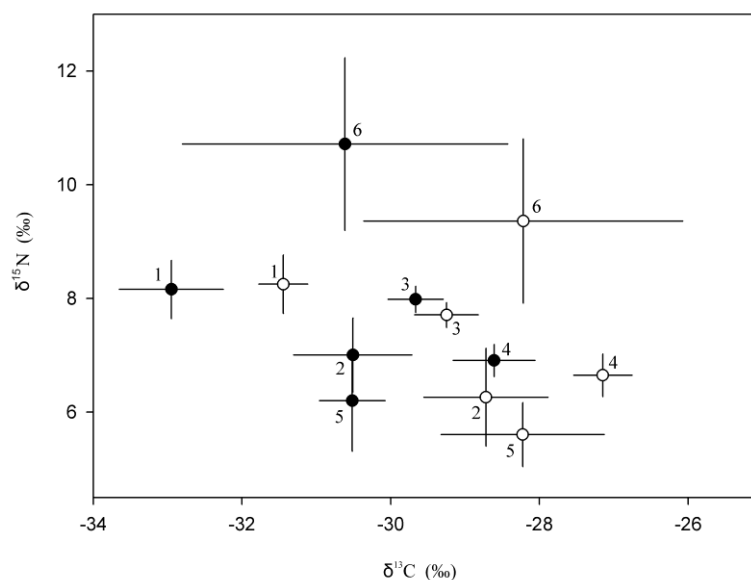
Siekiant išsiaiškinti, ar yra patikimų išmatuotų bestuburių  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių skirtumų pavasario bei rudens sezonais, buvo atlikta grupuota dispersinė analizė (naudoti ežero, sezono ir genties veiksniai, sezono veiksnys buvo grupuotas genties veiksnys). Buvo tikrinama ar sezono veiksnys patikimai įtakoja išmatuotų bestuburių genčių vidutinių SI verčių pasiskirstymą išskirtų grupių viduje. Analizuotos grupės pateiktos 4.2.1.1 lentelėje. Rezultatai parodė, kad bestuburių išmatuotų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių vidurkiai reikšmingai skyrėsi pavasario bei rudens sezonais (4.2.1.2 ir 4.2.1.3 lentelės, 4.2.1.2 pav.). Atskirų bestuburių funkcinių grupių statistinė analizė pateikta 2 priede, 5–6 lentelėse. Kadangi, sezono veiksnys reikšmingai įtakojo bestuburių išmatuotų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių pasiskirstymą, tolimesnėse analizėse, skirtingais sezonais sugauti bestuburiai buvo analizuoti atskirai. Vertinant svetimkraščių vėžiagyvių poveikį ežero mitybos tinklo izotopinės erdvės parametrams sezonas buvo įtrauktas kaip kategorinis veiksnys.

**4.2.1.2 lentelė.** Išmatuotos bestuburių funkcinų grupių  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių vidutinės žymės tirtuose ežeruose pavasario bei rudens sezonais, 2009–2012 m.: funkcinė grupė, genčių skaičius priskirtas funkcinei grupei (n), išmatuotas  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių vidurkis ežeruose ( $\pm$  SE), bei jų sezoniniai  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių skirtumai. Žvaigždute pažymėti statistiškai patikimi skirtumai (grupuota dispersinė analizė,  $p < 0,05$ ).

Grupė	n	Pavasaris		Ruduo		Skirtumas (%)	
		$\delta^{13}\text{C} \pm \text{SE}$	$\delta^{15}\text{N} \pm \text{SE}$	$\delta^{13}\text{C} \pm \text{SE}$	$\delta^{15}\text{N} \pm \text{SE}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Filtruotojai	3	$-33,0 \pm 0,7$	$8,2 \pm 0,5$	$-31,4 \pm 0,3$	$8,2 \pm 0,5$	-1,5*	-0,1
Gremžėjai	5	$-28,6 \pm 0,6$	$6,9 \pm 0,3$	$-27,1 \pm 0,4$	$6,6 \pm 0,4$	-1,5*	0,3
Plėšrūnai	23	$-29,7 \pm 0,4$	$8,0 \pm 0,2$	$-29,2 \pm 0,4$	$7,7 \pm 0,2$	-0,4*	0,3*
Rinkėjai	7	$-30,5 \pm 0,8$	$7,0 \pm 0,6$	$-28,7 \pm 0,8$	$6,3 \pm 0,9$	-1,8*	0,7*
Trynėjai	5	$-30,5 \pm 0,4$	$6,2 \pm 0,9$	$-28,2 \pm 1,1$	$5,6 \pm 0,6$	-2,3*	0,6
Visaėdžiai	4	$-30,6 \pm 2,2$	$10,7 \pm 1,5$	$-28,2 \pm 2,1$	$9,4 \pm 1,4$	-2,4*	1,4*
Bendrai	50	$-30,0 \pm 0,3$	$7,8 \pm 0,2$	$-28,8 \pm 0,4$	$7,3 \pm 0,2$	-1,2*	0,5*

**4.2.1.3 lentelė.** Sezono veiksnio įtaka išmatuotoms bestuburių  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vėrtėms tirtuose ežeruose. Grupuota dispersinė analizė, naudoti veiksniai: ežero (*Ežeras*), sezono (*Sezonas*), bestuburių genties (*Gentis*), sezono veiksnys grupuotas genties veiksnyje.

Veiksnys	SS	df	MS	F	p
$\delta^{13}\text{C}$					
<i>Ežeras</i>	331,60	15	22,11	25,06	0,000
<i>Sezonas (Gentis)</i>	104,36	3	34,79	39,43	0,000
<i>Gentis</i>	18,56	2	9,28	10,52	0,000
Paklaida	32,64	37	0,88		
$\delta^{15}\text{N}$					
<i>Ežeras</i>	1238,69	15	82,58	54,38	0,000
<i>Sezonas (Gentis)</i>	203,14	50	4,06	2,68	0,000
<i>Gentis</i>	1590,17	49	32,45	21,37	0,000
Paklaida	1035,70	682	1,52		



**4.2.1.2 pav.** Išmatuotų bestuburių grupių vidutinių  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių ( $\pm$  SE) pasiskirstymas pavasario (pilni apskritimai) bei rudens (tušti apskritimai) sezonais tirtuose ežeruose. Bestuburių grupės: filtruotojai (1), rinkėjai (2), plėšrūnai (3), gremžėjai (4), trynėjai (5), visaėdžiai (6).

#### 4.2.2. Žuvys

Iš viso stabilųjų izotopų analizei ežeruose buvo sugautos 11 rūšių žuvys, priklausančios penkioms šeimoms: Cyprinidae (6), Cobitidae (1), Esocidae (1), Gadidae (1), Percidae (2), (1 priedas, 5–6 lentelės). Dauguma autorių vertinant ežero mitybos tinklo izotopinės erdvės parametrų pokyčius žuvis analizuoja rūšių lygmenyje (Grey ir kt., 2002; Clarke ir kt., 2005; Harrod ir Grey 2006; Winemiller ir kt., 2007). Tačiau daug neaiškumų kyla, kaip vertinti žuvų rūšis, kurios savo ontogenezės metu reikšmingai keičia mitybą. Yra žinoma, kad kai kurios žuvys, pavyzdžiui ešeris, savo ontogenezės metu gali reikšmingai keisti mitybos racioną, dėl ko keičiasi ir jų išmatuotos  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės (Syväranta ir Jones 2008). Todėl tos pačios rūšies, tačiau skirtingo dydžio žuvys, atitinkamai gali užimti skirtingą vietą mitybos tinkle. Dėl šios priežasties, šiame darbe buvo tikrinama, ar sugautų žuvų kūno ilgis neįtakoja išmatuotų jų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių. Buvo tikrinamos tik tos žuvų rūšys, kurių vidutinių kūno ilgių variacija tarp atskirų mėginių iš vieno ežero sudarė nemažiau kaip 15 cm. Atlikta SIA parodė, kad kai kurių žuvų išmatuotos  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės patikimai koreliavo su jų kūno ilgiu (4.2.2.1 lentelė). Todėl siekiant neprarasti dalies  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  variacijos mitybos tinkle *A. brama*, *E. lucius*, *P. fluviatilis* ir *T. tinca* žuvų rūšių skirtingos ilgio grupės tolimesnėse analizėse vertintos atskirai. Išskirtos minėtų žuvų rūšių ilgio grupės pateiktos 1 priedo, 5–6 lentelėje.

**4.2.2.1 lentelė.** Skirtinguose ežeruose išmatuotos priklausomybės tarp žuvų kūno ilgio bei jų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių. Statistiškai patikimos priklausomybės (Pirsono koreliacija,  $p < 0,05$ ) paryškintos.

Rūšis/Ežeras	N	$\Delta\text{TL}$ (mm)	TL vs $\delta^{13}\text{C}$	TL vs $\delta^{15}\text{N}$
<b><i>Abramis brama</i></b>				
Antaliepte ruduo	16	98–410	<b><math>r = -0,82; p &lt; 0,001</math></b>	<b><math>r = -0,67; p &lt; 0,005</math></b>
Daugai ruduo	14	208–507	<b><math>r = 0,61; p &lt; 0,03</math></b>	<b><math>r = -0,68; p &lt; 0,009</math></b>
<b><i>Perca fluviatilis</i></b>				
Daugai ruduo	25	74–360	$r = 0,21; p = 0,3$	<b><math>r = 0,73; p &lt; 0,001</math></b>
Drūkšiai pavasaris	19	133–465	$r = 0,10; p = 0,7$	<b><math>r = 0,95; p &lt; 0,001</math></b>
Drūkšiai ruduo	17	90–376	$r = 0,13; p = 0,63$	<b><math>r = 0,71; p &lt; 0,001</math></b>
Lūšiai ruduo	15	55–364	$r = 0,11; p = 0,7$	<b><math>r = 0,93; p &lt; 0,001</math></b>
Aisetas ruduo	11	80–352	$r = 0,22; p = 0,51$	<b><math>r = 0,65; p &lt; 0,03</math></b>
<b><i>Rutilus rutilus</i></b>				
Drūkšiai ruduo	11	141–362	$r = -0,50; p = 0,12$	$r = 0,51; p = 0,11$
Lūšiai ruduo	9	125–295	$r = -0,11; p = 0,78$	$r = 0,05; p = 0,88$
<b><i>Esox lucius</i></b>				
Metelys ruduo	10	162–532	$r = 0,49; p = 0,15$	<b><math>r = 0,87; p &lt; 0,001</math></b>
Žeimenys ruduo	9	270–580	$r = -0,17; p = 0,66$	<b><math>r = 0,73; p &lt; 0,03</math></b>
Luodis ruduo	8	157–610	$r = 0,44; p = 0,28$	<b><math>r = 0,82; p &lt; 0,02</math></b>
Luokesai ruduo	7	220–492	$r = -0,53; p = 0,23$	<b><math>r = 0,84; p &lt; 0,02</math></b>
<b><i>Tinca tinca</i></b>				
Drūkšiai pavasaris	12	95–487	<b><math>r = 0,48; p &lt; 0,11</math></b>	<b><math>r = 0,74; p &lt; 0,007</math></b>

SIA taip pat leido įvertinti sezono įtaką išmatuotoms žuvų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertėms ežeruose. Siekiant įvertinti žuvų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių variaciją vegetacinio sezono metu žuvų mėginiai buvo rinkti pavasario (gegužės mėn.) bei rudens (rugpjūčio–rugsėjo mėn.) sezonais. Vėliau surinkti žuvų mėginiai pagal vyraujančią žuvų mitybą (Kublickas, 1959) buvo sugrupuoti į funkcines grupes:

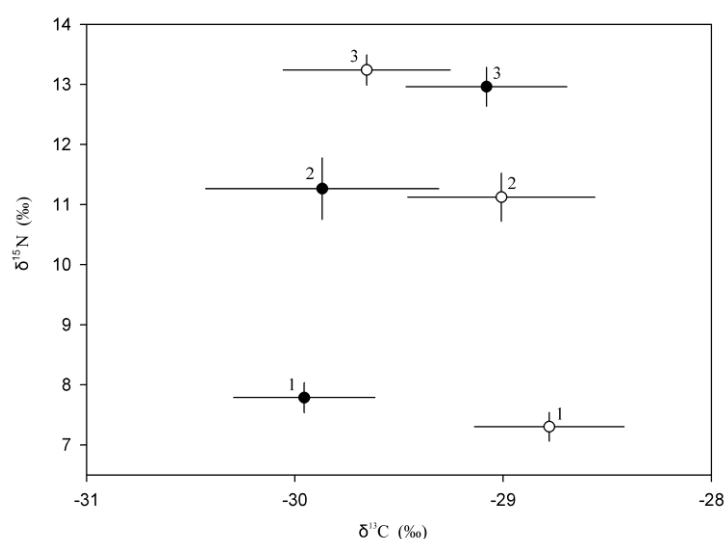
- bentofagai (*A. brama*, *R. rutilus*, *P. fluviatilis* (TL < 17 cm), *B. bjoerkna*, *T. tinca*, *G. cernua*, *S. erythrophthalmus*, *C. taenia*, *L. lota* (TL < 25 cm);
- ichtiofagai (*P. fluviatilis* (TL > 17 cm), *E. lucius*).

Siekiant išsiaiškinti, ar yra patikimų išmatuotų žuvų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių skirtumų pavasario bei rudens sezonais buvo atlikta grupuota dispersinė analizė. SIA parodė, kad bentofagių žuvų  $\delta^{13}\text{C}$  vertės reikšmingai pasikeičia per tris mėnesius (birželį–rugpjūtį), tačiau  $\delta^{15}\text{N}$  vertės lieka nepasikeitę (4.2.2.2 lentelė, 4.2.2.1 pav.). Tuo tarpu ichtiofagių žuvų sezonu metu reikšmingai keičiasi tik  $\delta^{15}\text{N}$  vertės, o  $\delta^{13}\text{C}$  vertės lieka nepasikeitę (4.2.2.2 lentelė, 4.2.2.1

pav.). vertinant sezono veiksnio įtaką išmatuotoms žuvų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertėms *A. brama*, *E. lucius*, *P. fluviatilis* ir *T. tinca* žuvų rūšių skirtingos ilgio grupės analizuotos atskirai.

**4.2.2.2 lentelė.** Sezono veiksnio įtaka išmatuotoms žuvų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  tirtuose ežeruose. Grupuota dispersinė analizė, naudoti veiksniai: ežero (*Ežeras*), sezono (*Sezonas*), bestuburių genties (*Rūšis*), sezono veiksnys grupuotas rūšies veiksnyje.

Veiksnyss	SS	df	MS	F	p
$\delta^{13}\text{C}$					
<b>Bentofagai</b>					
<i>Ežeras</i>	1850,9	4	462,7	456,5	< 0,001
<i>Sezonas (Rūšis)</i>	24,0	9	2,7	2,6	= 0,006
<i>Rūšis</i>	380,4	8	47,5	46,9	< 0,001
Paklaida	272,6	269	1,0		
<b>Ichthiofagai</b>					
<i>Ežeras</i>	644,22	4	161,05	277,2	< 0,001
<i>Sezonas (Rūšis)</i>	2,84	4	0,71	1,2	= 0,306
<i>Rūšis</i>	2,12	3	0,71	1,2	= 0,306
Paklaida	64,49	111	0,58		
$\delta^{15}\text{N}$					
<b>Bentofagai</b>					
<i>Ežeras</i>	290,91	4	72,73	92,60	< 0,001
<i>Sezonas (Rūšis)</i>	13,04	9	1,45	1,84	= 0,061
<i>Rūšis</i>	291,27	8	36,41	46,36	< 0,001
Paklaida	211,27	269	0,79		
<b>Ichthiofagai</b>					
<i>Ežeras</i>	84,69	4	21,17	41,63	< 0,001
<i>Sezonas (Rūšis)</i>	7,89	4	1,97	3,88	= 0,006
<i>Rūšis</i>	24,02	3	8,01	15,74	< 0,001
Paklaida	56,45	111	0,51		



**4.2.2.1 pav.** Išmatuotų žuvų bei bestuburių vidutinių  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių ( $\pm$  SE) pasiskirstymas pavasario (pilni apskritimai) bei rudens (tušti apskritimai) sezonais tirtuose ežeruose. Gyvūnų grupės: dugno bestuburiai (1), bentofagės žuvis (2), ichtiofagės žuvis (3).

Kadangi, sezono veiksnys reikšmingai įtakojo žuvų išmatuotų  $\delta^{13}\text{C}$  ar  $\delta^{15}\text{N}$  verčių pasiskirstymą, tolimesnėse analizėse skirtingais sezonais sugautos žuvys analizuotos atskirai. Vertinant svetimkraščių vėžiagyvių poveikį žuvų bendrijos mitybos tinklo izotopinės erdvės parametrams ežeruose sezonas buvo įtrauktas kaip kategorinis veiksnys.

#### 4.2.3. Apibendrinimas

Atlikta bestuburių SI analizė parodė, kad genties veiksnys patikimai įtakoja išmatuotų bestuburių  $\delta^{13}\text{C}$  ar  $\delta^{15}\text{N}$  verčių pasiskirstymą išskirtų aukštesnių taksonominių grupių viduje. Todėl vertinant bestuburių bendrijų izotopinės nišos parametrus nederėtų suvidurkinti skirtingų bestuburių genčių išmatuotas  $\delta^{13}\text{C}$  ar  $\delta^{15}\text{N}$  vertes. Analizė taip pat parodė, kad *A. brama*, *E. lucius*, *P. fluviatilis* ir *T. tinca* žuvų išmatuotos  $\delta^{13}\text{C}$  ar  $\delta^{15}\text{N}$  vertės priklauso nuo jų kūno ilgio. Tad vertinant įvairių veiksnių poveikį išmatuotoms žuvų  $\delta^{13}\text{C}$  ar  $\delta^{15}\text{N}$  vertėms bei skaičiuojant žuvų bendrijos izotopinės nišos parametrus ežeruose minėtos žuvų rūšys buvo suskirstytos į kelias ilgio grupes. Apibendrinus atliktos gyvūnų SI analizės rezultatus galima teigti, kad daugumos ežere išskirtų makrobentosinių bestuburių bei žuvų funkcinų grupių išmatuotos  $\delta^{13}\text{C}$  ar  $\delta^{15}\text{N}$  vertės reikšmingai skyrėsi pavasario bei rudens sezonais. Todėl pavasario bei rudens sezonais surinkti gyvūnų mėginiai analizuoti atskirai. Verta pažymėti, kad kylant mitybos grandine aukštyn minėti sezono skirtumai silpnėja (4.2.2.1 pav.). Jei bestuburių tarpe yra patikimi tiek  $\delta^{13}\text{C}$ , tiek ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių skirtumai, tai bentofagių žuvų skiriasi tik  $\delta^{13}\text{C}$  vertės sezono eigoje. Tuo tarpu viršūninių plėšrūnų (ichtiofagių žuvų) išmatuotos vidutinės  $\delta^{13}\text{C}$  vertės reikšmingai sezono eigoje nekinta.

#### 4.3. Svetimkraščių vėžiagyvių vieta ežero mitybos tinkle

Siekiant įvertinti svetimkraščių vėžiagyvių poveikį mitybos tinklams pirmiausiai reikia nustatyti jų užimamą vietą ežero mitybos tinkle. Kadangi

skirtinguose ežeruose išmatuotos tų pačių gyvūnų  $\delta^{13}\text{C}$  ar  $\delta^{15}\text{N}$  vertės skyrėsi, vėžiagyvių vieta mitybos tinkle buvo nustatyta įvertinant jų mitybinio lygmens bei litoralinės organikos dalies mityboje indeksus. Pagal išmatuotas bestuburių SI vertes atskiruose ežeruose buvo įvertintas atskirų vėžiagyvių rūšių užimamas mitybinis lygmuo ežero mitybinėse grandinėse bei litoralėje susiformavusios organikos dalis jų mityboje. Smulkiau šių indeksų skaičiavimas aprašomas skyriuje 2.4.1. *Svetimkraščių vėžiagyvių vieta ežero mitybos tinkle*. Per visą tyrimo laikotarpį (2009–2012 m.) buvo sugauta 12 aukštesniųjų vėžiagyvių rūšių, kurių pusę sudarė vietinės, o kitą pusę – svetimkraštės rūšys (4.3.1 lentelė). Kadangi daugumos bestuburių funkcinių grupių išmatuotos  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės patikimai skyrėsi pavasario bei rudens sezonais, vėžiagyvių ML ir LO indeksai buvo atskirai įvertinti pavasario bei rudens sezonais (4.3.1 lentelė, 4.3.1 pav.).

Analizė parodė, kad vėžiagyvių užimamas mitybinis lygmuo patikimai variavo tarp skirtingų rūšių tiek pavasario tiek ir rudens sezonais (vienfaktorinė dispersinė analizė: pavasaris –  $F_{10,55} = 25,1$ ;  $p < 0,001$ ; ruduo –  $F_{10,61} = 16,9$ ;  $p < 0,001$ ) (4.3.1.1. lentelė). Litoralėje susiformavusios organikos dalis vėžiagyvių mityboje taip pat reikšmingai variavo skirtingose rūšyse (vienfaktorinė dispersinė analizė: pavasaris –  $F_{10,55} = 30,2$ ;  $p < 0,0001$ ; ruduo –  $F_{10,61} = 10,1$ ;  $p < 0,001$ ) (4.3.1.2. lentelė). Išmatuoti ML bei LO skirtumai tarp vėžiagyvių rūšių aptariami žemiau.

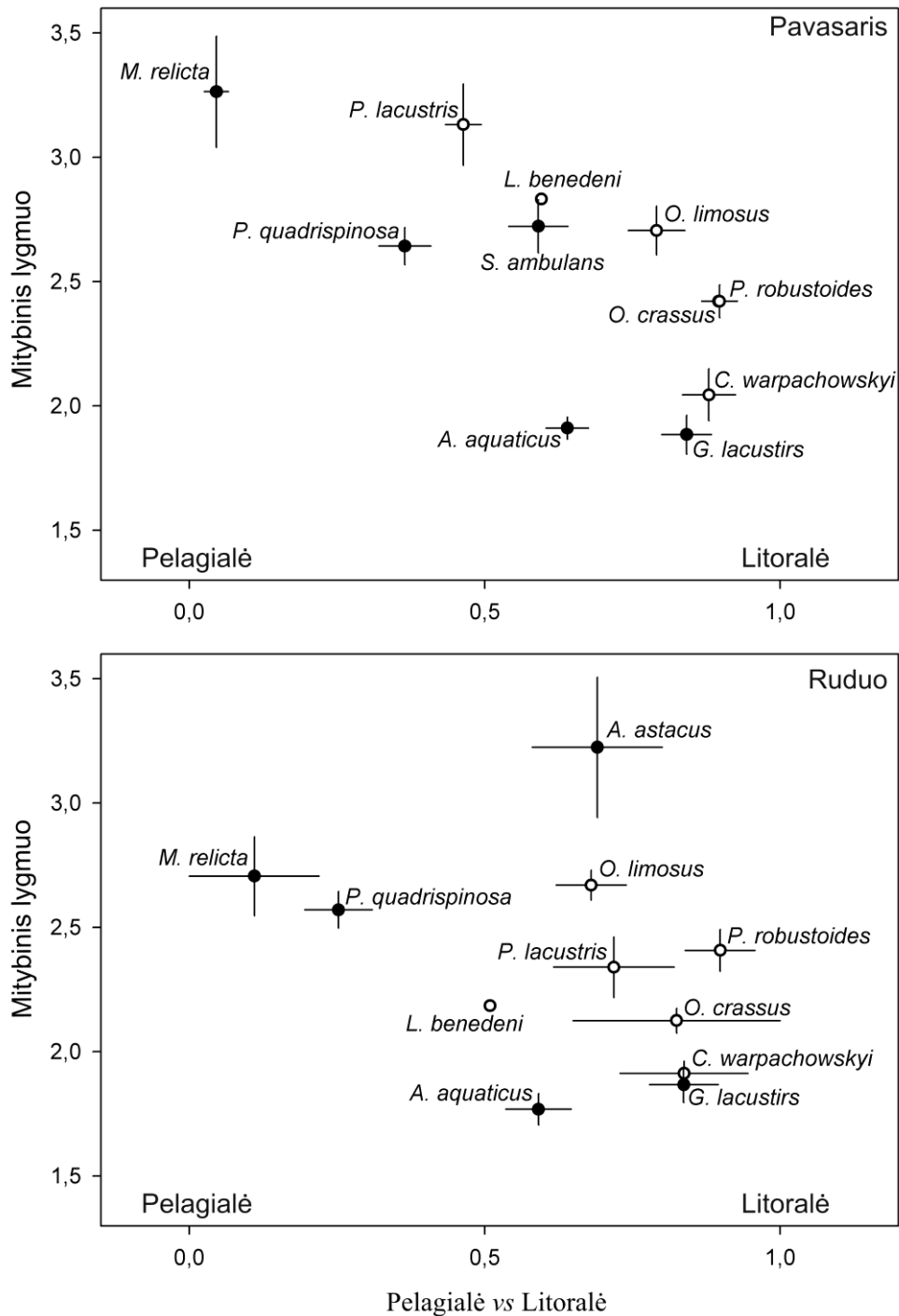
#### 4.3.1. Mizidės

SIA parodė, kad svetimkraštės mizidės ežeruose priklausomai nuo sezono priklausė pirminiams arba antriniais vartotojams, t. y., užėmė antrą arba trečią mitybinį lygmenį (4.3.1 lentelė, 4.3.1 pav.). Nustatytas *P. lacustris* užimamas mitybinis lygmuo ežeruose patikimai skyrėsi pavasario bei rudens sezonais ( $t$ -testas:  $df = 9$ ;  $t = 4,12$ ;  $p < 0,003$ ).



**4.3.1 lentelė.** Lietuvos ežeruose sutinkamų aukštesniųjų vėžiagyvių užimamas vidutinis ( $\pm$  SE) mitybinis lygmuo ežero mitybinėse grandinėse (ML) bei litoralėje susiformavusios organikos dalis jų mityboje (LO) pagal 2009–2012 m. tyrimus. N žymi ežerų, kuriuose sugauta rūšis, skaičių. Reikšmingi indeksų vidurkių skirtumai tarp sezonų ( $t$ -testas,  $p < 0,05$ ) paryškinti. Kur nenurodytos standartinės paklaidos ten buvo atliktas tik vienas matavimas.

Būriai/Rūšys	Pavasaris			Ruduo			Sezono skirtumai	
	N	LO $\pm$ SE	ML $\pm$ SE	N	LO $\pm$ SE	ML $\pm$ SE	LO	ML
<b>AMPHIPODA</b>								
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i>	5	0,88 $\pm$ 0,1	2,0 $\pm$ 0,1	5	0,84 $\pm$ 0,2	1,9 $\pm$ 0,1	p = 0,73	p = 0,29
<i>Gammarus lacustris</i>	10	0,84 $\pm$ 0,1	1,9 $\pm$ 0,1	11	0,84 $\pm$ 0,2	1,9 $\pm$ 0,1	p = 0,95	p = 0,87
<i>Obesogammarus crassus</i>	1	0,90	2,4	2	0,82 $\pm$ 0,2	2,1 $\pm$ 0,1	–	–
<i>Pallasiola quadrispinosa</i>	10	0,36 $\pm$ 0,1	2,6 $\pm$ 0,1	9	0,25 $\pm$ 0,2	2,6 $\pm$ 0,1	p = 0,13	p = 0,51
<i>Pontogammarus robustoides</i>	7	0,88 $\pm$ 0,1	2,4 $\pm$ 0,1	8	0,90 $\pm$ 0,2	2,4 $\pm$ 0,1	p = 0,99	p = 0,90
<i>Synurella ambulans</i>	2	0,59 $\pm$ 0,1	2,7 $\pm$ 0,1	–	–	–	–	–
<b>DECAPODA</b>								
<i>Astacus astacus</i>	–	–	–	3	0,69 $\pm$ 0,2	3,2 $\pm$ 0,3	–	–
<i>Orconectes limosus</i>	5	0,79 $\pm$ 0,1	2,7 $\pm$ 0,1	8	0,68 $\pm$ 0,2	2,7 $\pm$ 0,1	p = 0,22	p = 0,75
<b>ISOPODA</b>								
<i>Aasellus aquaticus</i>	16	0,64 $\pm$ 0,1	1,9 $\pm$ 0,1	15	0,59 $\pm$ 0,2	1,8 $\pm$ 0,1	p = 0,47	p = 0,08
<b>MYSIDA</b>								
<i>Limnomysis benedeni</i>	1	0,60	2,8	1	0,51	2,2	–	–
<i>Mysis relicta</i>	5	0,05 $\pm$ 0,0	3,3 $\pm$ 0,2	5	0,11 $\pm$ 0,2	2,7 $\pm$ 0,2	p = 0,58	p = 0,08
<i>Paramysis lacustris</i>	6	0,46 $\pm$ 0,1	3,1 $\pm$ 0,2	5	0,72 $\pm$ 0,2	2,3 $\pm$ 0,1	<b>p &lt; 0,03</b>	<b>p &lt; 0,003</b>



**4.3.1 pav.** Lietuvos ežeruose sutinkamų aukštesniųjų svetimkraščių (tušti apskritimai) bei vietinių (pilni apskritimai) vėžiagyvių užimamo mitybinio lygmens bei litoralėje susiformavusios organikos dalies jų mityboje vidurkiai ( $\pm$  SE) tirtuose ežeruose 2009–2012 m. pavasario bei rudens sezonais.

Pavasariį nustatytos *P. lacustris* ML vertės persidengė tik su vietine *M. relictta* mizide, *S. ambulans* šoniplauka bei svetimkraščiu *O. limosus* vėžiu (4.3.1.1 lentelė), tuo tarpu rudenį išmatuotos *P. lacustris* ML vertės persidengė su daugelio vėžiagyvių išmatuotomis ML vertėmis ir skyrėsi tik nuo

*A. astacus*, *G. lacustris* bei *A. aquaticus* vėžiagyvių (4.3.1.1 lentelė). Užimamo mitybos lygmens sezoniniai skirtumai taip pat stebėti ir pas kitą svetimkraštę mizidę *L. benedeni* (*t*-testas: *df* = 4; *t* = 9,76; *p* < 0,001). Apskaičiuotas *L. benedeni* užimamas mitybinis lygmuo Daugų ežere pavasarį siekė 2,8, tuo tarpu rudens metu jis siekė tik 2,2 (4.3.1. lentelė, 4.3.1. pav.). Svetimkraštė *L. benedeni* mizidė tiek pavasario tiek ir rudens sezonu užėmė žemesnę vietą Daugų ežero mitybinėje grandinėje lyginant su invazine *P. lacustris* mizide (*t*-testas: pavasaris – *df* = 5; *t* = 7,61; *p* < 0,001; ruduo – *df* = 4; *t* = 4,14; *p* = 0,014) (4.3.1 pav.).

**4.3.1.1 lentelė.** Lietuvos ežeruose sutinkamų aukštesniųjų vėžiagyvių užimamo mitybinio lygmens (ML) vidurkis ( $\pm$  SD) ežero mitybinėse grandinėse. ML reikšmės reikšmingai besiskiriančios (vienfaktorinė dispersinė analizė, Tjukio ganėtinai statistiškai reikšmingo skirtumo kriterijus, *p* < 0,05) tarp skirtingų vėžiagyvių rūšių, išskirtos skirtingomis raidėmis.

Rūšis	ML	skirtumai
<b>Pavasaris</b>		
<i>Mysis relicta</i>	3,3 $\pm$ 0,2	a
<i>Paramysis lacustris</i>	3,1 $\pm$ 0,4	a, b
<i>Synurella ambulans</i>	2,7 $\pm$ 0,2	a, b, c
<i>Orconectes limosus</i>	2,7 $\pm$ 0,2	b, c
<i>Pallasiola quadrispinosa</i>	2,6 $\pm$ 0,2	c
<i>Pontogammarus robustoides</i>	2,4 $\pm$ 0,2	c
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i>	2,0 $\pm$ 0,2	d
<i>Asellus aquaticus</i>	1,9 $\pm$ 0,2	d
<i>Gammarus lacustris</i>	1,9 $\pm$ 0,2	d
<b>Ruduo</b>		
<i>Astacus astacus</i>	3,2 $\pm$ 0,5	a
<i>Mysis relicta</i>	2,7 $\pm$ 0,4	a, b
<i>Orconectes limosus</i>	2,7 $\pm$ 0,1	a, b
<i>Pallasiola quadrispinosa</i>	2,6 $\pm$ 0,2	b
<i>Pontogammarus robustoides</i>	2,4 $\pm$ 0,2	b
<i>Paramysis lacustris</i>	2,3 $\pm$ 0,3	b, c
<i>Obesogammarus crassus</i>	2,1 $\pm$ 0,1	b, c, d
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i>	1,9 $\pm$ 0,1	c, d
<i>Gammarus lacustris</i>	1,9 $\pm$ 0,2	d
<i>Asellus aquaticus</i>	1,8 $\pm$ 0,2	d

Tyrimai parodė, kad litoralėje susiformavusi organika sudarė nuo 46 % iki 72 % svetimkraščių mizidžių mitybos (4.3.1 lentelė, 4.3.1 pav.). Nustatyta litoralėje susiformavusios organikos dalis *P. lacustris* mityboje reikšmingai skyrėsi pavasario bei rudens sezonais (*t*-testas: *df* = 9; *t* = 2,60; *p* < 0,03). Rudenį litoralinės organikos dalis *P. lacustris* mityboje siekė 72 %. Panašios

LO vertes buvo išmatuotos daugeliui aukštesniųjų vėžiagyvių, išskyrus pelagialėje gyvenančias vietines *M. relict*a, *P. quadrispinosa* ir litoralėje gyvenančią svetimkraštę *P. robustoides* vėžiagyvių rūšis (4.3.1.2 lentelė). Tuo tarpu pavasarį litoralinės organikos dalis *P. lacustris* mityboje sudarė tik 46 % (4.3.1 lentelė). Panaši litoralinės organikos dalis mityboje pavasarį buvo išmatuota ir vietinių *P. quadrispinosa*, *S. ambulans* bei *A. aquaticus* vėžiagyvių rūšių (4.3.1.2 lentelė). Kitos svetimkraštės mizidės *L. benedeni* litoralinės organikos dalis mityboje sezono laikotarpiu reikšmingai nesikeitė ir siekė kiek daugiau nei 50 % (4.3.1 lentelė).

**4.3.1.2 lentelė.** Litoralėje susiformavusios organikos dalies aukštesniųjų vėžiagyvių mityboje (LO) vidurkis ( $\pm$  SD). LO reikšmės reikšmingai besiskiriančios (vienfaktorinė dispersinė analizė, Tjūkio ganėtinai statistiškai reikšmingo skirtumo kriterijus,  $p < 0,05$ ) tarp skirtingų vėžiagyvių rūšių, išskirtos skirtingomis raidėmis.

Rūšis	LO	skirtumai
<b>Pavasaris</b>		
<i>Mysis relict</i> a	0,05 $\pm$ 0,0	a
<i>Pallasiola quadrispinosa</i>	0,36 $\pm$ 0,1	b
<i>Paramysis lacustris</i>	0,46 $\pm$ 0,1	b, c
<i>Synurella ambulans</i>	0,59 $\pm$ 0,1	b, c, d
<i>Asellus aquaticus</i>	0,64 $\pm$ 0,1	c, d, e
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i>	0,88 $\pm$ 0,1	d, e
<i>Orconectes limosus</i>	0,79 $\pm$ 0,1	e
<i>Gammarus lacustris</i>	0,84 $\pm$ 0,1	e
<i>Pontogammarus robustoides</i>	0,88 $\pm$ 0,1	e
<b>Ruduo</b>		
<i>Mysis relict</i> a	0,11 $\pm$ 0,2	a
<i>Pallasiola quadrispinosa</i>	0,25 $\pm$ 0,2	a
<i>Asellus aquaticus</i>	0,59 $\pm$ 0,2	b
<i>Orconectes limosus</i>	0,68 $\pm$ 0,2	b, c
<i>Astacus astacus</i>	0,69 $\pm$ 0,2	b, c
<i>Paramysis lacustris</i>	0,72 $\pm$ 0,2	b, c
<i>Obesogammarus crassus</i>	0,82 $\pm$ 0,2	b, c
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i>	0,84 $\pm$ 0,2	b, c
<i>Gammarus lacustris</i>	0,84 $\pm$ 0,2	b, c
<i>Pontogammarus robustoides</i>	0,90 $\pm$ 0,2	c

#### 4.3.2. Šoniplaukos

Svetimkraštės šoniplaukos tirtuose ežeruose buvo artimesnės antram mitybos lygmeniui, t. y., priskiriamos pirminiems vartotojams (4.3.1 lentelė, 4.3.1 pav.). Nustatytas atskirų svetimkraščių šoniplaukų užimamas mitybinis

lygmuo ežeruose skirtingais sezonais nesiskyrė ir kito nuo 1,9 iki 2,4 (4.3.1. lentelė). Tarp trijų svetimkraščių šoniplaukų *C. warpachowskyi* pasižymėjo žemiausiomis ML vertėmis tiek pavasario, tiek ir rudens sezonu bei patikimai skyrėsi nuo *P. robustoides* ML verčių (4.3.1.1 lentelė). Tarp vietinių rūšių panašias į *C. warpachowskyi* ML vertes tiek pavasario, tiek ir rudens sezonu turėjo litoralėje gyvenantys bei pirminiams vartotojams priskiriami *G. lacustris* bei *A. aquaticus* vėžiagyviai (4.3.1.1 lentelė). Tuo tarpu kitos dvi svetimkraštės šoniplaukos, Pontogamaridae šeimos atstovai *P. robustoides* ir *O. crassus*, turėjo panašias ML vertes ir užėmė aukštesnę vietą mitybos grandinėje nei *C. warpachowskyi* (4.3.1.1 lentelė).

Litoralėje susiformavusios organikos dalis svetimkraščių šoniplaukų mityboje buvo didelė tiek pavasario, tiek ir rudens sezonais bei tarp sezonų kito nereikšmingai nuo 82 % iki 88 % (4.3.1 lentelė). Visos svetimkraštės šoniplaukų rūšys pagal suvartojamą litoralinės organikos dalį mityboje nesiskyrė bei buvo panašios į vietinę *G. lacustris* šoniplauką bei svetimkraštį *O. limosus* vėžį (4.3.1.2 lentelė).

### 4.3.3. Vėžiai

Svetimkraštis *O. limosus* vėžys tirtuose ežeruose užėmė aukštesnį nei antrą mitybinį lygmenį bei buvo priskirtas prie antrinių vartotojų (4.3.1 lentelė, 4.3.1 paveikslas). Nustatytas *O. limosus* užimamas mitybinis lygmuo ežeruose skirtingais sezonais nesiskyrė ( $t$ -testas:  $df = 11$ ;  $t = 1,02$ ;  $p = 0,31$ ). Pavasarį nustatytos *O. limosus* ML vertės siekė 2,7 bei persidengė su *S. ambulans*, *P. quadrispinosa* ir *P. robustoides* šoniplaukomis (4.3.1.1 lentelė). Rudenį išmatuotos *O. limosus* ML vertės taip pat siekė 2,7 ir buvo panašios į *M. relicta*, *P. quadrispinosa* bei *P. robustoides* vėžiagyvių išmatuotas ML vertes (4.3.1.1 lentelė). Visų vėžiagyvių rūšių analizės apimtyje, pagal post-hoc testą rudenį išmatuotų invazinio *O. limosus* ir vietinio *A. astacus* ML verčių skirtumai buvo nereikšmingi (4.3.1.1 lentelė). Tačiau lyginant tik vėžių užimamą mitybinį lygmenį buvo gauti reikšmingi skirtumai ( $t$ -testas:  $df = 9$ ;  $t =$

2,34;  $p = 0,043$ ), kurie parodė, kad *A. astacus* ežerų mitybinėse grandinėse buvo aukščiau nei *O. limosus*.

Analizė parodė, kad litoralinės organikos dalis *O. limosus* mityboje tiek pavasarį tiek ir rudenį nesiskyrė ( $t$ -testas:  $df = 11$ ;  $t = 1,30$ ;  $p = 0,22$ ) ir atitinkamai siekė 79 % ir 68 %. Panašią litoralinės organikos dalį mityboje pavasarį turėjo ir litoralėje gyvenančios *G. lacustris*, *C. warpachowskyi* bei *P. robustoides* šoniplaukos (4.3.1.2 lentelė). Tuo tarpu rudenį *O. limosus* pagal litoralinės organikos dalį mityboje buvo panašus į daugelį aukštesniųjų vėžiagyvių, tame tarpe ir *A. astacus*, ir skyrėsi tik nuo ežero pelagialėje gyvenančių *M. relicta* ir *P. quadrispinosa* bei ežero litoralėje gyvenančių *P. robustoides* vėžiagyvių (4.3.1.2 lentelė).

#### 4.3.4. Apibendrinimas

SIA rezultatai parodė, kad svetimkraštės mizidės, ypač *P. lacustris*, pavasarį mitybos grandinėse stovi aukščiau nei tipiniai pirminiai vartotojai. Tai parodo jų plėšrumą. Pavasario sezone *P. lacustris* mityboje taip pat reikšmingai sumažėja litoralėje susiformavusios organikos suvartojimas, o tai reiškia, kad nemažą dalį organikos ji gauna iš pelaginių mitybos grandinių. Tyrimai taip pat atskleidė, kad *P. lacustris* yra plėšresnė nei *L. benedeni* mizidė. Ji tirtuose ežeruose pasižymėjo didesnėmis ML vertėmis lyginant su *L. benedeni* ir mitybos grandinėse stovėjo aukščiau. Analizė taip pat parodė, kad Lietuvos ežeruose gyvenančios vietinės bei svetimkraštės mizidės užima skirtingą vietą ežerų mitybos tinkluose tiek pavasario, tiek ir rudens sezonais, todėl tikėtina, kad jos maitinasi skirtingose ežero zonose, o jų tarprūšinė mitybinė konkurencija yra silpna.

Atlikta SIA parodė, kad visos svetimkraštės šoniplaukų rūšys tiek rudens, tiek ir pavasario sezone maitinasi ežerų litoralėje, t. y. priklausė litoralės mitybos grandinėms. Litoralėje susiformavusios organikos dalis jų mityboje visais sezonais viršijo 80 %. Lyginant svetimkraščių šoniplaukų plėšrumą paaiškėjo, kad *P. robustoides* šoniplauka tiek rudens, tiek ir pavasario sezonais

buvo reikšmingai plėšresnės, mitybinėse grandinėse užėmė aukštesnę vietą, nei *C. warpachowskyi*. Pastaroji rūšis visais sezonais užėmė ne aukštesnę nei antrą mitybinį lygmenį ežerų litoralėje bei užėmė panašią vietą ežero mitybos tinkle kaip ir tipinis pirminis vartotojas ežerų litoralėje vietinė *G. lacustris* šoniplauka. Kitų dviejų svetimkraščių šoniplaukų (*P. robustoides* bei *O. crassus*) užimama vieta ežero mitybos tinkle nebuvo panaši į nei vienos vietinės vėžiagyvių rūšies vietą, tačiau buvo artima svetimkraščio *O. limosus* vėžiui užimamai vietai.

Atlikta SIA taip pat parodė, kad svetimkraštis *O. limosus* vėžys tiek pavasarį, tiek ir rudenį priklausė litoralės mitybinėms grandinėms, kur užėmė trečią mitybinį lygmenį. Tyrimai atskleidė, kad *O. limosus* ežerų litoralėje mitybos grandinėse stovi aukščiau už kitas aukštesniųjų vėžiagyvių rūšis, išskyrus vietinį plačiažnyplį vėžį *A. astatus*. Tai parodo, kad *O. limosus* suvartoja mažiau gyvūninės kilmės maisto nei vietinis plačiažnyplis vėžys. Įdomu tai, kad *O. limosus* užimama vieta ežero mitybos tinkle tiek pavasarį, tiek ir rudenį buvo artima kitoms svetimkraštėms vėžiagyvių rūšims, tuo tarpu su vietinėmis ji nepersidengė. Bet koku atveju nėra abejonės, kad *O. limosus*, būdamas mitybos grandinėse aukščiau už daugumą vėžiagyvių bei vietinių bestuburių rūšių, plėšriai maitindamasis potencialiai gali neigiamai veikti kitus bestuburius gyvūnus ežerų litoralėse.

#### **4.4. Bendrijų izotopinės nišos parametrai tirtuose ežeruose**

**Bestuburių bendrijos.** Vertinant makrobentosinių bestuburių bendrijų izotopinių nišų parametrus ežerų litoralėse buvo surinkti įvairių, tuose ežeruose vyraujančių bei reprezentuojančių visas pagrindines vandens bestuburių funkcinės grupės ežere, gyvūnų mėginiai. Išskirtas bestuburių funkcinės grupės reprezentavos šios bestuburių grupės (Kummins, 1979; Mandville, 2002):

- rinkėjai (angl. *collector gatherer*) – lygiakojai vėžiagyviai (Isopoda), lašalai (Ephemeroptera), šoniplaukos (Amphipoda);

- gremžėjai (angl. *scraper*) – pilvakojai moliuskai (Gastropoda), apsiuvos (Trichoptera);
- trynėjai (angl. *shredder*) – apsiuvos (Trichoptera);
- visaėdžiai (angl. *omnivorous*) – mizidės (Mysida), vėžiai (Decapoda), šoniplaukos (Amphipoda);
- plėšrūnai (angl. *predator*) – laumžirgiai (Odonata), dėlės (Hirudinea), vandens blakės (Hemiptera), kabasparniai (Megaloptera).

Žinoma, skirtinguose ežeruose minėtas išskirtas funkcinės grupės reprezentavo skirtingos bestuburių gentys. Visos makrobentosinių bestuburių bendrijų izotopinių nišų parametrų vertinimui naudotų bestuburių gentys nurodytos 3 priedo, 2 lentelėje, o jų vidutiniai SI vertinimai tirtuose ežeruose pateikti 3 priedo, 1–16 paveiksluose. Pelagialėje gyvenantys bei mintantys bestuburiai gyvūnai (*M. relicta*, *P. quadrispinosa*) skaičiuojant bestuburių bendrijos izotopinės nišos parametrus ežerų litoralėje nebuvo įtraukti, nes jie atspindi pelagines SI vertes. Dėl tos pačios priežasties į skaičiavimus nebuvo įtraukti ir filtruojantys dvigeldžiai moliuskai (*Unio* sp., *Anodonta* sp., *Dreissena* sp.), kurių SI vertės taip pat atspindi pelagines SI vertes. Chironomidai (*Chironomus* sp.) į analizę taip pat nebuvo įtraukti, nes jų SI vertės atspindi metagenezės metu susidariusios pirminės produkcijos SI vertes ir yra stipriai nutolę nuo litoralinę produkciją atspindinčių SI verčių ežeruose. Stipriai nutolusios pelaginių bei energiją gaunančių iš metagenezės procesų gyvūnų SI vertės iškreipia litoralės makrobentosinių bestuburių bendrijų izotopines nišas ir taip sumažina taikomo metodo jautrumą vertinant svetimkraščių vėžiagyvių poveikio bestuburių bendrijų mitybos tinklams ežerų litoralėse, todėl minėti gyvūnai tolimesnėje bendroje analizėje buvo nenaudojami.

Atlikus surinktų bestuburių mėginių stabilųjų izotopų analizę iš viso gauti 633 bestuburių genčių vidutiniai įvertinimai. Vienam ežerui vidutiniškai teko ( $\pm$  SD) po  $19,8 \pm 2,2$  bestuburių vidutinių įvertinimų. Nors bendrijų izotopinės nišos parametrų vertinimui naudotų bendrijos narių skaičius ne daug variavo tirtuose ežeruose, vis tik vieno bendrijos izotopinės nišos parametro



vertės reikšmingai koreliavo su naudotų bendrijos narių skaičiumi (lentelė 4.4.1). Tačiau nors ir reikšminga, ši nustatyta koreliacija buvo silpna. Todėl šio darbo metu buvo manyta, kad bestuburių bendrijų izotopinės nišos parametrų nustatymui naudotų bendrijos narių skaičius nustatytų parametrų verčių reikšmingai neįtakoja, ir todėl tolimesnėse analizėse į šį veiksnį nebus atsižvelgta. Stabiliųjų izotopų tyrimai parodė, kad litoralės bentoso bestuburių bendrijose izotopinės nišos parametrų vertės varijavo skirtinguose ežeruose (4.4.2 lentelė).

**4.4.1 lentelė.** Litoralės makrobentosinių bestuburių bei žuvų bendrijų izotopinės nišos parametrų bei bendrijų narių skaičiaus koreliacijos: Spirmeno koreliacijos koeficientas (R), bei reikšmingumo lygmuo (p). Statistiškai reikšmingos koreliacijos ( $p < 0,05$ ) paryškintos.

Parametrai	Bestuburiai		Žuvys	
	R	p	R	p
NR × n	0,02	0,91	0,42	0,06
CR × n	–0,08	0,67	<b>0,48</b>	<b>0,03</b>
BE × n	–0,01	0,96	<b>0,59</b>	<b>0,01</b>
NC × n	–0,06	0,75	<b>0,47</b>	<b>0,03</b>
NK × n	<b>–0,40</b>	<b>0,02</b>	0,04	0,90
SKNN × n	–0,34	0,06	0,18	0,40

**Žuvų bendrijos.** Vertinant žuvų bendrijų izotopinių nišų parametrus ežerų litoralėse buvo surinkti visų tuose ežeruose vyraujančių žuvų rūšių mėginiai. Kai kurių žuvų rūšių (*A. bramis*, *E. lucius*, *P. fluviatilis*, *T. tinca*) buvo išskirtos kelios ilgio grupės. Į analizę nebuvo įtrauktos tik ežerų pelagialėje gyvenančios bei mintančios žuvys (*C. albula*, *O. eperlanus*). Skirtinguose ežeruose žuvų bendrijas reprezentavo ne vienodas skaičius žuvų rūšių. Visos žuvų bendrijų izotopinių nišų parametrų vertinimui naudotos žuvų rūšys nurodytos 3 priedo 1 lentelėje, o jų vidutiniai SI vertinimai tirtuose ežeruose pateikti 3 priedo, 1–16 paveiksluose. Atlikus surinktų žuvų mėginių stabilųjų izotopų analizę iš viso gauti 279 žuvų rūšių vidutiniai įvertinimai. Vienam ežerui vidutiniškai teko ( $\pm$  SD) po  $13,3 \pm 1,4$  žuvų vidutinių SI įvertinimų. Nors bendrijų izotopinės nišos parametrų vertinimui naudotų bendrijos narių skaičius ne daug variavo tirtuose ežeruose, vis tik bendrijos izotopinės nišos parametrų vertės reikšmingai koreliavo su naudotų bendrijos narių skaičiumi (lentelė 4.4.1). Tačiau nustatytos koreliacijos buvo silpnos,

todėl šio darbo metu buvo laikomasi nuomonės, kad žuvų bendrijų izotopinės nišos parametrų nustatymui naudotų bendrijos narių skaičius parametrų verčių neįtakoja, ir todėl tolimesnėse analizėse į šį veiksnį nebus atsižvelgta. Stabiliųjų izotopų tyrimai parodė, kad žuvų bendrijose izotopinės nišos parametrų vertės varijavo skirtinguose ežeruose (4.4.3 lentelė).

**4.4.2 lentelė.** Litoralės makrobentosinių bestuburių bendrijų izotopinės nišos parametrų pavasario ir rudens vertės tirtuose ežeruose. Parametrai: mitybos tinklo narių vidutinių  $\delta^{15}\text{N}$  verčių intervalas (NR), mitybos tinklo narių vidutinių  $\delta^{13}\text{C}$  verčių intervalas (CR), bendras visų mitybos tinklo narių užimamas plotas dviašėje  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  koordinacių plokštumoje (BE), vidutinis mitybos tinklo narių atstumas iki jų verčių aritmetinio centro (NC), vidutinis artimiausio kaimyno atstumas (NK), standartinis artimiausio kaimyno atstumo nuokrypis (SKNN) bei mitybos tinklo narių skaičius konkrečiame ežere (N).

<b>Ežeras</b>	<b>NR</b>	<b>CR</b>	<b>BE</b>	<b>NC</b>	<b>NK</b>	<b>SKNN</b>	<b>N</b>
<b>Ruduo</b>							
Aisetas	5,6	6,2	23,6	1,7	0,8	0,7	21
Antaliepte	5,0	6,9	18,7	1,9	0,8	0,7	18
Asveja	4,7	4,5	12,4	1,7	0,4	0,3	20
Baluošai	8,7	7,6	40,4	2,2	1,1	1,1	20
Baluošas	4,0	5,9	14,1	1,7	0,7	0,4	20
Daugai	4,1	8,6	19,2	1,8	0,7	0,7	21
Drūkšiai	3,3	10,8	19,5	1,9	0,9	0,8	17
Dusia	6,3	18,0	63,1	4,1	1,8	1,6	17
Luodis	5,3	6,3	20,1	1,8	0,8	0,6	20
Luokesai	6,3	6,8	28,0	2,2	1,0	0,7	16
Lūšiai	5,3	6,5	20,7	1,8	0,6	0,5	22
Metelys	5,8	9,8	26,9	2,7	0,8	0,4	21
Plateliai	3,7	7,4	18,0	2,2	0,6	0,4	21
Tauragnas	4,5	6,4	15,8	1,6	0,7	0,5	21
Zarasas	5,2	4,8	15,8	1,6	0,6	0,5	20
Žeimenys	4,3	5,3	12,4	1,7	0,5	0,3	19
<b>Pavasaris</b>							
Aisetas	6,7	6,6	35,9	2,3	1,0	0,6	21
Antaliepte	9,1	5,7	28,6	2,3	1,1	0,7	15
Asveja	5,5	5,9	21,7	2,2	0,6	0,3	21
Baluošai	6,1	9,2	41,9	2,9	1,2	0,6	19
Baluošas	6,6	6,4	27,4	2,1	0,9	0,5	22
Daugai	7,7	6,2	26,1	2,3	0,7	0,5	22
Drūkšiai	4,0	9,0	23,0	2,6	0,8	0,3	21
Dusia	5,0	14,2	47,3	3,6	1,1	0,9	18
Luodis	4,6	7,5	20,0	2,2	1,0	0,5	16
Luokesai	4,7	5,3	14,9	1,9	0,7	0,5	17
Lūšiai	6,6	7,5	24,9	2,2	0,7	0,5	21
Metelys	4,5	7,5	24,2	2,4	0,8	0,2	23
Plateliai	5,1	7,6	23,2	2,2	0,8	0,5	21
Tauragnas	8,8	5,0	26,7	2,1	0,8	0,6	22
Zarasas	6,1	6,3	26,0	2,1	1,2	0,6	15
Žeimenys	5,9	5,1	22,6	1,9	0,7	0,6	22

**4.4.3 lentelė.** Žuvų bendrijų izotopinės nišos parametrų pavasario ir rudens vertės tirtuose ežeruose. Parametrai: mitybos tinklo narių vidutinių  $\delta^{15}\text{N}$  verčių intervalas (NR), mitybos tinklo narių vidutinių  $\delta^{13}\text{C}$  verčių intervalas (CR), bendras visų mitybos tinklo narių užimamas plotas dviašėje  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  koordinacijų plokštumoje (BE), vidutinis mitybos tinklo narių atstumas iki jų verčių aritmetinio centro (NC), vidutinis artimiausio kaimyno atstumas (NK), standartinis artimiausio kaimyno atstumo nuokrypis (SKNN) bei mitybos tinklo narių skaičius konkrečiame ežere (N).

<b>Ežeras</b>	<b>NR</b>	<b>CR</b>	<b>BE</b>	<b>NC</b>	<b>NK</b>	<b>SKNN</b>	<b>N</b>
<b>Ruduo</b>							
Aisetas	5,7	4,5	9,9	1,7	0,7	0,6	14
Antaliepte	7,0	4,8	20,1	2,0	1,0	0,5	15
Asveja	5,0	3,8	10,0	1,4	0,7	0,8	13
Baluošai	5,7	6,3	14,5	1,7	1,0	0,7	14
Baluošas	3,8	4,4	11,3	1,6	0,9	0,7	11
Daugai	6,0	7,7	16,8	1,8	0,8	1,0	16
Drūkšiai	3,7	3,0	6,1	1,1	0,5	0,4	13
Dusia	7,2	4,5	18,6	2,3	0,9	0,8	15
Luodis	5,3	5,1	13,0	1,6	0,8	0,8	14
Luokesai	6,2	4,6	10,7	1,6	0,9	0,6	13
Lūšiai	6,6	7,9	19,0	2,1	1,1	1,1	13
Metelys	4,7	2,1	3,7	1,3	0,6	0,3	11
Plateliai	5,2	5,6	15,4	1,9	1,0	0,5	13
Tauragnas	7,8	6,7	18,4	2,5	1,1	0,8	14
Zarasas	5,5	4,0	13,9	1,5	0,8	0,7	14
Žeimenys	4,1	2,9	6,4	1,3	0,7	0,3	11
<b>Pavasaris</b>							
Asveja	5,9	5,6	16,6	1,8	1,0	1,0	12
Baluošai	4,9	4,3	13,2	1,6	0,8	0,6	14
Baluošas	5,3	7,6	16,9	1,9	0,9	0,8	14
Drūkšiai	4,2	5,4	11,8	1,2	0,7	0,7	14
Lūšiai	6,7	3,1	11,0	1,5	1,1	1,0	11

Pažymėtina, kad sezono įtaka tiek litoralės bestuburių, tiek ir ežero žuvų bendrijų izotopinės nišos parametrams įtakos neturėjo (vienfaktorinė dispersinė analizė: bestuburiai –  $F \leq 3,5$ ;  $p \geq 0,07$ ; žuvys –  $F \leq 2,4$ ;  $p \geq 0,15$ ). Todėl tolimesniuose lyginimuose pavasarį bei rudenį gauti mitybinio tinklo įvertinimai apjungiami į vieną imtį.

#### **4.5. Svetimkraščių vėžiagyvių įtaka bestuburių bendrijų izotopinės nišos parametrms ežeruose**

**Daugiamatė perteklinė analizė.** Siekiant nustatyti, kas yra labiau susijęs su makrobentosinių bestuburių bendrijų izotopinės nišos parametrų kitimu ežeruose, ar aplinkos veiksniai, ar pačios bestuburių bendrijos parametrai, buvo

atlikta daugiamatė perteklinė analizė. Kaip nepriklausomi aplinkos kintamieji į analizę buvo įtraukti ežero morfometriniai rodikliai: plotas (A), vidutinis gylis ( $D_{AV}$ ), pratakumas (P); taip pat ežero trofinės būklės rodikliai: santykinis skaidrumas ( $D_S$ ), chlorofilo *a* koncentracija vandenyje (Chl) ir bendras azoto ( $N_B$ ) bei fosforo ( $P_B$ ) kiekis vandenyje. Išmatuotos minėtų rodiklių vertės pateiktos 2.1.1 ir 2.2.1 lentelėse. Sezono faktorius (S) buvo įtrauktas į analizę kaip nepriklausomas kategorinis aplinkos kintamasis. Kaip nepriklausomi makrobentosinių bestuburių kintamieji į analizę buvo įtraukti įvairūs ežero makrobentosinių gyvūnų bendrijas aprašantys parametrai: litoralės makrobentosinių bestuburių biomasė (MB) ir įvairovė (H), svetimkraščių vėžiagyvių gausumas (SVG) ir biomasė (SVB) ežero litoralėje (2.3.2.2 lentelė). Svetimkraščių šoniplaukų buvimas ( $SV_A$ ) bei svetimkraščių vėžiagyvių gausumo klasės ( $SV_B$ ) ežero litoralėje buvo įtraukti kaip kategoriniai nepriklausomi kintamieji (2.3.2.2 lentelė). Kaip priklausomi kintamieji į analizę buvo įtrauktos bentosinių bestuburių bendrijos izotopinės nišos parametrų vertės: mitybos tinklo narių vidutinių  $\delta^{15}N$  verčių intervalas (NR), mitybos tinklo narių vidutinių  $\delta^{13}C$  verčių intervalas (CR), bendras visų mitybos tinklo narių užimamas plotas dviašėje  $\delta^{13}C$  ir  $\delta^{15}N$  koordinačių plokštumoje (BE), vidutinis mitybos tinklo narių atstumas iki jų verčių aritmetinio centro (NC), vidutinis artimiausio kaimyno atstumas (NK), standartinis artimiausio kaimyno atstumo nuokrypis (SKNN). Siekiant pamažinti aiškinančiųjų kintamųjų ekstremalių verčių poveikį SVG, SVB ir MB parametrai buvo transformuoti kvadratine šaknimi. Visi analizėje panaudoti nepriklausomi kintamieji bendrai paaiškino 75 % izotopinės nišos parametrų kitimo bestuburių bendrijose (4.5.1 pav.). Suskirsčius aiškinamuosius kintamuosius į aplinkos bei makrobentosinių bestuburių nepriklausomų kintamųjų grupes, gauti išskirtų grupių paaiškintų variacijų įvertinimai (4.5.1 lentelė). Analizė parodė, kad aplinkos nepriklausomi kintamieji atskirai buvo susiję su 50 % bestuburių izotopinės nišos parametrų kitimo ežeruose. Tuo tarpu makrobentosinių bestuburių bendrijų kintamieji paaiškino 52 % viso bestuburių izotopinės nišos parametrų kitimo ežeruose

(4.5.2 pav.).

**4.5.1 lentelė.** Daugiamatės perteklinės analizės atskirų nepriklausomų kintamųjų grupių paaiškintos priklausomų kintamųjų variacijos įvertinimas: paaiškinta priklausomų kintamųjų kitimo dalis (*Paaiškinta variacija*) bei jos procentinė išraiška (%).

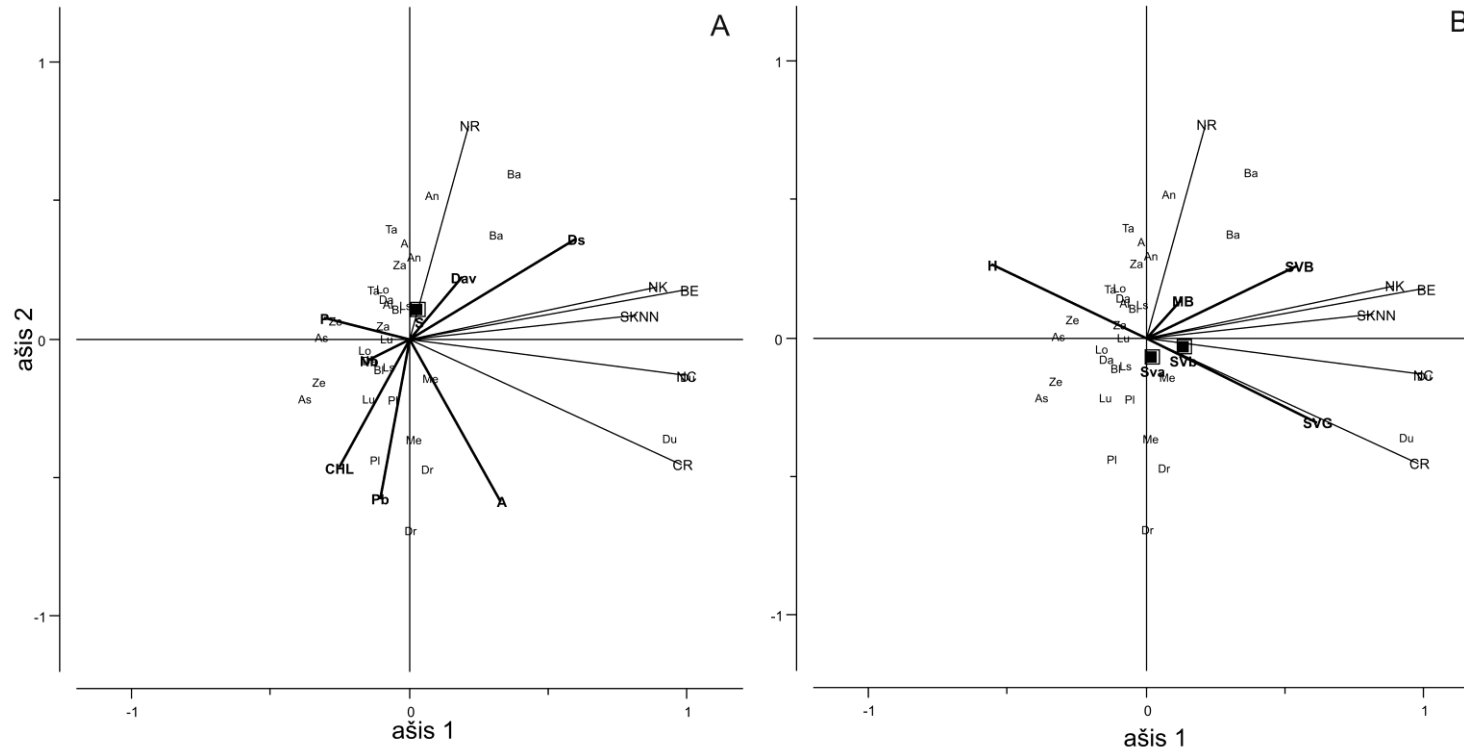
<b>Nepriklausomi kintamieji</b>	<b>Paaiškinta variacija</b>	<b>%</b>
Visi kintamieji	0,75	75
Aplinkos kintamieji	0,50	50
Makrobestuburių kintamieji	0,52	52
Aplinkos kintamieji su makrobestuburių kintamaisiais kaip „ <i>covariables</i> “	0,23	23
Makrobestuburių kintamieji su aplinkos kintamaisiais kaip „ <i>covariables</i> “	0,25	25

4.5.1 lentelėje pateiktų daugiamatės perteklinės analizės rezultatai leido įvertinti „gryną“ nepriklausomų aplinkos ir makrobestuburių kintamųjų paaiškintą bendrijų izotopinių nišų parametrų variaciją. Aplinkos nepriklausomi kintamieji paaiškino 23 %, o makrobestuburių bendrijų rodikliai – 25 % paaiškintos priklausomų kintamųjų variacijos. Tuo tarpu 27 % paaiškintos priklausomų kintamųjų variacijos buvo bendrai paaiškinti abiejų kintamųjų grupių (4.5.3 lentelė).

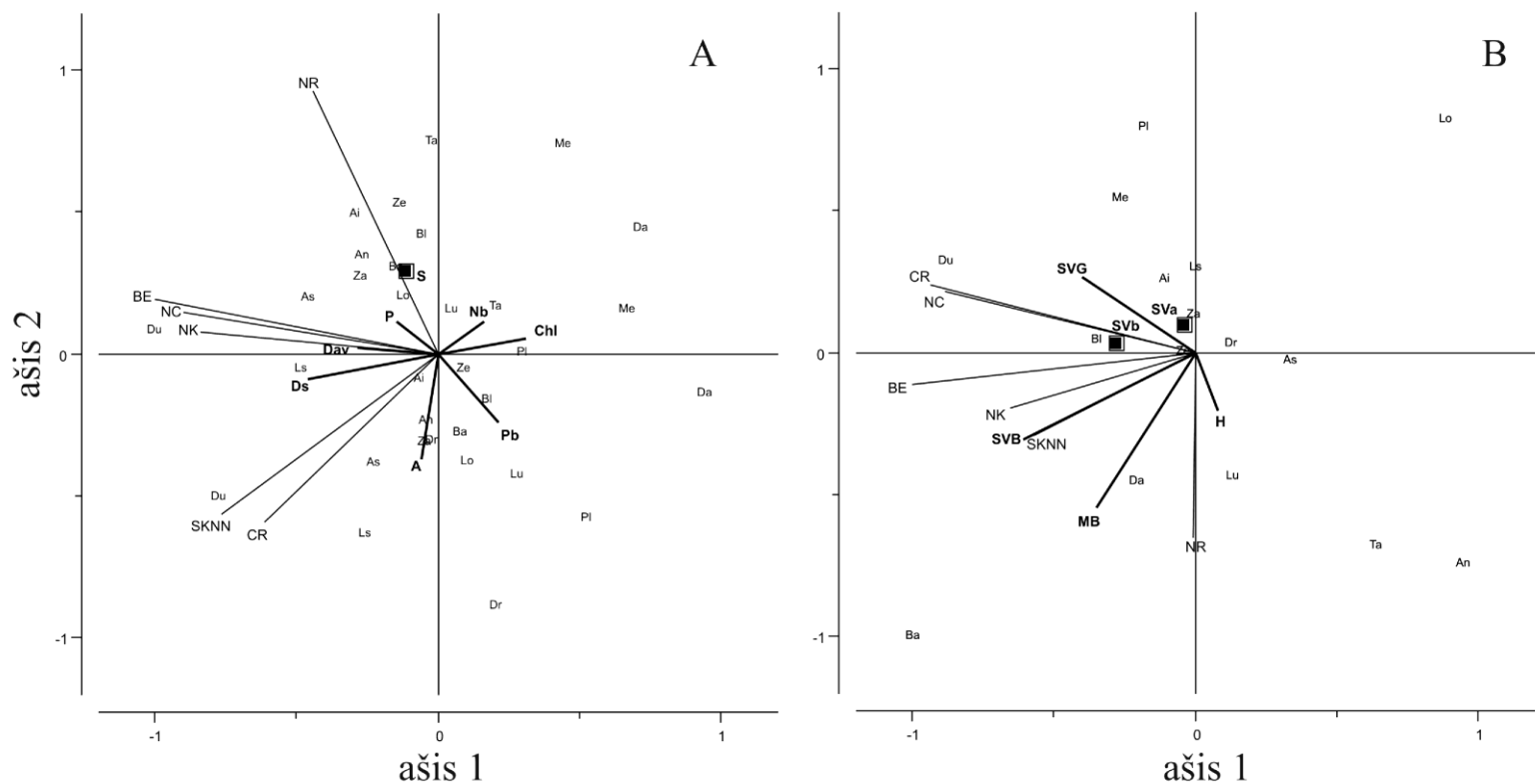
**4.5.2 lentelė.** Paaiškintos priklausomų kintamųjų variacijos susiskaldymas pagal aiškinamuosius šaltinius: paaiškintos variacijos dalis (*Variacija*) bei jos procentinė išraiška (%).

<b>Šaltinis</b>	<b>Variacija</b>	<b>%</b>
Aplinkos kintamieji	0,23	23
Makrobestuburių kintamieji	0,25	25
Bendrai visi nepriklausomi kintamieji	0,27	27
Liekamoji (nepaaiškinta) variacija	0,25	25
Bendra		100

Taigi, atlikta daugiamatė perteklinė analizė parodė, kad bestuburių bendrijos izotopinės nišos parametrų verčių išsibarstymą ežeruose paaiškina tiek aplinkos, tiek ir bestuburių bendrijos kintamieji.



**4.5.1 pav.** Makrobentosinių bestuburių bendriųjų izotopinių nišų parametrų kitimo ryšiai su ežero abiotiniais bei biotiniais veiksniais. Nepriklausomi kintamieji bei visos ašys kartu paaiškino 75 % priklausomų parametrų variacijos (daugiamatė perteklinė analizė, Monte Karlo reikšmingumo testas visoms kanoninėms ašims:  $F = 3,72$ ,  $p = 0,001$ ). Priklausomi kintamieji (plonos linijos): makrobentosinių bestuburių bendriųjų izotopinių nišų parametrai NR, CR, BE, NC, NK ir SKNN). Nepriklausomi kintamieji (storos linijos): ežero morfometriniai parametrai: plotas (A), vidutinis gylis ( $D_{AV}$ ), pratakumas (P); ežero trofinės būklės rodikliai: santykinis skaidrumas ( $D_S$ ), chlorofilo *a* koncentracija vandenyje (CHL), bendras azoto ( $N_B$ ) bei fosforo ( $P_B$ ) kiekis vandenyje; makrobentosinių bendriųjų rodikliai: makrobentosinių biomasė (MB) ir įvairovė (H) ežero litoralėje, svetimkraščių vėžiagyvių gausumas (SVG) ir biomasė (SVB) ežero litoralėje. Kategoriniai nepriklausomi kintamieji: sezonas (S), svetimkraščių šoniplaukų buvimas ( $SV_A$ ) bei svetimkraščių vėžiagyvių gausumo klasės ( $SV_B$ ), pagal makrobentosinio bei vėžių tyrimų duomenis ežero litoralėje. Priklausomų kintamųjų ryšiai su abiotiniais bei biotiniais nepriklausomais kintamaisiais atitinkamai pavaizduoti A ir B paveiksluose.



**4.5.2 pav.** Makrobentosinių bestuburių bendrijų izotopinių nišų parametrų kitimo ryšių su ežero abiotiniais bei biotiniais veiksniais dalinė daugiamatė perteklinė analizė. Priklausomi parametrai (plonos linijos): makrobentosinių bestuburių bendrijų izotopinių nišų parametrai NR, CR, BE, NC, NK ir SKNN). Paveiksle A pavaizduoti priklausomų kintamųjų ryšiai su abiotiniais nepriklausomais kintamaisiais, kurie kartu sudėjus paaiškino 50 % priklausomų kintamųjų variacijos. Aplinkos nepriklausomi veiksniai (storos linijos): ežero plotas (A), vidutinis gylis ( $D_{AV}$ ), pratakumas (P); taip pat ežero trofinės būklės rodikliai: santykinis skaidrumas ( $D_S$ ), chlorofilo *a* koncentracija vandenyje (CHL), bendras azoto ( $N_B$ ) bei fosforo ( $P_B$ ) kiekis vandenyje. Sezonas (S) naudotas kaip nepriklausomas kategorinis kintamasis. Paveiksle B pavaizduoti priklausomų kintamųjų ryšiai su biotiniais nepriklausomais kintamaisiais, kurie kartu sudėjus paaiškino 52 % priklausomų kintamųjų variacijos. Nepriklausomi biotiniai veiksniai (storos linijos): makrobentosinių bestuburių biomasė (MB) ir įvairovė (H) ežero litoralėje, svetimkraščių vėžiagyvių gausumas (SVG) ir biomasė (SVB) ežero litoralėje. Kategoriniai biotiniai veiksniai: svetimkraščių šoniplaukų buvimas ( $SV_A$ ) bei svetimkraščių vėžiagyvių gausumo klasės ( $SV_B$ ), pagal makrobentosinio bei vėžių tyrimų duomenis ežero litoralėje.

**Daugialypė tiesinė regresija.** Siekiant nustatyti svetimkraščių vėžiagyvių įtaką litoralės makrobentosinių bestuburių bendrijų izotopinės nišos skirtingiems parametrų ežeruose buvo atlikta daugialypė tiesinė regresija. Jos metu buvo siekiama nustatyti, ar svetimkraščių vėžiagyvių buvimas ežere patikimai įtakoja bestuburių bendrijos izotopinės nišos parametrų verčių pasiskirstymą tirtuose ežeruose. Į analizę buvo įtraukti tie patys ežero morfometriniai ( $A$ ,  $D_{AV}$ ,  $P$ ), trofinės būklės ( $D_S$ ,  $CHL$ ,  $N_B$ ,  $P_B$ ) bei makrobentosinių bestuburių bendrijų ( $MB$ ,  $H$ ,  $SVG$ ,  $SVB$ ) rodikliai kaip ir daugiamatėje perteklinėje analizėje. Svetimkraščių šoniplaukų buvimas ( $SV_A$ ) bei svetimkraščių vėžiagyvių gausumo klasės ( $SV_B$ ) pagal makrobentosinio bei vėžių tyrimų duomenis ežero litoralėje buvo įtraukti kaip kategoriniai nepriklausomi kintamieji. Kaip kategorinis nepriklausomas kintamasis taip pat buvo įtrauktas sezonas ( $S$ ). Siekiant pamažinti aiškinančiųjų kintamųjų ekstremalių verčių poveikį  $P_B$ ,  $A$ ,  $P$ ,  $SVG$ ,  $SVB$  ir  $MB$  parametrai buvo transformuoti kvadratine šaknimi. Atlikus daugialypę tiesinę regresiją gautos tiesinės regresijos lygtys, patikimai aprašančios litoralės makrobentosinių bestuburių bendrijų izotopinių nišų parametrų priklausomybę nuo aukščiau išvardintų aiškinamųjų kintamųjų. Lygčių bendri parametrai bei jų aiškinamųjų narių regresijos koeficientai pateikiami 4.5.4 ir 4.5.5 lentelėse.

**4.5.4 lentelė.** Daugialypės tiesinės regresijos lygčių, aprašančių makrobentosinių bestuburių izotopinės nišos parametrų kitimą tirtuose ežeruose, bendri parametrai: daugialypės regresijos apibrėžtumo koeficientas (angl. *R square*) ( $r^2$ ), daugialypės regresijos koreguotas apibrėžtumo koeficientas (angl. *adjusted R square*) ( $r^2_{adj}$ ), F kriterijus (F), reikšmingumo lygmuo (p) bei standartinė paklaida (SE).

<b>Parametrai</b>	<b><math>r^2</math></b>	<b><math>r^2_{adj}</math></b>	<b>F</b>	<b>p</b>	<b>SE</b>
<b>NR</b>	0,36	0,29	$F_{3,28} = 5,19$	0,006	1,23
<b>CR</b>	0,78	0,74	$F_{5,26} = 18,79$	0,0001	1,40
<b>BE</b>	0,66	0,59	$F_{5,26} = 10,10$	0,0001	6,84
<b>NC</b>	0,76	0,70	$F_{6,25} = 13,24$	0,0001	0,30
<b>NK</b>	0,52	0,45	$F_{4,27} = 7,39$	0,0001	0,20
<b>NKNN</b>	0,46	0,41	$F_{3,28} = 8,10$	0,0005	0,20



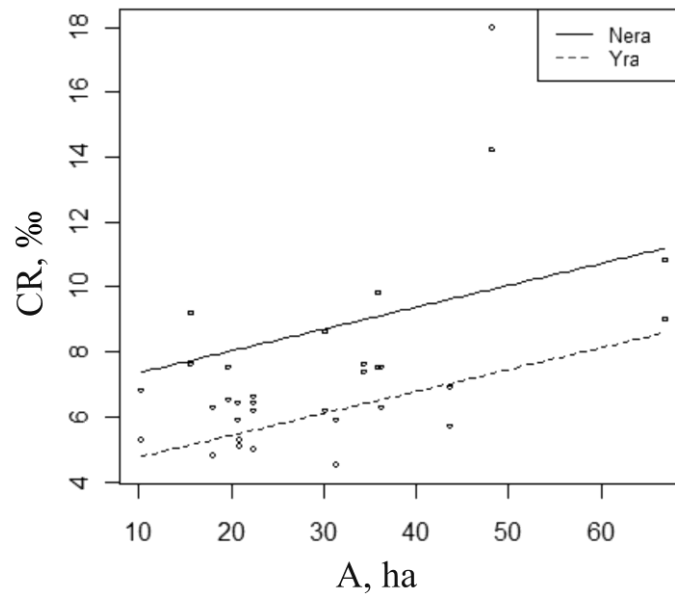
**4.5.5 lentelė.** Daugialypės tiesinė regresijos lygtčių, aprašančios makrobentosinių bestuburių izotopinės nišos parametrų kitimą, laisvieji nariai (angl. *Intercept*) ir regresijos koeficientai. Priklausomi kintamieji: makrobentosinių bestuburių bendrijos narių vidutinių  $\delta^{15}\text{N}$  verčių intervalas (NR), bendrijos narių vidutinių  $\delta^{13}\text{C}$  verčių intervalas (CR), bendras visų bendrijos narių užimamas plotas dviašėje  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  koordinatinių plokštumoje (BE), vidutinis mitybos tinklo narių atstumas iki aritmetinio centro (NC), vidutinis artimiausio kaimyno atstumas (NK), standartinis artimiausio kaimyno atstumo nuokrypis (NKNN). Aiškinamieji kintamieji: ežero plotas (A), santykinis skaidrumas ( $D_s$ ), bendras fosforo kiekis vandenyje ( $P_B$ ), sezonas (S), bendra makrobentosinių bestuburių biomasė (MB) ir bendras svetimkraščių vėžiagyvių gausumas (SVG) bei svetimkraščių šoniplaukų buvimas ( $SV_A$ ) ežerų litoralėje. Parodyti tik reikšmingiausi nepriklausomi kintamieji. Žvaigždute pažymėti reikšmingi regresijos koeficientai ( $p < 0,05$ ).

Priklausomi kintamieji	Nepriklausomi kintamieji							
	Intercept	A	$D_s$	$P_B$	S	SVG	$SV_A$	MB
NR	8,43	–	–	–0,83*	0,93*	–	–	0,49
CR	1,60	0,07*	0,47	–	–	0,23*	–2,59*	0,52
BE	0,45	–	2,89*	–	4,11	0,86*	–10,36*	3,49*
NC	0,90	0,007	0,11*	–	0,29*	0,04*	–0,39*	0,12
NK	0,44	0,003	0,08*	–	–	0,02*	–0,33*	–
NKNN	–0,15	0,005	0,13*	–	–0,11*	–	–	–

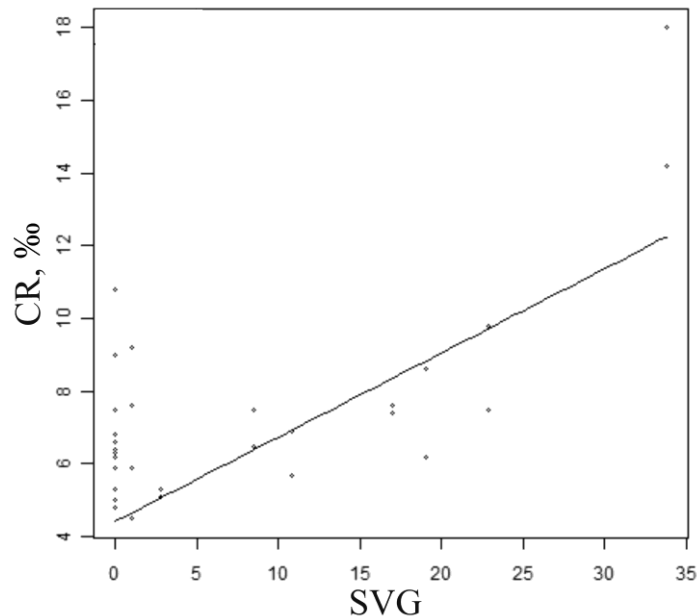
Daugialypė tiesinė regresija parodė, kad dalis makrobentosinių bestuburių bendrijų izotopinės nišos parametrų verčių kitimo ežerų litoralėse išties yra susiję su svetimkraščių vėžiagyvių gausa bei svetimkraščių šoniplaukų buvimu ežeruose (4.5.5 lentelė). Svetimkraščių šoniplaukų buvimas bei svetimkraščių vėžiagyvių gausumas tirtų ežerų priekrantėje reikšmingai įtakojo vidutinių  $\delta^{13}\text{C}$  verčių intervalą (CR), kuris parodo bestuburių bendrijoje įsisavinamos pirminės produkcijos įvairovę (4.5.5 lentelė). Ežeruose be svetimkraščių šoniplaukų asimiliuojamos pirminės produkcijos įvairovė buvo didesnė (4.5.3 pav.). Tačiau ežeruose, kuriuose gyvena svetimkraštės šoniplaukos, CR parametro vertės buvo teigiamai susijusios su svetimkraščių vėžiagyvių gausumu (4.5.4 pav.). Žemiau pateikti grafikai iliustruoja daugialypės regresinės analizės (modelių) rezultatus vienoje plokštumoje.

Svetimkraščių vėžiagyvių gausumas bei svetimkraščių šoniplaukų buvimas ežere taip pat patikimai įtakojo bendrą visų bestuburių bendrijos narių užimamą izotopinę erdvę (BE), kuri atspindi bendrijos užimamą bendrą mitybos tinklo plotį. Minėtų parametrų ryšys buvo analogiškas kaip ir su CR. Kuo daugiau svetimkraščių vėžiagyvių, tuo makrobentosinių bestuburių

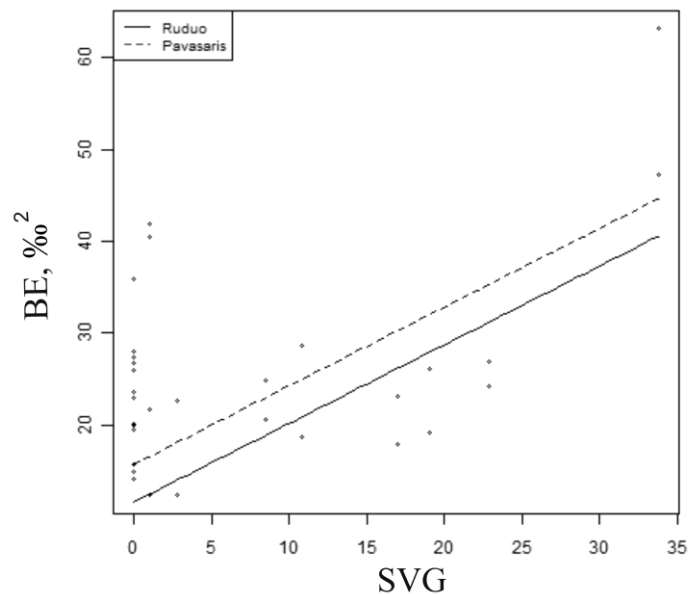
izotopinė niša ežere buvo platesnė (4.5.5 pav.), tačiau ji buvo didesnė ežeruose be svetimkraščių šoniplaukų (4.5.6 pav.).



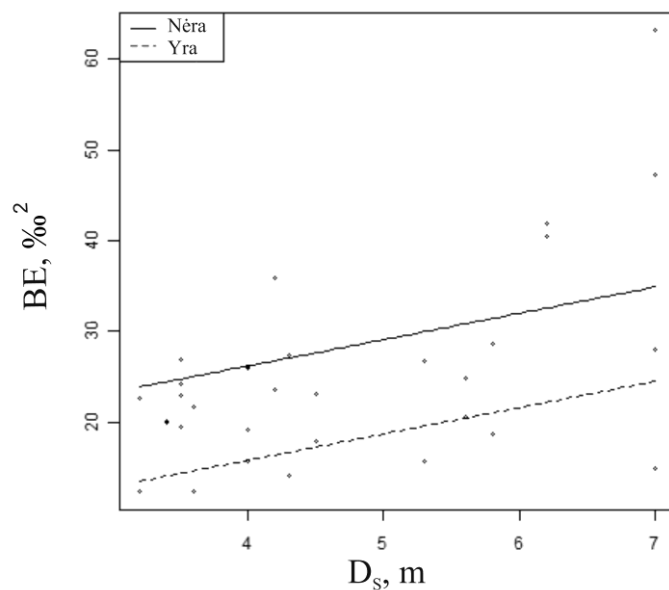
**4.5.3 paveikslas.** Išmatuotų makrobentosinių bestuburių bendrijos narių vidutinių  $\delta^{13}\text{C}$  verčių intervalo (CR) priklausomybė nuo ežero ploto ežeruose su (*Yra*) ir be (*Nėra*) svetimkraščių šoniplaukų populiacijomis. Siekiant pamažinti aiškinamojo ekstremalių verčių poveikį ežero ploto vertinimai buvo transformuoti kvadratine šaknimi.



**4.5.4 paveikslas.** Išmatuotų makrobentosinių bestuburių bendrijos narių vidutinių  $\delta^{13}\text{C}$  verčių intervalo (CR, ‰) priklausomybė nuo svetimkraščių vėžiagyvių gausumo (SVG, ind. per pastangą) ežeruose su svetimkraštėmis šoniplaukų rūšimis. Siekiant pamažinti aiškinamojo ekstremalių verčių poveikį svetimkraščių vėžiagyvių gausumo vertinimai buvo transformuoti kvadratine šaknimi.



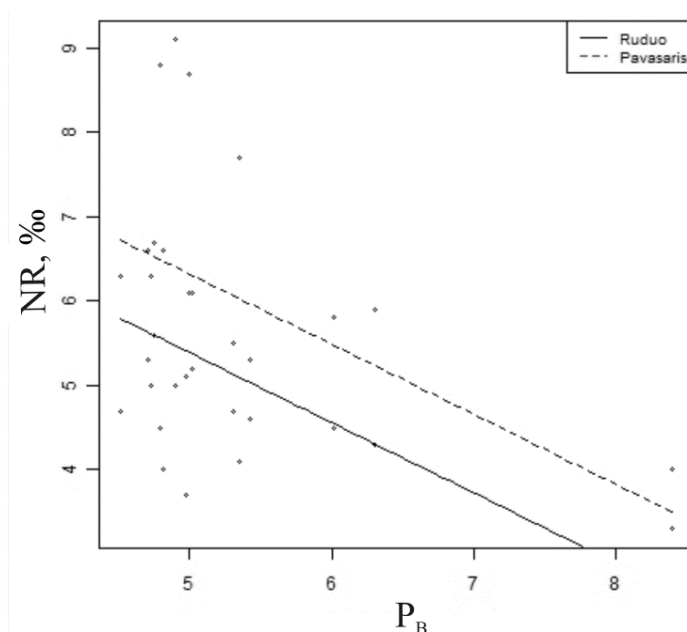
**4.5.5 paveikslas.** Bestuburių bendrijos narių bendros izotopinės erdvės ( $BE, \text{‰}^2$ ) priklausomybė nuo svetimkraščių vėžiagyvių gausumo (SVG, ind. per pastangą) ežerų litoralėje 2009–2012 m. pavasario bei rudens sezonais. Siekiant pamažinti nepriklausomo kintamojo ekstremalių verčių poveikį svetimkraščių vėžiagyvių gausumas ežerų litoralėje transformuotas kvadratine šaknimi.



**4.5.6 paveikslas.** Makrobentosinių bestuburių bendrijos narių bendros izotopinės erdvės ( $BE, \text{‰}^2$ ) priklausomybė nuo santykinio vandens skaidrumo ežeruose ( $D_s, m$ ) su (*Yra*) ir be (*Nėra*) svetimkraščių šoniplaukų.

Svetimkraščių vėžiagyvių gausumas reikšmingai įtakojo ir vidutinį bestuburių bendrijos narių atstumą iki visų bendrijos narių izotopų verčių aritmetinio centro (NC) ir vidutinį atstumą iki artimiausio kaimyno (NK). NC atspindi bendrą mitybinę įvairovę bendrijoje tuo tarpu NK parodo bendrijos mitybos tinklo surištumą. Abu šiuos parametrus svetimkraščių vėžiagyvių

gausumas įtakojo teigiamai. Tuo tarpu bestuburių bendrijos narių išmatuotų vidutinių  $\delta^{15}\text{N}$  verčių intervalas (NR), kuris atspindi vidutinį mitybos grandinės ilgį bendrijoje, nepriklausė nuo svetimkraščių vėžiagyvių buvimo ežere. NR priklausė nuo bendro fosforo kiekio vandenyje ir sezono (4.5.7 pav.). Nuo svetimkraščių vėžiagyvių buvimo ežere taip pat nepriklausė ir išmatuotos standartinio artimiausio kaimyno atstumo nuokrypio vertės (SKNN), kurios parodo mitybos nišų išsibarstymo tolygumą bendrijoje (4.5.5 lentelė).



**4.5.7 paveikslas.** Išmatuotų bestuburių bendrijos narių  $\delta^{15}\text{N}$  vidutinių verčių intervalo (NR) priklausomybė nuo bendro fosforo kiekio ežero vandenyje pavasario ir rudens sezonais. Siekiant pamažinti aiškinamojo ekstremalių verčių poveikį bendras fosforo kiekis vandenyje ( $P_B$ ) transformuotas kvadratine šaknimi.

Apibendrinant galima teigti, kad svetimkraščių vėžiagyvių gausumas ežere reikšmingai įtakoja daugelį išmatuotų makrobentosinių bestuburių bendrijų izotopinės nišos parametrų vertes ežerų litoralėse. Tačiau rezultatai nėra vienareikšmiški. Viena vertus ežeruose be svetimkraščių šoniplaukų rūšių bestuburių izotopinės nišos parametrų vertės buvo didesnės. Kita vertus svetimkraštėmis šoniplaukomis apgyvendintuose ežeruose minėtų parametrų vertės buvo teigiamai susiję su bendru svetimkraščių vėžiagyvių gausumu ežerų litoralėse. Daugialypė tiesinė regresija taip pat parodė, kad bestuburių izotopinės nišos parametrų vertės priklauso ir nuo aplinkos veiksnių, tokių kaip ežero dydis, vandens skaidrumas bei fosforo kiekis vandenyje ar sezonas.

#### 4.6. Svetimkraščių vėžiagyvių įtaka žuvų bendrijų izotopinės nišos parametrų ežeruose

**Daugiamatė perteklinė analizė.** Siekiant aprašyti, kaip individualūs ežero fiziko-cheminiai bei litoralės bestuburių bendrijos parametrai įtakoja žuvų bendrijų izotopinės erdvės parametrų vertes taip pat buvo atlikta perteklinė analizė. Kaip nepriklausomi aplinkos kintamieji į analizę buvo įtraukti tie patys abiotiniai (A,  $D_{AV}$ , P,  $D_S$ , CHL,  $N_B$ ,  $P_B$ , S) bei biotiniai (MB, H, SVG, SVB,  $SV_A$ ,  $SV_B$ ) veiksniai kaip ir bestuburių bendrijų analizės metu. Kaip priklausomi kintamieji į analizę buvo įtrauktos žuvų bendrijų izotopinių nišų parametrų (NR, CR, BE, NC, NK, SKNN) vertės. Atlikta daugiamatė perteklinė analizė parodė, kad visi analizėje panaudoti nepriklausomi kintamieji bendrai paaiškino 79 % izotopinės nišos parametrų kitimo žuvų bendrijose (4.6.1 pav.). Suskirsčius aiškinamuosius kintamuosius į aplinkos bei makrobentosinių bestuburių nepriklausomų kintamųjų grupes, gauti atskirų grupių paaiškintų variacijų įvertinimai (4.6.1 lentelė). Analizė parodė, kad aplinkos nepriklausomi kintamieji atskirai buvo susiję su 59 % žuvų bendrijų izotopinių nišų parametrų kitimo ežeruose. Tuo tarpu makrobentosinių bestuburių bendrijų kintamieji paaiškino tik 39 % viso žuvų bendrijų izotopinių nišų parametrų kitimo ežeruose (4.6.2 pav.).

**4.6.1 lentelė.** Daugiamatės perteklinės analizės atskirų nepriklausomų kintamųjų grupių paaiškintos priklausomų kintamųjų variacijos įvertinimas: paaiškinta priklausomų kintamųjų kitimo dalis (*Paaiškinta variacija*) bei jos procentinė išraiška (%).

Nepriklausomi kintamieji	Paaiškinta variacija	%
Visi kintamieji	0,79	79
Aplinkos kintamieji	0,59	59
Makrobentosinių bestuburių kintamieji	0,39	39
Aplinkos kintamieji su makrobentosinių bestuburių kintamaisiais kaip „ <i>covariables</i> “	0,41	41
Makrobentosinių bestuburių kintamieji su aplinkos kintamaisiais kaip „ <i>covariables</i> “	0,20	20

Atlikta daugiamatė perteklinė analizė taip pat parodė, kaip žuvų bendrijų izotopinių nišų parametrų kitimo paaiškinta dalis pasiskirsto tarp skirtingų

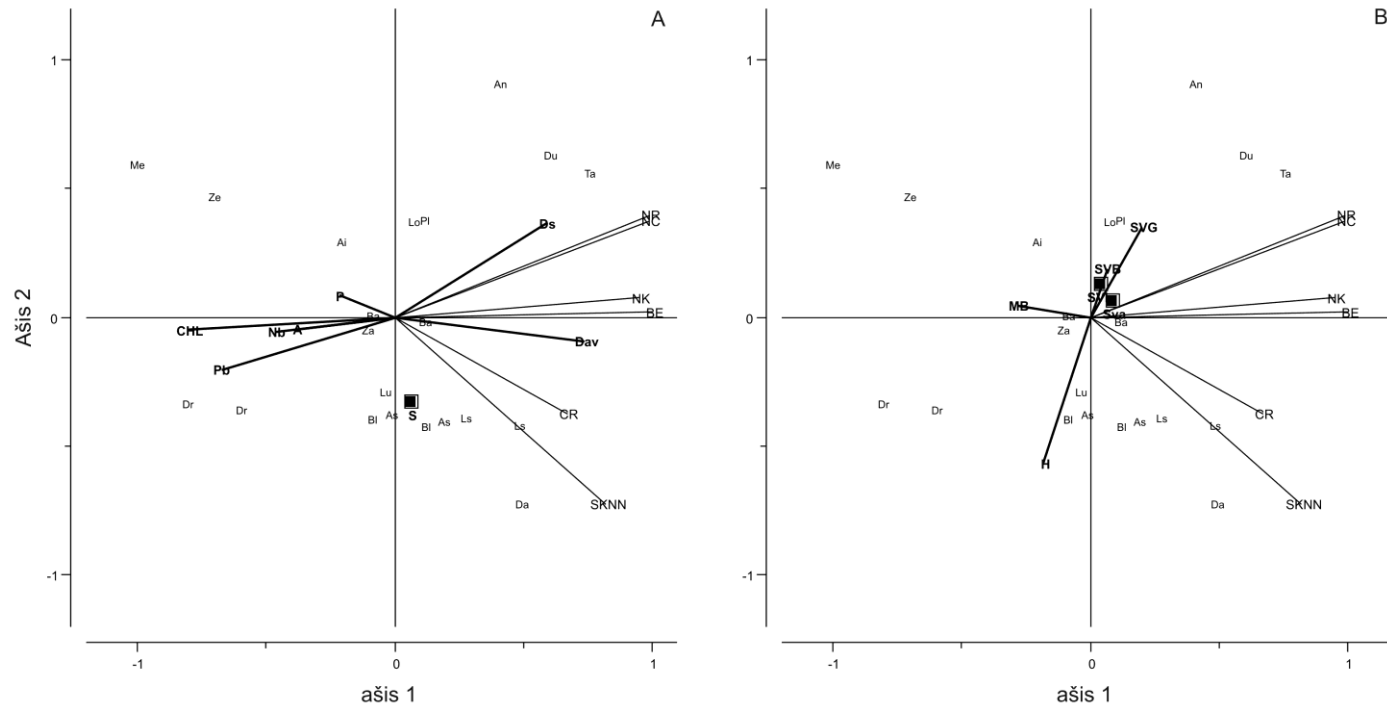
aiškinamųjų kintamųjų grupių. Analizė parodė, kad didesnę dalį (41 %) žuvų bendrijų izotopinių nišų parametrų variacijos paaiškina aplinkos parametrai. Tuo tarpu makrobentosinių bestuburių bendrijos parametrai buvo susiję tik su 20 % žuvų bendrijos izotopinės nišos kitimo. 21 % kitimo buvo susiję tiek su aplinkos, tiek ir su makrobentosinių aiškinamaisiais kintamaisiais (4.6.2 lentelė).

**4.6.2 lentelė.** Paaiškintos priklausomų kintamųjų variacijos susiskaldymas pagal aiškinamuosius šaltinius: paaiškintos variacijos dalis (*Variacija*) bei jos procentinė išraiška (%).

Šaltinis	Variacija	%
Aplinkos kintamieji	0,41	41
Makrobentosinių kintamieji	0,20	20
Bendrai visi nepriklausomi kintamieji	0,18	18
Liekamoji (nepaaiškinta) variacija	0,21	21
Bendra		100

Atlikta daugiamatė perteklinė analizė parodė, kad žuvų bendrijos izotopinės nišos parametrų verčių išsibarstymas yra labiau susijęs su aplinkos veiksniais, nei su bestuburių bendrijų parametrais.

**Daugialypė tiesinė regresija.** Siekiant nustatyti svetimkraščių vėžiagyvių įtaką žuvų bendrijos izotopinės nišos parametrams ežeruose buvo atlikta daugialypė tiesinė regresija. Jos metu buvo siekiama nustatyti, ar svetimkraščių vėžiagyvių buvimas ežere patikimai įtakoja žuvų bendrijų izotopinių nišų parametrų verčių pasiskirstymą tirtuose ežeruose. Kaip ir bestuburių atveju į analizę buvo įtraukti ežerų morfometriniai ( $A$ ,  $D_{AV}$ ,  $P$ ), trofinės būklės ( $D_S$ ,  $CHL$ ,  $N_B$ ,  $P_B$ ) bei makrobentosinių bestuburių bendrijų ( $MB$ ,  $H$ ,  $SVG$ ,  $SVB$ ) rodikliai. Svetimkraščių šoniplaukų buvimas ( $SV_A$ ) bei bendro svetimkraščių vėžiagyvių gausumo klasės ( $SV_B$ ) pagal makrobentosinio bei vėžių tyrimų duomenis ežero litoralėje, buvo įtraukti kaip kategoriniai veiksniai. Taip pat kaip kategorinis veiksnys buvo įtrauktas sezonas ( $S$ ). Siekiant pamažinti aiškinančiųjų kintamųjų ekstremalių verčių poveikį  $P_B$ ,  $A$ ,  $P$ ,  $SVG$ ,  $SVB$  ir  $MB$  parametrai buvo transformuoti kvadratine šaknimi.



**4.6.1 paveikslas.** Žuvų bendrijų izotopinių nišų parametrų kitimo ryšiai su ežero abiotiniais bei biotiniais veiksniais. Nepriklausomi kintamieji bei visos ašys kartu paaiškino 79 % priklausomų parametrų variacijos (daugiamatė perteklinė analizė, Monte Karlo reikšmingumo testas visoms kanoninėms ašims:  $F = 1,67$ ,  $p = 0,20$ ). Priklausomi kintamieji (plonos linijos): žuvų bendrijų izotopinių nišų parametrai NR, CR, BE, NC, NK ir SKNN). Nepriklausomi kintamieji (storos linijos): ežero morfometriniai parametrai: plotas (A), vidutinis gylis ( $D_{AV}$ ), pratakumas (P); ežero trofinės būklės rodikliai: santykinis skaidrumas ( $D_S$ ), chlorofilo *a* koncentracija vandenyje (CHL), bendras azoto ( $N_B$ ) bei fosforo ( $P_B$ ) kiekis vandenyje; makrobestuburių bendrijų rodikliai: makrobestuburių biomasė (MB) ir įvairovė (H) ežero litoralėje, svetimkraščių vėžiagyvių gausumas (SVG) ir biomasė (SVB) ežero litoralėje. Kategoriniai nepriklausomi kintamieji: sezonas (S), svetimkraščių šoniplaukų buvimas ( $SV_A$ ) bei svetimkraščių vėžiagyvių gausumo klasės ( $SV_B$ ), pagal makrobentosos bei vėžių tyrimų duomenis ežero litoralėje. Priklausomų kintamųjų ryšiai su abiotiniais bei biotiniais nepriklausomais kintamaisiais atitinkamai pavaizduoti A ir B paveiksluose.





Atlikus daugialypę tiesinę regresiją gautos tiesinės regresijos lygtys, patikimai aprašančios žuvų bendrijų izotopinių nišų parametrų priklausomybę nuo aukščiau išvardintų aiškinamųjų kintamųjų. Lygčių bendri parametrai bei jos aiškinamųjų narių regresijos koeficientai pateikiami 4.6.3 ir 4.6.4 lentelėse.

**4.6.3 lentelė.** Daugialypės tiesinės regresijos lygčių, aprašančių žuvų bendrijų izotopinės nišos parametrų kitimą tirtuose ežeruose, bendri parametrai: daugialypės regresijos apibrėžtumo koeficientas (angl. *R square*) ( $r^2$ ), daugialypės regresijos koreguotas apibrėžtumo koeficientas (angl. *adjusted R square*) ( $r^2_{adj}$ ), F kriterijus ( $F$ ), reikšmingumo lygmuo ( $p$ ) bei standartinė paklaida (SE).

Parametrai	$r^2$	$r^2_{adj}$	$F$	$p$	SE
NR	0,64	0,57	$F_{3,17} = 9,87$	0,0005	0,74
CR	0,20	0,15	$F_{1,19} = 4,61$	0,0449	1,49
BE	0,49	0,43	$F_{2,18} = 8,58$	0,002	3,40
NC	0,73	0,66	$F_{4,16} = 10,90$	0,0002	0,20
NK	0,64	0,60	$F_{2,18} = 16,00$	0,0001	0,11
NKNN	0,59	0,48	$F_{4,16} = 5,66$	0,0049	0,16

**4.6.4 lentelė.** Daugialypės tiesinė regresijos lygčių, aprašančių žuvų bendrijų izotopinės nišos parametrų kitimą, laisvieji nariai (angl. *Intercept*) ir regresijos koeficientai. Priklausomi kintamieji: žuvų bendrijos narių vidutinių  $\delta^{15}\text{N}$  verčių intervalas (NR), bendrijos narių vidutinių  $\delta^{13}\text{C}$  verčių intervalas (CR), bendras visų bendrijos narių užimamas plotas dviašėje  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  koordinatinių plokštumoje (BE), vidutinis mitybos tinklo narių atstumas iki aritmetinio centro (NC), vidutinis artimiausio kaimyno atstumas (NK), standartinis artimiausio kaimyno atstumo nuokrypis (NKNN). Aiškinamieji kintamieji: ežero plotas (A), santykinis skaidrumas ( $D_S$ ), bendras fosforo kiekis vandenyje ( $P_B$ ), sezonas (S), bendra makrobestuburių biomasė (MB) ir bendras svetimkraščių vėžiagyvių gausumas (SVG) bei svetimkraščių šoniplaukų buvimas ( $SV_A$ ) ežerų litoralėje. Parodyti tik reikšmingiausi nepriklausomi kintamieji. Žvaigždute pažymėti reikšmingi regresijos koeficientai ( $p < 0,05$ ).

Priklausomi kintamieji	Nepriklausomi kintamieji						
	Intercept	$D_{AV}$	A	Chl	$P_B$	H	MB
NR	9,34	0,13*	–	–	-0,44*	-1,30*	–
CR	6,09	–	–	-0,21*	–	–	–
BE	16,17	–	-0,10	-1,07*	–	–	–
NC	3,15	0,04*	0,01	–	-0,24*	-0,35	–
NK	1,29	–	–	-0,03*	-0,0003*	–	–
NKNN	-0,54	0,05*	0,004	–	–	0,33*	-0,07

Atlikta analizė parodė, kad nei vieno žuvų bendrijos izotopinės nišos parametrų svetimkraščių vėžiagyvių buvimas ežere neįtakoja. Dalis izotopinės nišos parametrų buvo susiję su bestuburių įvairove ežero litoralėje (4.6.4 lentelė). Žuvų bendrijų izotopinės nišos parametrai tirtuose ežeruose priklausė nuo ežero vidutinio gylio bei ežero trofinę būklę apibendrinančių parametrų, tokių kaip chlorofilo *a* kiekis bei bendro fosforo kiekis vandenyje. Taigi galima

teigti, kad svetimkraščių vėžiagyvių buvimas ežere žuvų bendrijos izotopinės nišos neįtakoja. Ji priklauso nuo ežero fizinių bei cheminių parametrų ir makrobentosinių bestuburių įvairovės ežero litoralėje.

## 5. REZULTATU APTARIMAS

Didžioji dalis Lietuvos ežeruose sutinkamų svetimkraščių vėžiagyvių buvo tikslingai apgyvendinti ežeruose. Pagrindinis introdukcijų tikslas buvo praturtinti žuvų mitybinę bazę bei taip pakelti žuvų produkciją Lietuvos ežeruose. Buvo tikimasi, kad svetimkraščiai vėžiagyviai sukurs gausias populiacijas ežerų litoralėse bei taps vertingu bei lengvai prieinamu žuvų maistu. Taip pat buvo tikimasi, kad svetimkraščiai vėžiagyviai padidins pirminės produkcijos įsisavinimą bei sutrumpins mitybos grandines ežerų litoralėse. Tuo būdu pagerės žuvų mityba, pagreitės jų augimas bei išaugs jų produkcija ežeruose (Гасюнас, 1963). Tačiau šio darbo metu nebuvo rasta jokių tai patvirtinančių faktų. Atlikta ešerio jauniklių kaip modelinės žuvies mitybos analizė parodė, kad nors ir svetimkraščių šoniplaukų bei mizidžių buvimas ežere reikšmingai pakeičia ešerio mitybą, tačiau ryškių ešerių mitybinės nišos skirtumų tarp svetimkraščiais vėžiagyviais praturtintų ežerų ir ežerų be jų nėra. Atlikta ešerių jauniklių augimo analizė taip pat nerodė jokių reikšmingų ešerių augimo skirtumų ežeruose, praturtintuose svetimkraštėmis rūšimis lyginant su kitais, svetimkraštėmis rūšimis neapgyvendintais ežerais. Galiausiai žuvų sugavimai ežerų priekrantėse taip pat nebuvo reikšmingai didesni ežeruose su svetimkraštėmis vėžiagyvių populiacijomis lyginant su ežerais nepraturtintais svetimkraštėmis vėžiagyvių rūšimis. Vis tik teigti, kad svetimkraščių vėžiagyvių introdukcija teigiamai nepaveikė žuvų produkcijos atskiruose vėžiagyviais praturtintuose ežeruose negalime. Tyrimų metu gauti duomenys nepaneigė, kad atskiruose ežeruose svetimkraščių vėžiagyvių introdukcija galėjo padidinti žuvų produkciją, jie tik parodė, kad lyginant ežerų grupes teigiamas introdukcijos efektas neišryškėja.

Šio darbo metu taip pat buvo įvertinta svetimkraščių vėžiagyvių vieta ežerų mitybos tinkluose. Rezultatai parodė, kad daugelis svetimkraščių vėžiagyvių rūšių priklausė litoralės mitybinėms grandinėms. Kaip ir buvo galima tikėtis, aukščiausiai mitybos grandinėse stovėjo invaziniai vėžiai, kurie tirtuose ežeruose buvo priskirti antriniamis vartotojams. Svetimkraštės

šoniplaukos pagal savo užimamą padėtį mitybos tinkluose buvo artimos pirminiems vartotojams. Tuo tarpu svetimkraščių mizidžių vieta mitybos tinkle sezono eigoje reikšmingai keitėsi, pavasario sezono jos buvo plėšresnės lyginant su rudens sezonu.

Šio darbo metu taip pat buvo nustatyta, ar svetimkraščiai vėžiagyviai ežeruose įtakoja makrobentosinių bestuburių bei žuvų bendrijų izotopinės nišos parametrų vertes. Gauti rezultatai parodė, kad svetimkraščiai vėžiagyviai patikimai įtakoja tik makrobentosinių bestuburių bendrijų izotopinių nišų parametrus, tuo tarpu žuvų bendrijų mitybinio tinklo struktūros naujos vėžiagyvių rūšys ežeruose reikšmingai neįtakoja.

## **5.1. Invazinių vėžiagyvių įtaka žuvų mitybai bei augimui ežeruose**

### **5.1.1. Ešerių mityba**

Ešerių mitybos analizė atlikta siekiant įvertinti ar svetimkraščiai vėžiagyviai reikšmingai keičia žuvų mitybą ežeruose. Buvo siekiama atsakyti į kelis pagrindinius klausimus: (1) ar svetimkraščių vėžiagyvių buvimas ežere reikšmingai įtakoja žuvų maisto racioną, (2) ar žuvis ežeruose selektyviai maitinasi svetimkraščiais vėžiagyviais, (3) jei taip, ar dėl to gali reikšmingai pasikeisti žuvų mitybinės nišos plotis. Siekiant atsakyti į šiuos klausimus buvo atlikti modelinės rūšies mitybos tyrimai. Kaip modelinė rūšis buvo pasirinkti pirmų–ketvirtų metų ešerių jaunikliai, nes yra žinoma, kad tokio amžiaus ešeriai intensyviai maitinasi litoralės vėžiagyviais kituose vandens telkiniuose (Бубинас, 1979a; Кублицкас ir Бубинас, 1985). Šio darbo metu atlikta ešerių mitybos analizė parodė, kad ešerių jaunikliai svetimkraštėmis mizidėmis bei šoniplaukomis pradeda maitintis jau pirmaisiais savo gyvenimo metais. Ežeruose, kur Ponto-Kaspijos regiono mizidės buvo gausios, jos sudarė reikšmingą pirmamečių bei antramečių ešerių mitybos dalį. Tuo tarpu ežeruose be svetimkraščių mizidžių šio amžiaus ešerių mityboje dominavo zooplanktonas. Tyrimai taip pat parodė, kad ešerių jaunikliai selektyviai

maitinosi svetimkraštėmis mizidėmis ežerų litoralėje. Žinoma, toks ešerių jauniklių mitybinis išrankumas svetimkraštėms mizidėms galėjo būti įtakotas ir dėl to, kad makrobentosinių bestuburių kiekybiniai mėginiai imti sekliai, t. y. litoralėje iki 1 m gylio. Tuo tarpu ežerų litoralėje gyvenančios mizidės *P. lacustris* koncentruojasi kelių metrų gylyje, todėl jų gausumas makrobentosinių bestuburių mėginiuose galėjo būti mažesnis lyginant su tomis vietomis, kur ešeriai maitinosi. Tačiau tai nekeičia fakto, kad ešerių jaunikliai noriai maitinasi svetimkraštėmis mizidėmis. Tyrimai parodė, kad introdukuotų mizidžių dalis ešerių mitybos racione pradeda mažėti trečiaisiais jų gyvenimo metais, nuo tada jų mityboje pradeda didėti šoniplaukų dalis. Taigi svetimkraštės mizidės yra reikšmingos pirmaisiais bei antraisiais ešerių gyvenimo metais, tuo tarpu svetimkraščių šoniplaukų dalis ešerių mityboje išauga trečiaisiais ešerių gyvenimo metais. Aukštesniųjų vėžiagyvių dalis šio amžiaus ešerių maisto racione taip pat buvo reikšmingai didesnė ežeruose su gausiomis svetimkraščių vėžiagyvių populiacijomis lyginant su ešerių maisto racionu ežeruose be svetimkraščių vėžiagyvių.

Ešerių mitybos analizė taip pat atskleidė, kad svetimkraščiai vėžiagyviai įtakoja ešerių mitybą. Yra žinoma, kad ešeris keičia savo mitybos racioną priklausomai nuo kūno dydžio. Ešerių jaunikliai minta zooplanktonu, vėliau, kiek paūgėję, pradeda maitintis dugno bestuburiais, kol gailiausiai pasiekę kritinį dydį ima maitintis kitomis žuvimis (Hjelm ir kt., 2000; Svanbäck ir Eklöv, 2002). Ešerių mitybos analizė taip pat parodė, kad ešerių jaunikliai ežeruose su gausiomis invazinių *P. lacustris* mizidžių populiacijomis, anksčiau pradeda maitintis makrobentosiniais bestuburiais. Ežeruose su svetimkraštėmis mizidėmis ešeriai minėtą mitybos persijungimą perėjo pirmais ar antrais gyvenimo metais, tuo tarpu kituose ežeruose minėtas mitybos pasikeitimas vyko trečiaisiais jų gyvenimo metais. Toks ankstyvas ešerių perėjimas maitintis makrobentosiniais bestuburiais gali būti aiškinamas invazinių mizidžių poveikiu zooplanktono bendrijoms ežerų litoralėje. Kadangi svetimkraštės mizidės, ypač *P. lacustris*, yra dalinai plėšrios bei geba maitintis zooplanktonu (Lesutiene ir kt., 2007), tad gali sumažinti zooplanktono gyvūnų

prieinamumą žuvų jaunikliams. Toks svetimkraščių mizidžių introdukcijos poveikis buvo stebimas Švedijos bei Šiaurės Amerikos ežeruose introdukavus pelaginę *M. relictus* mizidę (Lasenby ir kt., 1986). Tačiau tokį ešerių jauniklių ankstyvą perėjimą maitintis bentoso organizmais gali įtakoti ir didelė kitų planktofaginių žuvų gausa ežero litoralėje. Tai reikalauja detalesnių tyrimų.

Ešerių mitybos tyrimai parodė, kad ežeruose su gausiomis svetimkraščių šoniplaukų ir mizidžių populiacijomis ešerių jauniklių mitybos racionas reikšmingai skyrėsi nuo ešerių maisto raciono ežeruose be svetimkraščių vėžiagyvių. Tai įrodo, kad gausios svetimkraščių šoniplaukų bei mizidžių populiacijos išties gali reikšmingai pakeisti kai kurių žuvų rūšių mitybą. Bet ar dėl to gali susiaurėti žuvų mitybinės nišos plotis?

Ešerių mitybos analizė parodė, kad ešerių jaunikliai suvartojo daugiau aukštesniųjų vėžiagyvių tuose ežeruose, kur yra gausios introdukuotų mizidžių bei šoniplaukų populiacijos. Todėl yra tikėtina, kad ešerių jauniklių mitybos įvairovė turėtų būti mažesnė, t. y. mitybinės nišos plotis siauresnis ežeruose su gausiomis svetimkraščių vėžiagyvių populiacijomis. Pirma, žuvis gali specializuotis maitintis šiais lengvai prieinamais bei kaloringais bestuburiais. Antra, introdukuoti Ponto-Kaspijos vėžiagyviai bent jau šoniplaukos sumažina bentoso autochtoninių rūšių įvairovę litoralės bendrijose (Gumuliauskaitė ir Arbačiauskas, 2008). Tačiau ši hipotezė nepasitvirtino, nors ir buvo nustatyta ešerių jauniklių selektyvi mityba svetimkraštėmis mizidėmis ežeruose. Atlikta statistinė analizė neparodė jokių reikšmingų ešerių jauniklių mitybinės nišos pločio skirtumų ežeruose su ir be gausių introdukuotų vėžiagyvių populiacijų. Tai jog gausios svetimkraščių vėžiagyvių populiacijos nepadidina ešerių mitybinės specializacijos, neprieštarauja žinomoms tiesoms. Ešeriai žinomi kaip oportunistiniai plėšrūnai, kuriems nėra būdinga mitybinė specializacija (Hjelm ir kt., 2000; Svanbäck ir Eklöv, 2002). Jie ėda aukas, kurios yra prieinamos, lengvai sugaunamos bei yra ne per didelės, kad būtų prarytos. Tačiau neatmestina tikimybė, kad kitos žuvų rūšys gali reikšmingai pakeisti savo mitybos racioną ežeruose su gausiomis svetimkraštėmis šoniplaukų bei mizidžių rūšimis. Pavyzdžiui, tyrimų metu Dusios ežere buvo stebima masiška

naktinė stintų migracija į ežero priekrantę maitintis svetimkraštėmis šoniplaukomis (Arbačiauskas ir kt., 2010). Siekiant įvertinti svetimkraščių vėžiagyvių poveikį kitų žuvų rūšių mitybai ežeruose reikia detalesnių tyrimų.

Apibendrinant ešerių mitybos tyrimus galima teigti, kad introdukuotos šoniplaukos bei mizidės kai yra gausios sudaro reikšmingą dalį ešerių jauniklių mityboje. Ešeriai jomis maitintis pradeda jau pirmaisiais metais. Ežeruose su gausiomis mizidžių populiacijomis ešeriai anksčiau pereina maitintis nuo zooplanktono prie dugno bestuburių, dėl to, kad mizidės yra lengvai prieinamas grobis ir tikėtina dėl to, kad sumažėja zooplanktono išteklių priekrantėje. Tačiau svetimkraščiai vėžiagyviai ešerių mitybinės nišos pločio reikšmingai neįtakoja. Ešeriai yra oportunistiniai plėšrūnai. Jie ėda aukas, kurios yra prieinamos, lengvai sugaunamos bei yra ne per didelės, kad būtų suėstos.

### **5.1.2. Ešerių augimas**

Vienas iš šio darbo uždavinių buvo patikrinti vėžiagyvių introdukcijos hipotezę, pagal kurią žuvis turėtų geriau augti vėžiagyviais praturtintuose ežeruose. Siekiant atsakyti į šį klausimą buvo palygintas ešerių jauniklių augimas ežeruose su ir be gausių svetimkraščių šoniplaukų bei mizidžių populiacijų. Tyrimai parodė, kad kai kuriuose ežeruose minėti svetimkraščiai vėžiagyviai suformavo labai gausias populiacijas, tapo lengvai prieinamu žuvų maistu bei dominavo ešerių jauniklių mityboje. Taigi šie vėžiagyviai galėjo įtakoti ešerių somatinį augimą. Vis tik atlikta ešerių somatinio augimo analizė nepatvirtino anksčiau keltos hipotezės, kad žuvis geriau auga ežeruose su gausiomis litoralėje gyvenančiomis šoniplaukų bei mizidžių populiacijomis, kurios susiformavo introdukavus Ponto-Kaspijos aukštesniųjų vėžiagyvių rūšis. Tyrimų metu nebuvo nustatyta jokių ryškių ešerių svorio, ilgio ar augimo skirtumų tarp ežerų su gausiomis svetimkraščių vėžiagyvių populiacijomis ir ežeruose be svetimkraščių vėžiagyvių. Žinoma, negalima atmesti, kad gausios

svetimkraščių vėžiagyvių populiacijos atskiruose ežeruose tam tikru ešerių amžiaus tarpsniu gali nulemti spartesnę jų augimą.

Apibendrinant atliktus tyrimus galima teigti, kad ešeriai nors ir maitinasi svetimkraštėmis rūšimis, vis tik jų augimas dėl to ženkliai nepagerėjo. Taigi įrodymų, patvirtinančių, kad introdukuotos šoniplaukų bei mizidžių rūšys galėtų reikšmingai įtakoti žuvų mitybą bei jų augimą rasta nebuvo.

### **5.1.3. Žuvų ištekliai**

Šio darbo metu taip pat siekta atsakyti į klausimą, ar gausios svetimkraštės šoniplaukų bei mizidžių populiacijos ežerų litoralėse gali įtakoti žuvų išteklius ežeruose. Svetimkraštės šoniplaukos bei mizidės Lietuvos ežeruose buvo introdukuotos siekiant pakelti verslinių žuvų produkciją (Гасюнас, 1963; Вайтонис ir kt., 1990). Tačiau iki šiol nebuvo atlikta jokių lyginamųjų žuvų išteklių ežeruose tyrimų, kurie patvirtintu ar atmestu šią hipotezę. Šio darbo metu atlikta litoralėje besimaitinančių žuvų sugavimų analizė ežeruose paneigė minėtą hipotezę. Tyrimai neparodė jokių reikšmingų žuvų išteklių skirtumų ežeruose, praturtintuose svetimkraštėmis mizidžių bei šoniplaukų rūšimis ir ežeruose be jų. Žinoma, negalima atmesti, kad gausios svetimkraščių vėžiagyvių populiacijos gali reikšmingai padidinti atskirų žuvų rūšių išteklius ežeruose. Tačiau bendri žuvų ištekliai svetimkraštėmis rūšimis praturtintose ežerų litoralėse nesiskiria nuo ežerų nepraturtintų svetimkraštėmis rūšimis. Todėl, nors ir žuvys pradėjo maitintis naujomis vėžiagyvių rūšimis, pirminis svetimkraščių vėžiagyvių introdukcijos tikslas – padidinti žuvų išteklius ežeruose – nebuvo pasiektas.

## **5.2. Svetimkraščių vėžiagyvių vieta ežero mitybos tinkle**

Vienas iš šio darbo uždavinių buvo įvertinti svetimkraščių aukštesniųjų vėžiagyvių užimamą padėtį ežerų mitybos tinkluose. Tam tikslui į pagalbą buvo pasitelkta stabiliųjų anglies ( $\delta^{13}\text{C}$ ) bei azoto ( $\delta^{15}\text{N}$ ) izotopų analizė.



Ekologiniuose tyrimuose dažnai gyvūno užimama vieta dviašėje  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  koordinacijų sistemoje vertinama kaip jo užimama mitybinė vieta ežero mitybos tinkle (Layman ir kt., 2007a, 2011). Žinoma, toks mitybinės nišos vertinimas yra apytikslis, tačiau dažnai naudojamas aprašant žuvų (Quevedo, 2009; Zambrano ir kt., 2010; Nilsson ir kt., 2012) ar bestuburių (Roth ir kt., 2006; Winemiller, 2007) užimamą padėtį ežero mitybos tinkle. Šiame darbe, remiantis išmatuotomis svetimkraščių vėžiagyvių  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertėmis, buvo vertinamas jų užimamas mitybinis lygmuo mitybos grandinėje bei ežero litoralėje susiformavusios organikos suvartojimas. Apskaičiuotos parametru vertės parodė svetimkraščių mizidžių, šoniplaukų bei vėžių užimamą vietą ežero mitybos tinkle pavasario bei rudens sezonais.

### 5.2.1. Mizidės

Atlikti tyrimai, priešingai nei buvo manyta prieš mizidžių introdukciją, parodė, kad svetimkraštės mizidės, ypač *P. lacustris*, pavasari ežerų mitybos grandinėse stovi aukščiau nei pirminiai vartotojai, o tai parodo, kad mizidės nevengia gyvūninio maisto. Panašius rezultatus, patvirtinančius *P. lacustris* visaėdystę, gavo ir kiti šių mizidžių užimamą mitybinį lygmenį ežeruose vertinę autoriai (Arbačiauskas ir kt., 2013). Pavasario sezonu *P. lacustris* mityboje taip pat reikšmingai sumažėja litoralėje susiformavusios organikos suvartojimas, o tai reiškia, kad nemažą dalį organikos ji gauna iš pelaginių mitybos grandinių, priešingai nei buvo manyta prieš introdukciją. Tyrimai taip pat atskleidė, kad *P. lacustris* yra plėšresnė nei *L. benedeni* mizidė. Ji Daugų ežere pasižymėjo didesnėmis ML vertėmis lyginant su *L. benedeni* ir mitybos grandinėse stovėjo aukščiau. Tokius pat rezultatus gavo ir kiti autoriai, vertinę minėtų mizidžių užimamą mitybinį lygmenį ežeruose (Arbačiauskas ir kt., 2013). Analizė taip pat parodė, kad ežeruose gyvenančios vietinės reliktinės mizidės *M. relicta* užimama vieta ežero mitybos tinkle lyginant su svetimkraščių mizidžių užimama vieta skyrėsi tiek pavasario, tiek ir rudens sezonais, todėl tikėtina, kad šios rūšys tarpusavyje dėl maisto nekonkuruoja.

Pavasarij *P. lacustris* užimama vieta ežero mitybos tinkle buvo panašiausia su vietinių *P. quadrispinosa* bei *S. ambulans* šoniplaukų, nors pastarosios mitybos grandinėje buvo gerokai žemiau. Tai liudija, kad *P. lacustris* savo mityboje vartojo daugiau gyvūninio maisto nei pastarosios šoniplaukos. Tuo tarpu rudenį *P. lacustris* užimama padėtis ežero mitybos tinkle buvo gerokai pasislinkus link litoralės bei persidengė su litoralėje gyvenančiomis svetimkraštėmis šoniplaukomis ir *O. limosus* vėžiu. Su vietinėmis aukštesniųjų vėžiagyvių rūšimis *P. lacustris* rudenį nepersidengė. Įdomu tai, kad invazinės *P. lacustris* užimama vieta ežero mitybos tinkle reikšmingai varijavo sezono eigoje, ko nebuvo pastebėta kitose aukštesniųjų vėžiagyvių rūšyse. Tai patvirtina *P. lacustris* kaip rūšies didelį mitybos plastiškumą lyginant su kitais vietiniais aukštesniais vėžiagyviais ežeruose. Apibendrinus galima teigti, kad *P. lacustris* Lietuvos ežeruose užima unikalią vietinėms aukštesniesiems vėžiagyviams nebūdingą mitybinę nišą. Pavasarį minėta mizidė labiau minta pelaginiame tinkle. Jos aukštos ML vertės rodo, kad šiuo metų laiku ji pakankamai daug suvartoja zooplanktono, galbūt jai būdingas ir kanibalizmas. Tuo tarpu rudenį, ši mizidžių rūšis pasitraukia link priekrantės ir ima intensyviai maitintis litoralėje, kur sezono gale susidaro dideli kiekiai irstančios organikos (makrofitų nuokritų). Analogiškos tendencijos atskleistos tiriant *P. lacustris* mitybą Kuršių mariose, kur buvo nustatyti tokie pat sezoniniai *P. lacustris* mitybos pokyčiai (Lesutiene ir kt., 2007, 2008).

Tuo tarpu kita svetimkraštė mizidė *L. benedeni* buvo vienodai susijusi tiek su pelaginėmis, tiek su litoralinėmis mitybos grandinėmis. Litoralėje susiformavusi pirminė produkcija sudarė apie pusę jos mitybos, kitą pusę sudarė organika, atkeliavusi iš pelaginių mitybos grandinių, o ši proporcija buvo išlaikyta tiek rudens, tiek ir pavasario sezonais. Tokie rezultatai prieštaravo prieš introdukciją vyravusiai nuomonei, kad *L. benedeni* mizidės yra žolėdės bei maitinasi ežerų litoralėje. Tačiau duomenų, kad *L. benedeni* maitinasi pelaginėse mitybos grandinėse yra žinoma ir iš kitų tyrimų. Neseniai atlikti tyrimai parodė, kad *L. benedeni* mityboje labiau vyrauja pelagialėje nei litoralėje susiformavusi pirminė produkcija (Fink ir Harrod, 2013). Įvertintas

*L. benedeni* mitybinis lygmuo parodė, kad ši mizidžių rūšis ežeruose taip pat yra visaėdė, bei užimama aukštesnę vietą mitybinėse grandinėse nei pirminiai vartotojai. Tai rodo, kad *L. benedeni* panašiai, nors ir ne taip reikšmingai, kaip ir *P. lacustris*, savo maisto racioną papildo gyvūninės kilmės maistu. O tai sutampa su ankstesniuose tyrimuose dokumentuota *L. benedeni* plėšria mityba (Wittmann ir Ariani, 2000; Fink ir kt., 2012). Šio darbo rezultatai taip pat parodė, kad *L. benedeni* kaip ir *P. lacustris* keičia savo padėtį mitybos grandinėje sezono metu. Šiai mizidei buvo būdingas pavasarinis pakilimas mitybos grandinėje. Panašūs šios rūšies mitybinio lygmens svyravimai buvo nustatyti ir kitų autorių. Fink ir Harrod (2013) taip pat nustatė reikšmingus *L. benedeni*  $\delta^{15}\text{N}$  verčių svyravimus sezono eigoje. Tai rodo, kad *L. benedeni*, kaip ir *P. lacustris*, pavasarį suvartoja daugiau gyvūninio maisto nei rudenį. Šio darbo metu *L. benedeni* rudens sezonu išmatuotos žemos, būdingos žolėdžiams (pirminiams vartotojams) mitybinio lygmens vertės ( $\text{ML} = 2,2$ ), sutapo su kitų autorių nustatytais *L. benedeni* užimamo mitybinio lygmens vertėmis ežeruose (Arbačiauskas ir kt., 2013). Taigi šio darbo metu gauti rezultatai leidžia manyti, kad svetimkraštė *L. benedeni* mizidė maitinasi tiek ežero litoralėje, tiek ir pelagialėje. Minėta mizidžių rūšis yra visaėdė. Dalį jos mitybos sudaro gyvūninės kilmės maistas, kurio dalis mizidžių mityboje rudenį sumažėja.

Nustatyta vietinių, Lietuvos ežeruose gyvenančių *M. relicta* mizidžių užimama vieta ežero mitybiniame tinkle parodė, kad jos ežeruose maitinasi pelaginėse grandinėse. Litoralėje susiformavusios organikos dalis jų mityboje tiek rudens, tiek ir pavasario sezonais neviršija 10 %. Tyrimai taip pat parodė, kad *M. relicta* gerokai plėšresnės nei svetimkraštės *P. lacustris* ar *L. benedeni*. Reliktinės mizidės ežeruose yra tipiniai antriniai vartotojai. Analogiškus rezultatus gavo ir kiti autoriai, kurie tyrė *M. relicta* užimamą mitybinę nišą Šiaurės Amerikos ežeruose (Whall ir Lasenby, 2009). Jie taip pat nustatė kad *M. relicta* yra tipinis antrinis vartotojas, kuris maitinasi ežerų pelagialėje.

Apibendrinus tyrimų rezultatus galima teigti, kad svetimkraštės mizidės yra visaėdės, o ežerų mitybos grandinėse užima aukštesnę vietą nei tipiniai

pirminiai vartotojai. Savo užimama vieta ežero mitybos tinkle jos skiriasi tiek nuo litoralėje, tiek ir nuo pelagialėje gyvenančių bei besimaitinančių aukštesniųjų vėžiagyvių. Dėl šios savo savybės jos padidina pelaginių bei litoralinių mitybinių grandinių surištumą ežere. Misdamos tiek pelaginiame, tiek ir litoraliniame mitybos tinkle bei pačios būdamos plėšrių gyvūnų aukomis, paspartina energijos pernašą iš ežerų litoralės į pelagialę bei atvirkščiai.

### 5.2.2. Šoniplaukos

Darbo rezultatai parodė, kad visos svetimkraštės šoniplaukų rūšys tiek rudens, tiek ir pavasario sezonu maitinasi ežerų litoralėje, t. y. priklausė litoralės mitybos grandinėms. Litoralėje susiformavusios organikos dalis jų mityboje visais sezonais viršijo 80 %. Lyginant svetimkraščių šoniplaukų plėšrumą paaiškėjo, kad *P. robustoides* bei *O. crassus* šoniplaukos tiek rudens, tiek ir pavasario sezonais buvo reikšmingai plėšresnės nei *C. warpachowskyi*, ir ežero mitybinėse grandinėse užėmė aukštesnę vietą nei tipiniai ežero pirminiai vartotojai. Aukščiausiais mitybinio lygmens įvertinimais tirtuose ežeruose pasižymėjo *P. robustoides* ir pagal savo užimamą padėtį mitybos tinkluose ji buvo priskirta visaėdžiams gyvūnams. Kiti autoriai, vertindami *P. robustoides* užimamą padėtį mitybos grandinėse, gavo prieštarigus rezultatus. Bacela-Spychalska ir van der Velde (2013) nustatė, kad minėta šoniplaukų rūšis tirtuose vandens saugyklose yra plėšrūnai. Jų atliktuose tyrimuose *P. robustoides* užėmė net trečią mitybinį lygmenį. Tuo tarpu kitų autorių atlikti tyrimai taip pat parodė, kad *P. robustoides* vandens telkiniuose užima tarpinę padėtį tarp antro bei trečio mitybinio lygmens, todėl laikoma visaėde rūšimi (Arbačiauskas ir kt., 2013). Jie taip pat nustatė, kad didesnio trofiškumo vandens telkiniuose minėtos šoniplaukos užima aukštesnę padėtį mitybos grandinėse. Tuo tarpu *C. warpachowskyi* tirtuose ežeruose visais sezonais mitybos grandinėse užėmė ne aukštesnį nei antrą mitybinį lygmenį ir buvo priskirta pirminiams vartotojams. Ji akivaizdžiai buvo mažiau plėšri nei

kitos dvi svetimkraštės šoniplaukos ežerų litoralėje, o jos užimama vieta ežero mitybos tinkle persidengė su vietinės *G. lacustris* šoniplaukos, tipinio pirminio vartotojo ežerų litoralėje, užimama vieta mitybos tinkle. Kitų dviejų svetimkraščių šoniplaukų (*P. robustoides* ir *O. crassus*) užimama vieta ežero mitybos tinkle nebuvo panaši į nei vienos vietinės aukštesniųjų vėžiagyvių rūšies poziciją ežero mitybos tinkle.

Apibendrinant tyrimų rezultatus galima teigti, kad kaip ir buvo tikėtasi prieš šoniplaukų introdukciją, visos svetimkraštės šoniplaukos priklausė ežero litoraliniam mitybos tinklui. *Chaetogammarus warpachowskyi* buvo tipinis pirminis vartotojas, kuris užimė labai panašią izotopinę nišą su vietine *G. lacustris* šoniplaukų rūšimi. Tuo metu kitos dvi šoniplaukų rūšys pasirodė esančios kiek plėšresnės, nei buvo tikėtasi ir užėmė aukštesnę padėtį nei tipiniai pirminiai vartotojai ežerų mitybos tinkluose. Todėl tikėtinas jų neigiamas poveikis žemiau mitybos grandinėje esančioms vietinėms bestuburių rūšims. Toks neigiamas svetimkraštės *P. robustoides* šoniplaukos poveikis vietinėms bestuburių rūšims ežeruose yra kitų autorių aprašytas anksčiau atliktuose tyrimuose (Arbačiauskas, 2005; Gumuliauskaitė, 2007; Arbačiauskas ir Gumuliauskaitė, 2007; Gumuliauskaitė ir Arbačiauskas 2008).

### 5.2.3. Vėžiai

Kaip parodė tyrimai, svetimkraštis *O. limosus* vėžys tiek pavasarį, tiek ir rudenį priklausė litoralės mitybinėms grandinėms, kur užėmė trečią mitybinį lygmenį. Litoralinė organikos dalis *O. limosus* vėžio mityboje išliko panaši tiek pavasarį, tiek ir rudenį. Mitybos grandinėje jis taip pat užėmė panašią vietą tiek pavasarį, tiek ir rudenį. Kaip parodė tyrimai, *O. limosus* ežerų litoralėje mitybos grandinėse stovi aukščiau už kitas aukštesniųjų vėžiagyvių rūšis. Panašius rezultatus gavo ir kiti tyrėjai (Hecky ir Hesslein, 1995; Roth ir kt., 2006; Stenroth ir kt., 2006; Harrod ir Grey, 2006). Mūsų atlikti tyrimai taip pat parodė, kad vietinis plačiažnyplis vėžys *A. astatus* mitybinėse grandinėse stovi aukščiau už *O. limosus*. Tai parodo, kad *O. limosus* vartoja mažiau gyvūninės

kilmės maisto nei vietinis plačiažnyplis vėžys. Tad gyvūnai jo mitybos racione sudaro mažesnę dalį, nei *A. astatus* vėžio. Įdomu tai, kad *O. limosus* užimama vieta ežero mitybos tinkle tiek pavasarį, tiek ir rudenį buvo artima kitoms svetimkraštėms vėžiagyvių rūšims, tuo tarpu su vietinėmis ji nepersidengė. Bet kokiu atveju nėra abejonės, kad *O. limosus*, būdamas mitybos grandinėse aukščiau už daugumą vėžiagyvių bei vietinių bestuburių rūšių, tiesiogiai per plėšrumą neigiamai veikia kitus bestuburius gyvūnus ežerų litoralėse (Nyström ir kt., 1996).

### **5.3. Svetimkraščių vėžiagyvių įtaka ežerų mitybos tinklams**

Vienas iš šio darbo tikslų buvo įvertinti, ar naujos vėžiagyvių rūšys gali reikšmingai įtakoti ežero mitybos tinklų struktūrą. Tam tikslui pavasario bei rudens sezonais buvo įvertinti litoralės bestuburių bei žuvų bendrijų mitybos tinklai 16-oje Lietuvos ežerų, besiskiriančių svetimkraščių vėžiagyvių gausumu. Bendrijų mitybos tinklai buvo įvertinti aprašant bendrijos narių išmatuotų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių išsidėstymą bendroje bendrijos izotopinės nišos erdvėje. Yra priimta manyti, kad bendrijos izotopinė niša atspindi bendrijos bendrą mitybinę nišą ir gali būti naudojama aprašyti įvairius bendrijos mitybos tinklų parametrus (Layman ir kt., 2007a, 2011). Todėl šio darbo metu, siekiant įvertinti svetimkraščių vėžiagyvių poveikį ežerų mitybos tinklams, buvo vertinami įvairūs makrobestuburių bei žuvų bendrijų izotopinės nišos parametrai ir jų priklausomybė nuo aplinkos bei bestuburių bendrijų rodiklių.

#### **5.3.1. Stabiliųjų izotopų analizė**

Siekiant įvertinti galimą svetimkraščių vėžiagyvių poveikį ežero mitybos tinklams buvo atlikta įvairių ežero hidrobiontų SIA. Kaip ir buvo tikėtasi, ežeruose išmatuotos gyvūnų kraštinės  $\delta^{13}\text{C}$  vertės kito nuo bestuburių gyvūnų, gyvenančių ežero profundalėje, iki bestuburių, kurie gyvena ežero litoralėje. Be to, išmatuotos gyvūnų  $\delta^{15}\text{N}$  vertės kito nuo tipinių pirminių vartotojų iki

plėšrių žuvų. Toks gyvūnų pasiskirstymas  $\delta^{13}\text{C}$  bei  $\delta^{15}\text{N}$  dviašėje plokštumoje sutampa su kitų autorių atliktais tyrimais ir yra būdingas vidutinės klimato juostos ežerų mitybos tinklams (France, 1995; Vander Zanden ir Rasmussen, 1999; Clarke ir kt., 2005; Harrod ir Grey 2006). Atlikta analizė taip pat parodė išmatuotų gyvūnų  $\delta^{13}\text{C}$  bei  $\delta^{15}\text{N}$  verčių sezoninę variaciją bei minėtų verčių pasiskirstymą įvairiose hidrobiontų grupėse.

**Bestuburiai.** Atlikta analizė parodė, kad tarp daugumos bestuburių genčių, priklausančių tai pačiai šeimai, yra patikimi  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių skirtumai tirtuose ežeruose. Šios žinios yra labai svarbios vertinant ežero mitybos tinklo parametrus, kuomet stengiamasi atskirai įvertinti visas izotopiškai atsiskiriančias mitybines grupes (gildijas). Dauguma autorių ežerų mitybos tinklų SIA metodu tyrimuose bestuburius apjungia iki klasės (Roth ir kt., 2006), būrio (Vander Zanden ir Rasmussen, 1999; Stenroth ir kt., 2006) ar šeimos taksonominio rango (Beaudoin ir kt., 1999), tačiau yra ir tokių, kurie naudoja gentis (Clarke ir kt., 2005) ar net rūšis (Syväranta, 2011; Layman ir kt., 2007b). Šio darbo rezultatai parodė, kad genties veiksnys patikimai įtakoja išmatuotų bestuburių  $\delta^{13}\text{C}$  ar  $\delta^{15}\text{N}$  verčių pasiskirstymą išskirtų aukštesnių taksonominių grupių viduje. Todėl, siekiant išlaikyti bendrijos narių  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių variaciją, bei norint neprarasti dalies informacijos, aprašančios bendrijos izotopinės erdvės struktūrą, vertinant bendrijų izotopinės nišos parametrus nederėtų suvidurkinti skirtingų bestuburių genčių išmatuotas  $\delta^{13}\text{C}$  ar  $\delta^{15}\text{N}$  vertes.

Gauti rezultatai taip pat parodė, kad daugumos bestuburių funkcinė grupių išmatuotų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių vidurkiai skyrėsi pavasario bei rudens sezonais. Šios žinios taip pat padėjo išvengti galimų klaidų vertinant bendrijų izotopinės nišos parametrus ar atskirų gyvūnų grupių užimamą padėtį ežerų mitybos tinkluose. Yra žinoma, kad gyvūnų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės keičiasi dviem atvejais, kai reikšmingai pakinta jų maisto racionas, arba kai reikšmingai pasikeičia jų vartojamo maisto  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės (Fry, 2006). Pirmu atveju pasikeičia gyvūno užimama mitybinė niša bendrijoje. Tuo tarpu antruoju atveju gyvūno užimama mitybinė niša bendrijoje nesikeičia ir išlieka tokia pati. Kai

kurių bestuburių rūšių tokie  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių sezoniniai pokyčiai žinomi ir iš kitų tyrimų (Harrod ir Grey 2006; Jaschinski ir kt., 2011). Tačiau iki šiol nėra paskelbtų išsamių ir reprezentatyvių duomenų apie daugumos bendriją sudarančių bestuburių  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių sezoninius pokyčius ežeruose. Kadangi šiame darbe buvo nustatyta panaši sezono įtaka visoms išskirtų bestuburių funkcinė mitybos grupių išmatuotoms  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertėms, galima manyti, kad ežeruose sezono eigoje reikšmingai keičiasi pirminės produkcijos  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės, bet ne pačių gyvūnų mityba. Taigi išmatuotos hidrobiontų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės reikšmingai skyrėsi pavasario bei rudens sezonais, todėl vertinant bendrijos izotopinę nišą skirtingais sezonais surinktų makrobestuburių SI vertės neturėtų būti apjungiamos, nes jų sezoninė variacija gali iškreipti vertinamus bendrijos rodiklius.

**Žuvys.** Šio darbo metu atlikta analizė parodė, kad *A. brama*, *E. lucius*, *P. fluviatilis* ir *T. tinca* žuvų dydis reikšmingai koreliavo su išmatuotomis jų  $\delta^{15}\text{N}$  vertėmis, o *A. brama* bei *T. tinca* ir su jų išmatuotomis  $\delta^{13}\text{C}$  vertėmis tirtuose ežeruose. *Abramis brama*, *E. lucius*, *P. fluviatilis* žuvų ilgio bei jų išmatuotų  $\delta^{13}\text{C}$  ar  $\delta^{15}\text{N}$  verčių koreliacijos buvo žinomos ir iš ankstesnių tyrimų (Beaudoin ir kt., 1999; Harrod ir Grey 2006; Syväranta ir Jones 2008; Quevedo ir kt., 2009), tačiau *T. tinca* tokia koreliacija nustatyta pirmą kartą. Tokius žuvų  $\delta^{13}\text{C}$  ar  $\delta^{15}\text{N}$  verčių pokyčius lemia jų mityba. Tai svarbu žinoti, nes pasikeitus žuvų mitybai keičiasi jų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės, o tai parodo jų užimamos vietos ežero mitybos tinkle pokytį. Šios žinios yra labai svarbios vertinant žuvų bendrijos mitybos tinklo parametrus ežere, kuomet stengiamasi atskirai įvertinti visas izotopiškai atsiskiriančias žuvų mitybines grupes (gildijas). Dauguma autorių ežerų mitybos tinklų SIA metodu tyrimuose žuvų neišskiria į atskiras ilgio grupes ir jas analizuoja rūšių lygmenyje (Grey ir kt., 2002; Clarke ir kt., 2005; Harrod ir Grey 2006; Winemiller ir kt., 2007). Tik kai kurie autoriai atskiras žuvų rūšis dar skirsto į skirtingas ilgio grupes (Beudoin ir kt., 1999; Syväranta ir Jones 2008; Doucette ir kt., 2011). Šio darbo rezultatai rodo, kad skirtingo dydžio žuvys, ypač tos, kurios reikšmingai keičia savo mitybos racioną ontogenezės metu, turėtų būti grupuojamos į atskiras ilgio



grupės bei jų  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės analizuojamos atskirai, kadangi tokių žuvų rūšių skirtingo dydžio individai užima skirtingas mitybines nišas ežero mitybos tinkle.

Gauti SIA rezultatai taip pat parodė, kad daugelio ežere gyvenančių žuvų rūšių išmatuotos vidutinės  $\delta^{15}\text{N}$  ar  $\delta^{13}\text{C}$  vertės reikšmingai skyrėsi pavasario bei rudens sezonais tirtuose ežeruose. Nors kitų autorių darbuose nurodoma, kad žuvų  $\delta^{15}\text{N}$  ir  $\delta^{13}\text{C}$  vertės raumenyse atsinaujina lėtai, šio darbo rezultatai neprieštaravo anksčiau atliktiems tyrimams. Yra žinoma, kad žuvų  $\delta^{15}\text{N}$  ir  $\delta^{13}\text{C}$  verčių atsinaujinimas raumenyse yra susijęs su jų maisto objektų sezoniniais  $\delta^{15}\text{N}$  ir  $\delta^{13}\text{C}$  verčių pokyčiais bei žuvų somatiniu augimu. Buvo nustatyta, kad susilygintų žuvų raumens  $\delta^{15}\text{N}$  ir  $\delta^{13}\text{C}$  vertė su jų maiste esančiomis  $\delta^{15}\text{N}$  ir  $\delta^{13}\text{C}$  vertėmis reikia kelių mėnesių (Hesslein ir kt., 1991, 1993; Persson ir Hansson, 1999). Būtent per tiek laiko žuvų vertės pasikeitė ir šio tyrimo metu. Intensyviausiai izotopų vertės žuvų raumenyse atsinaujina jų intensyvaus augimo metu (Hesslein ir kt., 1993). Todėl vidutinės klimato juostos ežeruose žuvų raumenys atspindi izotopinę žymę to maisto, kuriuo žuvis maitinasi vegetacinio sezono metu (balandžio–spalio mėn.), jų intensyvaus somatinio augimo laikotarpyje. Atlikta analizė taip pat parodė, kad plėšrių žuvų (*E. lucius*, *P. fluviatilis*, *L. lota*)  $\delta^{13}\text{C}$  vertės, priešingai nei bentofagių žuvų, pavasario bei rudens sezonais nesiskyrė. Tai galima paaiškinti tuo, kad plėšriose žuvyse sezoniniai izotopų skirtumai išnyksta dėl  $\delta^{13}\text{C}$  verčių sezoninio skirtumo mažėjimo kylant mitybos grandine aukštyn. Bestuburių tarpe (antras mitybinis lygmuo) izotopinės žymės pasikeičia greičiausiai (Grey, 2000), todėl jų sezoniniai skirtumai pasireiškia labiausiai. Bentofagių žuvų (trečias mitybinis lygmuo) izotopų žymė atsinaujina tik per keletą mėnesių, todėl jų skirtumai silpnesni, tuo tarpu plėšrių žuvų tarpe (ketvirtas mitybinis lygmuo) sezoniniai izotopų skirtumai išnyksta visai (4.2.2.1 pav.). Apibendrinant žuvų SIA rezultatus galime teigti, kad sezonas reikšmingai įtakoja daugumos žuvų išmatuotas  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertes. Todėl vertinant ežero bendrijos izotopinę nišą skirtingais sezonais surinktų žuvų SI vertės neturėtų

būti apjungiamos, nes jų sezoninė variacija gali iškreipti vertinamus bendrijos rodiklius.

### **5.3.2. Svetimkraščių vėžiagyvių įtaka ežerų mitybos tinklams**

Šio darbo metu svetimkraščių vėžiagyvių poveikis ežerų mitybos tinklams buvo vertinamas nustatant bei palyginant makrobentosinių bestuburių bei žuvų bendrijų izotopinių nišų parametrų vertes ežeruose besiskiriančiuose svetimkraščių vėžiagyvių gausumu. Šiame darbe buvo laikomasi nuomonės, kad bendrijų izotopinės nišos struktūra atspindi tų bendrijų mitybinio tinklo struktūrą, o bendrijos mitybos tinklo pokyčiai sukelia tos bendrijos izotopinės nišos parametrų verčių pokyčius (Layman ir kt., 2007a, 2011). Atlikta bendrijų izotopinės nišos parametrų analizė parodė, kad svetimkraščiai vėžiagyviai patikimai įtakoja makrobentosinių bestuburių bendrijų izotopines nišas ežeruose, nors gauti rezultatai ir nėra vienareikšmiai. Viena vertus, ežeruose be svetimkraščių šoniplaukų rūšių bestuburių izotopinės nišos parametrų vertės buvo didesnės. Kita vertus, svetimkraštėmis šoniplaukomis apgyvendintuose ežeruose minėtų parametrų vertės buvo teigiamai susiję su bendru svetimkraščių vėžiagyvių gausumu ežerų litoralėse. Rezultatai parodė, kad šiuose ežeruose įsisavinama pirminės produkcijos įvairovė bestuburių bendrijose teigiamai koreliavo su svetimkraščių vėžiagyvių populiacijų gausumu. Tai sutapo su prieš vėžiagyvių introdukciją keltomis hipotezėmis, kad svetimkraščių vėžiagyvių rūšys turėtų padidinti pirminės produkcijos įsisavinimą ežerų litoralėje. Tyrimai taip pat parodė teigiamą ryšį tarp bestuburių bendrijos užimamos izotopinės nišos pločio bei svetimkraščių vėžiagyvių gausumo ežere. Galiausiai svetimkraščių vėžiagyvių gausumas patikimai įtakojo ir bestuburių bendrijos bendrą mitybinę įvairovę bei bendrijos mitybos tinklo surištumą. Tai parodo, kad svetimkraščiai vėžiagyviai praturtina bestuburių mitybinių nišų įvairovę tirtų ežerų litoralėje. Tuo tarpu žuvų bendrijų išmatuoti izotopinių nišų parametrai su svetimkraščių vėžiagyvių gausumu tirtuose ežeruose nebuvo susieti. Minėtus žuvų bendrijos mitybinių

tinklų parametrus tirtuose ežeruose labiau įtakojo individualios ežerų cheminių ar morfometrinių parametrų vertės.

Makrobentosinių bestuburių bendrijų izotopinės nišos parametrus be svetimkraščių vėžiagyvių gausumo ar buvimo ežere taip pat įtakojo ir aplinkos veiksniai, tokie kaip ežero morfometriniai ar trofinės būklės rodikliai. Panašius rezultatus yra gavę ir kiti tyrėjai. Yra žinoma, kad vidutinis mitybinės grandinės ilgis ežeruose priklauso nuo ežero dydžio (Vander Zanden ir kt., 1999b; Post ir kt., 2000; Vander Zanden ir Fetzer, 2007), ežero tūrio (Vander Zanden ir kt., 1999b), bet ne nuo ežero trofinės būklės (Post ir kt., 2000). Kiti autoriai nurodo, kad ežeruose vidutinių mitybinių grandinių ilgis priklauso ne tik nuo ežero ploto bet ir nuo ežero trofinės būklės, išreikšto santykiniu vandens skaidrumu (Vander Zanden ir kt., 1999b). Mūsų atliktų tyrimų rezultatai nerodė patikimo ryšio tarp makrobentosos bestuburių bei žuvų bendrijose išmatuotos vidutinės mitybinės grandinės ilgio ir tirtų ežerų dydžio. Tačiau kiti bendrijų mitybinės nišos parametrai koreliavo su ežero dydžiu. Ežero trofinė būklė (bendras fosforo kiekis vandenyje), priešingai nei ežero dydis neigiamai įtakojo tiek bestuburių, tiek ir žuvų bendrijų mitybos grandinių ilgį. Jis taip pat neigiamai veikė ir kitus išmatuotus bendrijų izotopinės nišos parametrus.

Apibendrinus gautus rezultatus galima teigti, kad kaip ir buvo tikėtasi, svetimkraštės vėžiagyvių rūšys daro įtaką makrobentosinių bestuburių bendrijų mitybos tinklų struktūrai. Tuo tarpu žuvų bendrijų mitybinės nišos parametrų naujos rūšys reikšmingai neįtakoja. Ežerų mitybos tinklai yra pakankamai kompleksiški, todėl kelių naujų aukštesniųjų vėžiagyvių rūšių poveikis ežero žuvų bendrijų mitybinei struktūrai yra nereikšmingas. Ežerų mitybos tinklai labiau priklauso nuo aplinkos veiksnių, tokių kaip ežero morfometrija bei trofinė būklė. Taigi įrodymų, patvirtinančių, kad svetimkraštės vėžiagyvių rūšys reikšmingai įtakotų žuvų bendrijų mitybinių tinklų struktūrą ežeruose rasta nebuvo.

## IŠVADOS

1. Svetimkraštės šoniplaukos ir mizidės ežeruose su gausiomis šių vėžiagyvių populiacijomis sudaro reikšmingą ešerių jauniklių maisto dalį, tačiau dėl to ešerių somatinis augimas nepagreitėja.
2. Litoralės žuvų biomasė tarp ežerų su gausiomis introdukuotų šoniplaukų ir mizidžių populiacijomis ir be jų nesiskiria; žuvų produkcijos padidėjimo dėl šių vėžiagyvių introdukcijos hipotezė ežeruose nepasitvirtino.
3. Daugumos ežerų makrobentosos bestuburių ir žuvų rūšių  $\delta^{13}\text{C}$  ar  $\delta^{15}\text{N}$  vertės reikšmingai skiriasi pavasario bei rudens sezonais.
4. Svetimkraštės mizidės (*L. benedeni* ir *P. lacustris*) ežeruose priskirtinos prie visaėdžių vartotojų, jų trofinė pozicija kinta tarp antro ir trečio mitybos lygmenų; šių mizidžių mityba sezoniškai reikšmingai keičiasi, pavasarį jos daugiau maitinasi pelaginiame mitybos tinkle ir yra plėšresnės, o rudenį daugiau vartoja litoralinės kilmės maisto ir yra mažiau plėšrios.
5. Svetimkraščių (*L. benedeni* ir *P. lacustris*) ir vietinių (*M. relicta*) mizidžių trofinės pozicijos ežero mitybiniame tinkle tiek pavasario tiek ir rudens sezonais nepersidengia; tai rodo, kad skirtingos kilmės mizidės tarpusavyje dėl maisto nekonkuruoja.
6. Svetimkraščių šoniplaukų (*P. robustoides*, *O. crassus* ir *C. warpachowskyi*) trofinė pozicija ežeruose yra artima pirminiams vartotojams ir sezoniškai nesikeičia; jos priklauso litoralės mitybos tinklui.
7. Svetimkraščių *P. robustoides* ir *O. crassus* šoniplaukų trofinė pozicija ežerų mitybos tinkluose skiriasi nuo visų kitų vietinių aukštesniųjų vėžiagyvių trofinių pozicijų tiek rudens tiek ir pavasario sezonais; svetimkraštė *C. warpachowskyi* ir vietinė *G. lacustris* šoniplaukos ežeruose užima artimas trofines pozicijas.
8. Invaziniai rainuotieji vėžiai (*O. limosus*) ežeruose yra priskirtini antriniam vartotojams ir priklauso litoralės mitybos tinklui; jų trofinė pozicija sezoniškai nesikeičia.

9. Svetimkraščių aukštesniųjų vėžiagyvių (*C. warpachowskyi*, *L. benedeni*, *O. crassus*, *O. limosus*, *P. lacustris*, *P. robustoides*) gausumas daro reikšmingą poveikį ežerų litoralės makrobentosinių bestuburių bendrijų izotopinės nišos parametrams.
10. Svetimkraščių aukštesniųjų vėžiagyvių (*C. warpachowskyi*, *L. benedeni*, *O. crassus*, *O. limosus*, *P. lacustris*, *P. robustoides*) gausumas ežerų litoralės žuvų bendrijų izotopinės nišos parametrų reikšmingai neveikia; žuvų izotopinės nišos parametrai daugiau priklauso nuo ežerų morfometrinių ir fiziko-cheminių rodiklių.

## LITERATŪROS SĄRAŠAS

- AAA, 2010.** Nemuno upių baseinų rajono valdymo planas. Mokslinė ataskaita. Vilnius, Aplinkos apsaugos agentūra: 333 p.
- AAM, 1994.** Unifikuoti nuotekų and pavandšinių vandenų kokybės tyrimų metodai. Cheminiai analizės metodai, 1. Vilnius, Aplinkos apsaugos ministerija.
- Adams T. S. and Sterner R. W., 2000.** The effects of dietary nitrogen content on the trophic level  $\delta^{15}\text{N}$  enrichment. *Limnology and Oceanography*, 45: 601–607.
- Alderman D. J., Holdich D. M., and Reeve I., 1990.** Signal crayfish as vectors in crayfish plague in Britain. *Aquaculture*, 86: 3–6.
- Anonymous, 2005.** Millennium ecosystem assessment. *Ecosystem and human well-being: biodiversity synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC, USA.
- Arbačiauskas K. and Gumuliauskaitė S., 2007.** Invasion of the Baltic Sea basin by the Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* and its ecological impact. In: Gherardi F. (Ed.), *Biological Invaders in Inland Waters: Profiles, Distribution and Threats Invading Nature*. Springer series in Invasion Ecology, 2: 463–477.
- Arbačiauskas K. and Rakauskas V., 2009.** Vėžiai. Kn. *Gyvūnijos monitoringo metodai* (Sud. K. Arbačiauskas). Vilnius, VU Ekologijos institutas, pp. 46–55.
- Arbačiauskas K., 2002.** Ponto-Caspian amphipods and mysids in the inland waters of Lithuania: history of introduction, current distribution and relations with native malacostracans. In: Leppäkoski E., Gollasch S., and Olenin S. (Eds.) *Invasive Aquatic Species of Europe - Distribution, Impacts and Management*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, 104–115.
- Arbačiauskas K., 2005.** The distribution and local dispersal of Ponto-Caspian Peracarida in Lithuanian fresh waters with notes on *Pontogammarus robustoides* population establishment, abundance, and impact. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 34: 93–113.
- Arbačiauskas K., 2007.** Lietuvos vidaus vandenų svetimkraščių (invazinių) bestuburių rūšių tyrimai. *Mokslo tyrimų darbo ataskaita*, Vilnius, 10–11.
- Arbačiauskas K., 2008a.** Amphipods of the Nemunas River and the Curonian Lagoon, the Baltic Sea basin: where and which native freshwater amphipods persist? *Acta Zoologica Lituanica*, 18: 10–16.
- Arbačiauskas K., 2008b.** *Synurella ambulans* (Muller F., 1846), a new native amphipod species of Lithuanian waters. *Acta Zoologica Lituanica*, 18 (1): 66–68.
- Arbačiauskas K., Lesutienė J. and gasiūnaitė Z., 2013.** Feeding strategies and elemental composition in Ponto-Caspian peracaridans from contrasting environments: can stoichiometric plasticity promote invasion success? *Freshwater biology*, 58 (5): 1052–1068.
- Arbačiauskas K., Rakauskas V., and Vandbickas T., 2010.** Initial and long-term consequences of attempts to improve fish-food resources in Lithuanian waters by introducing alien peracaridan species: a retrospective overview. *Journal of Applied Ichthyology* 26: 28–37
- Arbačiauskas K., Višinskienė G., Smilgevičienė S., and Rakauskas V., 2012.** Non-indigenous macroinvertebrate species in Lithuanian fresh waters, Part 1: Distributions, dispersal and future. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 402 (12): 1–18.
- Bacela-Spychalska K. & Van Der Velde G., 2013.** There is more than one ‘killer shrimp’: trophic positions and predatory abilities of invasive amphipods of Ponto-Caspian origin. *Freshwater biology*, 58: 730–741.
- Bacescu, M., 1954.** Crustacea: mysidacea. *Fauna Republicii Populeanda Romine*, 4: 1–126.
- Bauer A., Trouve S., Gregoande A., Bollache L., and Cezilly F., 2000.** Differential influence of *Pomphorynchus laevis* (Acanthocephala) on the behaviour of native and invader gammarid species. *International Journal of Parasitology*, 30: 1435–1457

- Beaudoin C. P., Tonn W. M., Prepas E. E. and Wassenaar L. I., 1999.** Individual specialization and trophic adaptability of northern pike (*Esox lucius*): an isotope and dietary analysis. *Oecologia*, 120: 386–396.
- Berezina N. A., 2007a.** Changes in the aquatic systems of north-eastern Europe after invasion by *Gmelinoides fasciatus*. In: Gherardi F. (Ed.), *Biological Invaders in Inland Waters: Profiles, Distribution and Threats Invading Nature*. Springer series in Invasion Ecology, 2: 479–493.
- Berezina N. A., 2007b.** Invasions of alien amphipods (Amphipoda: Gammaridae) in aquatic ecosystems of North-Western Russia: pathways and consequences. *Hydrobiologia*, 590: 15–29.
- Berezina N. A., Golubkov S. M., and Gubelit J. I., 2005.** Grazing effects of alien amphipods on macroalgae in the littoral zone of the Neva Estuary (eastern Gulf of Finland, Baltic Sea). *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 34: 63–82.
- Berezina N., Golubkov S., and Gubelit J., 2009.** Grazing effects of alien amphipods on macroalgae in the littoral zone of the Neva Estuary (Eastern Gulf of Finland, Baltic Sea). *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 34: 63–82.
- Berezina, N. and Panov V. E., 2003.** Establishment of new gammarid species in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea) and the effects on littoral communities. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Biology and Ecology*, 52: 284–304.
- Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H., Gollasch S., and Van der Velde G., 2002.** Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 59: 1159–1174.
- Bollache L., Devin S., Wattier R., Chovet M., Beisel J.-N., Moreteau J.-C., and Rigaud T., 2004.** Rapid range extension of the Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* in France: potential consequences. *Archiv für Hydrobiologie*, 160 (1): 57–66.
- Bubinas A., 1994.** Baltijos jūros priekrantės dugno gyvūnija, jos reikšmė verslinių žuvų mitybai. *Fishery in Lithuania*, 1: 77–81.
- Bukelskis E. and Kublickas A., 1988.** Ichtiologijos laboratoriniai darbai. Vilnius.
- Burba, A. 1999.** Siauražnyplių and rainuotųjų vėžių išteklių ir įtaka plačiažnyplių vėžių populiacijoms. *Aplinkos ministerijos Žuvų išteklių departamentas*. Ataskaita,
- Cabana G. and Rasmussen J. B., 1996.** Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93: 10844–10847.
- Chesson J., 1978.** Measuring preference in selective predation. *Ecology*, 59: 211–215.
- Chesson J., 1983.** The estimation and analysis of preference and its relationship to foraging models. *Ecology*, 64: 1287–1304.
- Clarke G. K. C., Lhomme N., and Marshall S. J., 2005.** Tracer transport in the Greenland Ice Sheet: Three-dimensional isotopic stratigraphy. *Quaternary Science Reviews*, 24: 155–171
- Colautti R. I., Bailey S. A., Van Overdijk C. D. A., Amundsen K., and MacIsaac H. J., 2006.** Characterised and projected costs of nonindigenous species in Canada. *Biological Invasions* 8: 45–59.
- Cukerzis J., 1970.** *The biology of crayfish (Astacus astacus L.)*. Mintis, Vilnius, 206. (in Russian).
- Cukerzis J., 1979.** On acclimatization of *Pacifastacus leniusculus* Dana in an isolated lake. *Freshwater Crayfish*, 4: 445–450.
- Czarnecki M., Andrzejewski W., and Mastynski J., 2003.** The feeding selectivity of wels (*Silurus glanis* L.) in lake Goreckie. *Archiwum Rybactwa Polskiego*, 11: 141–147.
- De Jong, Y. S. D. M. (ed), 2013.** Fauna Europea version 2.6. Web service available online at <http://www.faunaeur.org>
- De Niro M. J. and Epstein S., 1978.** Influence of the diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica and Cosmochimica Acta* 42: 495–506.
- De Niro M. J. and Epstein S., 1981.** Influence of the diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica and Cosmochimica Acta* 45: 341–351.

- Dediu I. I., 1966.** Répartition et caractéristique écologique des mysides des bassins des rivières dnestr et pruth. *Revue Roumaine de Biologie/Serie de Zoologie*, 11: 233–239.
- Dediu I. I., 1980.** Amphipody presnykh i solonovatykh vod jugozapada SSSR. Izdatelstvo “Shtiinca”, Kishinev, 1–223. Amphipods of fresh and salt waters of the south-west part of the USSR.
- Del Giorgio P. A. and France R. L., 1996.** Ecosystem-specific patterns in the relationship between zooplankton and POM or microplankton  $\delta^{13}\text{C}$ . *Limnology and Oceanography*, 41: 359–365.
- Dennert G. H., 1974.** Tolerance differences and interspecific competition in three members of the amphipod genus *Gammarus*. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 44: 83–99.
- Dick A. T. J., Platvoet D., and Kelly W. D., 2002.** Predatory impact of the freshwater invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59: 1078–1084.
- Dick A. T. J. and Platvoet D., 2000.** Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 977–983.
- Dorn N. J. and Wojdak J.M., 2004.** The role of omnivorous crayfish in littoral communities. *Oecologia*, 140: 150–159.
- Dörner H., Skov C., Berg S., Schulze T., Beare D.J., and Van der Veldem G., 2009.** Piscivory and trophic position of *Anguilla anguilla* in two lakes: importance of macrozoobenthos density. *Journal of Fish Biology*, 74: 2115–2131.
- Doucette J. L., Wissel B. and Somers C. M., 2011.** Cormorant-fisheries conflicts: stable isotopes reveal a consistent niche for avian piscivores in diverse food webs. *Ecological Applications*, 21 (8): 2987–3001.
- Elton Ch. S., 1958.** *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London.
- Fink P. and Harrod C., 2013.** Carbon and nitrogen stable isotopes reveal the use of pelagic resources by the invasive Ponto-Caspian mysid *Limnomysis benedeni*. *Isotopes in Environmental and Health Studies*, 49 (3): 312–317.
- Fink P., Kottsieper A., Borcherdig J., and Heynen M., 2012.** Selective zooplanktivory of an invasive Ponto-Caspian mysid and possible consequences for the zooplankton community structure of invaded habitats. *Aquatic Sciences*, 74: 191–202.
- France R. L., 1995.** Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Marine Ecology Progress Series*, 124: 307–312.
- Fry B. and Sherr E. B., 1984.**  $^{13}\text{C}$  measurements as indicators of carbon flow in marine and fresh water ecosystems. *Marine Science*, 27: 13–47.
- Fry B., 2006.** *Stable isotope ecology*. Springer Science and Business Media, New York, USA.
- Gearing J. N., 1991.** The study of diet and trophic relationships through natural abundance  $^{13}\text{C}$ . In: Coleman D. C. and Fry B. (Eds), *Carbon isotope techniques*. Academic Press, San Diego, 201–218.
- Genovesi P. and Shine C., 2004.** European strategy on invasive alien species. *Nature and environment*, n 137. Council of Europe Publishing, Strasbourg, France, 67.
- Genovesi P., 2007.** Towards a European strategy to halt biological invasions in inland waters. In: Gherardi F. (Ed.), *Biological Invaders in Inland Waters: Profiles, Distribution and Threats Invading Nature*. Springer series in Invasion Ecology, 2: 627–637.
- Gergs R., Hanselmann A. J., Eisele I., and Rothhaupt K. O., 2008.** Autecology of *Limnomysis benedeni* Czerniavsky, 1882 (Crustacea: Mysida) in Lake Constance, Southwestern Germany. *Limnologica*, 38 139–146.
- Gherardi F., 2007a.** Biological invasions in inland waters: an overview. In: Gherardi F. (Ed.), *Biological Invaders in Inland Waters: Profiles, Distribution and Threats Invading Nature*. Springer series in Invasion Ecology, 3–25.
- Gherardi F., 2007b.** Measuring the impact of freshwater NIS: what are we missing? In: Gherardi F. (Ed.), *Biological Invaders in Inland Waters: Profiles, Distribution and Threats Invading Nature*. Springer series in Invasion Ecology, 437–462.



- Grabowski M., Jazdzewski K., and Konopacka A., 2007.** Alien Crustacea in Polish waters – Amphipoda. *Aquatic Invasions*, 2 (1): 25–38.
- Grey J., 2000.** Trophic fractionation and the effects of diet switch on the carbon stable isotopic ‘signatures’ of pelagic consumers. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 27: 3187–3191.
- Grey J., Jones R. I., and Sleep D., 2000.** Stable isotope analysis of the origins of zooplankton carbon in lakes of differing trophic state. *Oecologia*, 123: 232–240.
- Grey J., Thackeray S. J., Jones R. I. and Shine A., 2002.** Ferox trout (*Salmo trutta*) as Russian dolls: complementary gut content and stable isotope analyses of the Loch Ness food web. *Freshwater biology*, 47: 1235–1243.
- Grigelis A. and Arbačiauskas K., 1996.** Ledynmečio reliktiniai vėžiagyviai Baltijos aukštumų ežeruose. *Žuvininkystė Lietuvoje*, 2: 21–34.
- Gruszka P., 1999.** The river Odra estuary as a gateway for alien species immigration to the Baltic Sea Basin. *Acta Hydrochimica et Hydrobiologica*, 27: 374–382.
- Gumuliauskaitė S. and Arbačiauskas K. 2008.** The impact of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* on littoral communities in Lithuanian lakes. *Hydrobiologia*, 599: 127–134.
- Gumuliauskaitė S., 2007.** Ponto-Kaspijos *Pontogammarus robustoides* gyvenimo ciklas and poveikiai Lietuvos gėlų vandenų bendrijoms. *Daktaro disertacija*. Vilniaus universitetas, 39.
- Haertel S. S., Baade U., and Eckmann R., 2002.** No general percid dominance at mesotrophic lake conditions: insights from the quantification of predator-prey interactions. *Limnologia*, 32: 1–13.
- Haertel-Borer S. S., Zak D., Eckmann R., Baade U., and Hölker F., 2005.** Population density of the crayfish, *Orconectes limosus*, in relation to fish and macro invertebrate densities in a small mesotrophic lake – implications for the lake’s food web. *International Revue of Hydrobiology*, 90 (5–6): 523–533.
- Hamr P., 2002.** Orconectes. In: Holdich D. M. (Ed.) *Biology of freshwater crayfish*. Blackwell Science, Oxford, 585–608.
- Harrod C. and Grey J., 2006.** Isotopic variation complicates analysis of trophic relations within the fish community of Plußsee: a small, deep, stratifying lake. *Archiv für Hydrobiologie*, 167: 281–299.
- Hecky R. E. & Hesslein R. H., 1995.** Contributions of benthic algae to lake food webs as revealed by stable isotope analysis. *Journal of North America Benthological society*, 14 (4): 631–653.
- Hesslein R. H., Capel M. J., Fox D. E., and Hallard K. A., 1991.** Stable isotopes of sulphur, carbon, and nitrogen as indicators of trophic level and fish migration in the lower Mackenzie river basin, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48: 1991.
- Hesslein R. H., Hallard K. A., and Ramlal P., 1993.** Replacement of Sulfur, Carbon and Nitrogen in tissue of Growing broad Whitefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by delta 34S, delta 13C and delta 15N. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50: 2071–2076.
- Hjelm J., Persson L. and Christensen B., 2000.** Growth, morphological variation and ontogenetic niche shifts in perch (*Perca fluviatilis*) in relation to resource availability. *Oecologia* 122: 190–199.
- Hobson K. A. and Wassenaar L. I., 1999.** Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oceanologia*, 120: 314–326.
- Holdich D. and Black J., 2007.** The spiny-cheek crayfish, *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) [Crustacea: Decapoda: Cambaridae], digs into the UK. *Aquatic invasions*, 2 (1): 1–16.
- Holdich D. M., Gydemo R., and Rogers W. D., 1999.** A review of possible methods for controlling alien crayfish populations. In: Gherardi F. and Holdich D. M. (Eds.). *Crayfish*

- in Europe as alien species. How to make the best of a bad situation?* Balkema A. A., Rotterdam, Brookfield, 245–270.
- Holdich D. M., Haffner P., and Noël P., 2006.** Species files. In: Souty-Grosset C., Holdich D. M. Noël P.Y., Reynolds J. D., and Haffner P. (Eds.), *Atlas of Crayfish in Europe*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, (Patrimoines Naturels, 64), 50–129.
- Hyslop E. J., 1980.** Stomach contents analysis – a review of methods and theand application. *Journal of fish biology*, 17: 411–429.
- Jane M., Almond R., Bentzen E., and Taylor W. D., 1996.** Size structure and species composition of plankton communities in deep Ontario lakes with and without *Mysis relicta* and planktivorous fish. *Canadian Journal of Fishery and Aquatic Sciences*, 53: 315–325.
- Jankauskienė R., 2003.** Selective feeding of Ponto-Caspian higher crustaceans and fish larvae in the littoral zone of the Curonian Lagoon. *Ekologija*, 2: 19–27.
- Jaschinski S. and Sommer U., 2011.** The trophic importance of epiphytic algae in a freshwater macrophyte system (*Potamogeton perfoliatus* L.): stable isotope and fatty acid analyses. *Aquatic Science*, 73: 91–101.
- Jeffrey S. W. and Humphrey G. F. 1975.** New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c<sub>1</sub> and c<sub>2</sub> in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanz. Bd 167* (2): 191–194.
- Karatayev A.Y., Mastitsky S. E., Burlakova L. E., and Olenin S., 2008.** Past, current, and future of the central European corridor for aquatic invasions in Belarus. *Biological Invasions*, 10: 215–232.
- Kelly D. W., Bailey R. J. E., MacNeil C., Dick J. T. A., and McDonald R. A., 2006.** Invasion by the amphipod *Gammarus pulex* alters community composition of native freshwater macroinvertebrates. *Diversity and Distributions*, 12: 525–534.
- Kelly W. D., Dick A. T. J., Montgomery I. W., and MacNeil C., 2003.** Differences in composition of macroinvertebrate communities with invasive and native *Gammarus* spp. (Crustacea: Amphipoda). *Freshwater Biology*, 47: 306–315.
- Ketelaars H. A. M., Lambregts-van de Clundert F. E., Carpentier C. J., Wagenvoort A. J., and Hoogenboezem W., 1999.** Ecological effects of the mass occurrence of the Ponto-Caspian invader, *Hemimysis anomala* G. O. Sars., 1907 (Crustacea: Mysidacea), in a freshwater storage reservoir in the Netherlands, with notes on its autecology and new records. *Hydrobiologia* 394: 233–248.
- Kilkus K., 2005.** Ežerotyra. Vilnius, Vilniaus universiteto leidykla. P 228.
- Kinne O., 1954.** Interspezifische Sterilpaarung als Konkurrenzökologischer Faktor bei Gammariden (Crustacea: Peracaradida). *Die Naturwissenschaften*, 41 (18):434–435.
- Kiyashko S. I., Narita T., and Wada E., 2001.** Contribution of methanotrophs to freshwater macroinvertebrates: evidence from stable isotope ratios. *Aquatic Microbial Ecology*, 24:203–207.
- Kiyashko S. I., Richard P., Chandler T., Kozlova T. A., and Williams D. F., 1998.** Stable carbon isotope ratios differentiate autotrophs supporting animal diversity in lake Baikal. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences Paris, Sciences de la Vie*, 321: 509–516.
- Komarova, T. I., 1991.** Fauna of the Ukraine, Mysidacea. Fauna of the Ukraine 26, 1–104 (in Russian).
- Krebs Ch. J., 1999.** Ecological methodology. Second edition. Benjamin Cummings, an imprint of Addison Wesley Longman, Inc.
- Krisp H. and Maier G., 2005.** Consumption of macroinvertebrates by invasive and native gammarids: a comparison. *Journal of Limnology* 64: 55–59.
- Kublickas A., 1959.** Pitanie bentosojadnyh ryb Zaliva Kuršju mares. [Nourishment of benthic feeder fish in Curonian Lagoon.] Pp. 551. In: Jankevičius K. (ed.) Kuršju mares. [Curonian Lagoon.] Pjargale, Vilnius. [In Russian.]
- Kummins K. W., 1979.** Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual review of Ecology, Evolution and systematic*, 10: 147–172.

- La Piana G.**, Vistein A., and Casellato S., **2005**. *Dikerogammarus villosus*: a danger for fish too! In: *Abstracts of an international workshop: Biological invasions in inland waters*, Fandenze, Italy, 47.
- Lajtha K.** and Marshall J. D., **1994**. Sources of variations in the stable isotopic composition of plants. In: Lajtha K. and Michener R. H. (eds.), *Stable isotopes in ecology and environmental sciences*. Methods in Ecology. Blackwell Scientific Publications, 1–21.
- Lasenby D.** and Shi Y., **2004**. Changes in the elemental composition of the stomach contents of the opossum shrimp *Mysis relicta* during diel vertical migration. *Canadian Journal of Zoology*, 82: 525–528.
- Lasenby D. C.**, Northcote T. G., and Furst M., **1986**. Theory, practise, and effects of *Mysids relicta* introductions to North American and Scandinavian lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 43: 1277–1284.
- Laurent P. J.**, **1988**. *Austropotamobius pallipes* and *A. torrentium*, with observations on theand interactions with other species in Europe. In: Holdich D. M. and Lowery R. S. (Eds.). *Biology of freshwater crayfish: biology, management and exploitation*. Croom Helm, London and Sydney, 341–364.
- Layman C. A.**, Araujo M. S., Boucek R., Hammerschlag-Peyer C M., Harrison E., Jud Z R., Matich P., Rosenblatt A. E., Vaudo J. J., Yeager L. A., Post D. M. and Bearhop S., **2011**. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biological reviews*, 1–17.
- Layman C. A.**, Arrington A. D., Montana C. G., and Post D. M., **2007a**. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*, 88 (1): 42–48.
- Layman C. A.**, Quattrochi J. P., Peyer C. M., and Allgeier J. E., **2007b**. Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. *Ecology Letters*, 10: 937–944.
- Lazauksienė L.**, **1997**: Žuvų mitybinės bazės praturtinimo introdukuotais vėžiagyviais efektyvumo įvertinimas. *Lietuvos hidrobiologų draugija and Žuvivaisos įmonių asociacija „Lampetra”*, 49.
- Lazauskienė L.**, Vaitonis G., Bubinas A., **1998**. Vėžiagyvių aklimatizacija Lietuvos vandens telkiniuose and jų reikšmė biocenozių produktyvumui. *Žuvininkystė Lietuvoje*, 3: 227–239.
- Leppäkoski E.**, Gollasch S., Olenin S., **2002**. Alien species in Europe waters. In: E. Leppäkoski, S. Gollasch, S. Olenin (eds.), *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management*. Dordrecht, Boston, London, Kluwer Academic Publishers: 7–19.
- Lesutienė J.**, Gasiunaite Z. R., and Griniene E., **2005**. Habitat induces heterogeneity in the Curonian Lagoon littoral assemblages: mysids, juvenile fish and plankton Crustaceans. *Acta Zoologica Lituanica*, 15 (4): 312–323.
- Lesutienė J.**, Gorokhova E., Gasiunaite Z. R., and Razinkovas A., **2007**. Isotopic evidence for zooplankton as an important food source for the mysid *Paramysis lacustris* in the Curonian Lagoon, the South-Eastern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 73: 73–80.
- Lesutienė J.**, Gorokhova E., Gasiunaite Z. R., and Razinkovas A., **2008**. Role of mysid seasonal migrations in the organic matter transfer in the Curonian Lagoon, South-Eastern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 80: 225–234
- Levins R.**, **1968**. Evolution in changing environments: some theoretical explorations. Princeton. New Jersey: Princeton university Press.
- Mack R. N.**, Simberloff D., Lonsdale W. M., Evans H., Clout M., and Bazzaz F. A., **2000**. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10: 689–710.
- Mackevičienė G.**, **2005**. *Astakologijos raida Lietuvoje*. Vilniaus universiteto Ekologijos institutas, 5–8.

- MacNeil C.**, Dick J. T. A., and Elwood B., **1997**. The trophic ecology of freshwater *Gammarus* spp. (Crustaceae: Amphipoda): problems and perspectives concerning the functional feeding groups concept. *Biological Reviews*, 72: 349–364.
- MacNeil C.**, Dick J. T. A., and Elwood B., **1999**. The dynamics of predation on *Gammarus* spp. (Crustaceae: Amphipoda). *Biological Reviews*, 74: 375–395.
- MacNeil C.**, Dick J. T. A., Janson P. M., Hatcher J. M., and Dunn M. A., **2004**. A species invasion mediated through habitat structure, intraguild predation, and parasitism. *Limnology and Oceanography*, 49 (5): 1848–1856.
- MacNeil C.**, Dick J. T. A., Terry S. R., Smith E. J., and Dunn M. A., **2003**. Parasite-mediated predation between native and invasive amphipods. *Proceedings of the Royal Society, Biological Sciences*, 270 (1521): 1309–1314.
- Mandaville S. M.**, **2002**. Benthic macroinvertebrates in freshwaters – taxa tolerance values, metrics, and protocols, Project H-1, Soil & Water Conservation Society of Metro Halifax, p. 128.
- Mariotti A.**, **1995**. Les isotopes stables du carbone, traceurs de l'évolution des écosystèmes continentaux et de dynamique des matières organiques des sols. In: Legay J. M. and Barbault R. (eds.), *La Révolution Technologique en Écologie*. Collection d'Écologie, 37–61.
- Matthews B.** and Mazumder A., **2003**. Compositional and inter lake variability of zooplankton affect baseline stable isotope signatures. *Limnology and Oceanography*, 48: 1977–1987.
- Mauchline J.**, **1980**. The biology of mysids and euphausiids. *Advances in Marine Biology*, 18: 81–97.
- McCutchan J. H. Jr.**, Lewis W. M. Jr., Kendall C., and McGrath C. C., **2003**. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102 (2): 378–390.
- Michener R. H.** and Schell D., **1994**. Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. In: Lajtha K. and Michener R. (Eds.), *Stable isotopes in ecology and environmental science*. Blackwell Scientific, 138–157.
- Minagawa M.** and Wada E., **1984**. Step wise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains: further evidence and the relation between  $^{15}\text{N}$  and animal age. *Geochimica and Cosmochimica Acta*, 48: 1135–1140.
- Muller H.**, **1973**. Die Flußkrebse. In: *Die neue Brehm-Bücherei*. A. Ziemsen Verlag. Wittenberg, Luthersstadt, 110.
- Nilsson E.**, Solomon C. T., Wilson K. A., Willis T. V., Larget B., Vander Zanden M. J., **2012**. Effects of an invasive crayfish on trophic relationships in north-temperate lake food webs. *Freshwater biology*, 57 (1): 10–23.
- NOBANIS**, **2014**. Definitions used. European Network on Invasive Alien Species. Web service available online at <http://www.nobanis.org>
- Nyström P.**, Brnmark C., and Graneli W., **1996**. Patterns in benthic food webs: a role for omnivorous crayfish? *Freshwater biology*, 36: 631–646.
- O'Reilly C. M.** and Hecky R. E., **2002**. Interpreting stable isotopes in food webs: Recognizing the role of time averaging at different trophic levels. *Limnology and Oceanography*, 47: 306–309.
- Orlova M. I.**, Telesh I. V., Berezina N. A., Antsulevich A. E., Maximov A. A., and Litvinchuk L. F., **2006**. Effects of nonindigenous species on diversity and community functioning in the Eastern Gulf of Finland (Baltic Sea). *Helgoland Marine Research*, 60: 98–105.
- Panzacchi M.**, Bertolino S., Cocchi R., and Genovesi P., **2007**. Population control of coypu *Myocastor cypus* in Italy compared to eradication in UK: a cost-benefit analysis. *Wildlife Biology*, 13: 159–171.
- Parnell A. C.**, Inger R., Bearhop S. and Jackson A. L., **2010**. Source Partitioning Using Stable Isotopes: Coping with Too Much Variation. *Plos One* 5(3): e9672.

- Parson T. R. and Strickland J. H. D., 1963.** Discussion of spectrophotometric determination of marine-plant pigments, with revised equation for ascertaining chlorophylls and carotenoids. *J. Mar. Res.* 21 (3): 155–163.
- Paulauskas A., Jankevičius K., Liužinas Rapolas, Raškauskas V. ir Zajančkauskas P., 2008.** Ekologijos terminų aiškinamasis žodynas. Grunto valymo technologijos, Vilnius.
- Pereck S., 2004.** Les Elements Chimiques. Web service available online at <http://elements.chimiques.free.fr>
- Persson A. and Hansson L. A., 1999.** Diet shift in fish following competitive release. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56: 70–78.
- Peterson B. J. and Fry B., 1987.** Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 293–320.
- Pilotto F., Free G., Crosa G., Sena F., Ghiani M., and Cardoso A. C., 2008.** The invasive crayfish *Orconectes limosus* in lake Varese: estimating abundance and population size structure in the context of habitat and methodological constraints. *Journal of Crustacean Biology*, 28(4): 633–640.
- Pimentel D., Zuniga R., and Morrison D., 2005.** Update on the environmental costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 52: 273–288.
- Pöckl M., 1999.** Distribution of crayfish species in Austria with special reference to introduced species. *Freshwater Crayfish*, 12: 733–750.
- Post D. M., 2002.** Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83: 703–718.
- Post D. M., Pace M. L., and Haandston N. G., 2000.** Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature*, 405: 1047–1049.
- Prezant R. S., Chapman, E. J., and McDougall A., 2006.** In utero predator-induced responses in the viviparid snail *Bellamya chinensis*, 84(4): 600–608.
- Quevedo M., Svanbäck R. and Eklöv P., 2009.** Intrapopulation niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity. *Ecology*, 90 (8): 2263–2274.
- R Core Team, 2012.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>
- Rakauskas V., Pūtys Ž., Dainys J., Lesutienė J., Ložys L., Arbačiauskas K. 2013.** Increasing population of the invader round goby, *Neogobius melanostomus* (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae), and its trophic role in the Curonian Lagoon, SE Baltic Sea. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 43(2): 95–108.
- Rakauskas V., Ruginis T., and Arbačiauskas K., 2010.** Expansion of the spiny cheek crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) in the Nemunas River basin, Lithuania. *Freshwater crayfish*, 17: 73–76.
- Rašomavičius V., 2007.** Lietuvos Raudonoji knyga. Lututė, Vilnius,
- Reshetnikov A. N. and Manteifel Y. B., 1997.** Newt–Fish Interactions in Moscow Province: A New Predatory Colonizer, *Perccottus glenii*, Transforms Metapopulations of Newts, *Triturus vulgaris* and *T. cristatus*. *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union*, 2: 1–12.
- Ricciardi A., 2001.** Facilitative interactions among aquatic invaders: is an “invasion meltdown” occurring in the Great Lakes? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58: 2513–2525.
- Rolff C., 2000.** Seasonal variation in delta <sup>13</sup>C and delta <sup>15</sup>N of size-fractionated plankton at a coastal station in the northern Baltic proper. *Marine Ecology Progress Series*, 203: 47–65.
- Roth B., Hein C. L. and Vander Zanden M. J., 2006.** Using bioenergetics and stable isotopes to assess the trophic role of rusty crayfish (*Orconectes rusticus*) in lake littoral zones.
- Rudstam L. G., Danielsson K., Hansson S., and Johansson S., 1989.** Diel vertical migration and feeding patterns of *Mysis mixta* (Crustacea, Mysidacea) in the Baltic Sea. *Marine Biology*, 101: 43–52.

- Schmidt S. N., Olden J. D., Solomon C. T., and Vander Zanden M. J., 2007.** Quantitative approaches to the analysis of stable isotope food web data. *Ecology*, 88: 2793–2802.
- Schulze T., Baade U., Dörner H., Eckmann R., Haertel-Borer S. S., Hölker F., and Mehner T., 2006.** Response of the residential piscivorous fish community to introduction of a new predator type in a mesotrophic lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63: 2202–2212.
- SCOR-UNESCO, 1966.** Determination of photosynthetic pigments in seawater. Monographs on oceanographic methodology, Paris.
- Shlyapkin I. V. and Tikhonov S. V., 2001.** Distribution and Biological Specific Features of Amur Sleeper *Percottus glenii* Dybowski in Water Bodies of Upper Part of the Volga River Basin. In: *The Program of the American Russian Symposium on Invasive Species*, 20021, Borok, 203–204.
- Šidagytė E., Višinskienė G. and Arbačiauskas K., 2013.** Macroinvertebrate metrics and theand integration for assessing the ecological status and biocontamination of Lithuanian lakes. *Limnologica*, 43: 308–318.
- Skrzecz T. and Szaniawska A., 2005.** Energetic value of american crayfish – *Orconectes limosus* (Raf.) from the Vistula Lagoon. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 34 (4): 57–65.
- Soddy F., 1913.** The Radio-elements and the Periodic Law. *Chemical News*, 107: 97–99.
- Souty-Grosset C., Holdich D. M., Noël P. Y., Reynolds J. D., and Haffner P., 2006.** *Atlas of Crayfish in Europe*. Muséum National d'Histoande Naturelle, Paris (Patrimoines Naturels, 64), 187.
- Spencer C. N., Potter D. S., Bukantis R. T., and Stanford J. A., 1999.** Impact of predation by *Mysis relicta* on zooplankton in Flathead Lake, Montana, USA. *Journal of Plankton Research*, 21: 51–64.
- Stenroth P., Holmqvist N., Nyström P., Berglund O., Larsson P. and Graneli W., 2006.** Stable isotopes as an indicator of diet in omnivorous crayfish (*Pacifastacus leniusculus*): the influence of tissue, sample treatment, and season. *Canadian journal of fisheries and aquatic science*, 63: 821–831.
- Švagždys A., 2002.** Growth and abundance of burbot in the Curonian Lagoon and determinatives of burbot abundance. *Acta Zoologica Lituanica*, 12 (1): 58–64.
- Svanbäck R. and Eklöv P., 2002.** Effects of habitat and food resources on morphology and ontogenetic growth trajectories in perch. *Oecologia* 131: 61–70.
- Syväranta J. and Jones R. I., 2008.** Changes in feeding niche widths of perch and roach following biomanipulation, revealed by stable isotope analysis. *Freshwater biology*, 53: 425–434.
- Syväranta J., Högmänder P., Keskinen T., Karjalainen J., and Jones R., 2011.** Altered energy flow pathways in lake ecosystem following manipulation of fish community structure. *Aquatic science*, 73: 79–89.
- Vadeboncoeur Y., Jeppesen E., Vander Zanden M. J., Schierup H. H., Christoffersen K., and Lodge D. M., 2003.** From Greenland to green lakes: Cultural eutrophication and the loss of benthic pathways in lakes. *Limnology and Oceanography*, 48: 1408–1418.
- Vaitonis G., 1994.** Aukštesniųjų vėžiagyvių kompleksų formavimasis Lietuvos vandenyse and jų reikšmė biocenozėse. *Daktaro disertacijos santrauka*. Vilnius, 26.
- van der Velde G., Leuven R., Platvoet D., Bacela K., Huijbregts M. A. J., Hendriks H. W. M., and Kruijt D., 2009.** Environmental and morphological factors influencing predatory behaviour by invasive non-indigenous gammaridean species. *Biological Invasions*, 11: 2043–2054.
- Van Riel M. C., Van der Velde G., Rajagopal S., Marguiller S., Dehaands F., and Bij de Vaate A., 2006.** Trophic relationships in the Rhine food web during invasion and after establishment of the Ponto-Caspian invader *Dikerogammarus villosus*. *Hydrobiologia*, 565: 39–58.
- Vander Zanden M. J. and Fetzer W. W., 2007.** Global patterns of aquatic food chain length. *Oikos* 116: 1378–1388.

- Vander Zanden M. J. and Rasmussen J. B., 1999.** Primary consumer  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology*, 80 (4): 1395–1404.
- Vander Zanden M. J. and Rasmussen J. B., 2001.** Variation in delta N-15 and delta C-13 trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography*, 46: 2061–2066.
- Vander Zanden M. J., Casselman J. M., and Rasmussen J. B., 1999a.** Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature*, 401: 464–467.
- Vander Zanden M. J., Shuter B. J., Lester N., Rasmussen J. B., 1999b.** Patterns of Food Chain Length in Lakes: A Stable Isotope Study. *The American Naturalist*, 154 (4): 406–416.
- Vanderklift M. A. and Ponsard S., 2003.** Sources of variation in consumer-diet delta N-15 enrichment: a meta-analysis. *Oecologia*, 136: 169–182.
- Vollenweider R.A., 1968.** Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes and flowing waters, with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication. Paris: Resp. Organisation for Economic Cooperation and Development, DAS/CSI 68.27.
- VŽ (Valstybės žinos), 2010.** LR aplinkos ministro įsakymas dėl LR Aplinkos ministro įsakymo Nr. D1-256 “Dėl paviršinių vandens telkinių tipų aprašo, paviršinių vandens telkinių kokybės elementų etaloninių sąlygų rodiklių aprašo and kriterijų dirbtiniams, labai pakeistiems ir rizikos vandens telkiniams išskirti aprašo patvirtinimo“. *Valstybės žinios*. Nr. 128–65.
- VŽ (Valstybės žinos), 2012.** Lietuvos Respublikos Aplinkos ministro įsakymas “Dėl Lietuvos Respublikos Aplinkos ministro 2004 m. rugpjūčio 16 d. įsakymo nr. D1-433 „Dėl invazinių Lietuvoje organizmų rūšių sąrašo patvirtinimo ir dėl kai kurių aplinkos ministro įsakymų pripažinimo netekusiais galios“ pakeitimo, 2012 06 30, Nr.: 76–3953.
- Weidema I., 2000.** *Introduced species in the Nordic Countries*. Nordic Council of Ministers, Copenhagen, Denmark, Nord Environment, 2000: 13, 242.
- Weish P. and Turkey M., 1975.** *Limnomysis benedeni* in Austria with considerations on its colonization history (Crustacea: Mysidacea). *Archiv fur Hydrobiologie*, 44: 480–491.
- Whall J. D. and Lasenby D. C., 2009.** Differences in the trophic role of *Mysis diluviana* in two intermontane lakes. *Aquatic biology*, 5: 281–292.
- Whiteledge G. W. and Rabeni C. F., 1997.** Energy sources and ecological role of crayfishes in an Ozark stream: insights from stable isotopes and gut analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 2555–2563.
- Winberg G. G., 1966.** Growth rate and metabolic activity in animals. *Adv. Curr. Biol.* [Uspekhi Sovremennoj Biologii]61,274–293. (in Russian).
- Winemiller O. K., Akin S. and Zeug S. C., 2007.** Production sources and food web structure of a temperate tidal estuary: integration of dietary and stable isotope data. *Marine ecology progress series*, 343: 63–76.
- Wittmann K. J. and Ariani A. P., 2000.** *Limnomysis benedeni*: mysidace nouveau pour les eaux douces de France (Crustacea, Mysidacea). *Vie et Milieu*, 50: 117–122.
- Wittmann K. J., 1995.** On the immigration of *Potamophilous malacostraca* into the upper Danube River: *Limnomysis benedeni* (mysidacea), *Corophium curvispinum* (amphipoda), and *Atyaephyra desmaresti* (decapoda). *Lauterbornia*, 20: 77–85.
- Wittmann K. J., 2002.** Krebstiere: “Schwebegarnelen” und Süßwassergarnelen (Crustacea: Mysidacea: Mysidae, Decapoda: Atyidae). In: Essl F., Rabitsch W. (Eds.), *Neobiota in Österreich*. Federal Environment Agency— Austria, Wien, 269–272.
- Wittmann K. J., Theiss J., and Banning M., 1999.** The drift of mysidacea and decapoda and its significance for the dispersion in the main-Danube system. *Lauterbornia*, 35, 53–66.
- Wonyarovich E., 1955.** Vorkommen der *Limnomysis benedeni* czernim im ungarischen Donauabschnitt. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 1: 177–185.
- Zambrano L., Valiente E., and Vander Zanden M. J., 2010.** Food web overlap among native axolotl (*Ambystoma mexicanum*) and two exotic fishes: carp (*Cyprinus carpio*) and tilapia

- (*Oreochromis niloticus*) in Xochimilco, Mexico City. *Biological invasions*, 12: 3061–3069.
- Zohary T., Erez J., Gophen M., Berman-Frank I., and Stiller M., 1994.** Seasonality of stable carbon isotopes within the pelagic food web of Lake Kinneret. *Limnology and Oceanography*, 39: 1030–1043.
- Zuur A. F., Ieno E. N. and Smith G. M., 2007.** *Analysing Ecological Data*. Springer Science, 219–221.
- Zytkowicz J., Kobak J., Kakareko T., and Kentzer A., 2008.** Species composition and distribution of invasive Ponto-Caspian amphipods in the off-channel microhabitats of a temperate, lowland dam reservoir. *International Review of Hydrobiology*, 93: 62–72.
- Бубинас А., 1979а.** Питание рыб водохранилища Каунасской ГЭС акклиматизированными в нем мизидами Каспийского реликтового комплекса *Mesomysis kowalewskyi* Czern. (*Paramysis lacustris*). *LTSR MA darbai*. С 4, (88): 89–96.
- Бубинас А., 1979б.** Питание промысловых рыб и водохранилище Каунасской ГЭС в 1972–1975 гг. (1. Трехиглая и девятииглая колюшки). *LTSR MA darbai*. С. 3, (87): 85–92.
- Бубинас, А. 1976.** Питание жереха и щуки в водохранилище Каунасской ГЭС в 1972 г. *LTSR MA darbai*. С 2, (74): 133–140.
- Вайтонис Г., Лазаускене Л. и Разинковас А., 1990.** Изучение результатов экономической эффективности и перспективы акклиматизации беспозвоночных в водоемах прибалтики. Отчет научно исследовательской работы, институт экологии, академия наук Литвы. Вильнюс, 1–67.
- Иоффе И. Ц. и Максимова П. Л., 1968.** Биология некоторых, перспективных для акклиматизации в водохранилищах. В: Иоффе И. Ц. (ред) Известия Государственного научно исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства. Улучшение и увеличение кормовой базы для рыб во внутренних водоемах СССР, Ленинград, том 67: 81–104.
- Гасюнас И., 1963.** Акклиматизация кормовых ракообразных (Каспийского реликтового типа) в водохранилище Каунасской ГЭС и возможность их переселения в другие водоемы Литвы. *LTSR MA darbai*. С 1, (30): 79–85.
- Гасюнас И., 1972.** Обогащения кормовой базы рыб водоемов Литвы акклиматизированными ракообразными каспийского комплекса. *Questions of The Breeding of Fish and Crustaceans-Like Organism in The Water Bodies of Lithuania*, 57–68.
- Гасюнас И., 1975.** Peracarida oz. Dusya (bas. Baltijskogo morja) [peracarida from Lake Dusya (Baltic Sea basin)]. *Gidrobiologicheskij Zhurnal* 11(1): 46–50.
- Гасюнас И., 1965.** О результатах акклиматизации кормовых беспозвоночных каспийского комплекса в водоемы Литвы. *Зоологический журнал* XLIV (3): 340–343.
- Кублицкас А. и Бубинас А., 1981.** Суточные изменения в питании молоди плотвы, уклей и окуня в водохранилище Каунасской ГЭС в 1974 г. *LTSR MA darbai*. С 2, (74): 113–125.
- Кублицкас А. и Бубинас А., 1985.** Роль акклиматизированных ракообразных в питании рыб литоральной зоны Куршского залива. *Acta Hydrobiologica Lituanica*, 5: 80–85.



## MOKSLINIŲ PUBLIKACIJŲ DISERTACIJOS TEMA SĄRAŠAS

### Moksliniai straipsniai

- Rakauskas V.**, Ruginis T. and Arbačiauskas K., **2010**. Expansion of the spiny cheek crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) in the Nemunas River basin, Lithuania. *Freshwater crayfish* 17: 73–76.
- Arbačiauskas K., **Rakauskas V.** and Virbickas T., **2010**. Initial ir long-term consequences of attempts to improve fish-food resources in Lithuanian waters by introducing alien peracaridan species: a retrospective overview. *Journal of Applied Ichthyology* 26 (2): 28–37.
- Rakauskas V.**, Smilgevičienė S. and Arbačiauskas K., **2010**. The impact of introduced Ponto-Caspian amphipods ir mysids on perch (*Perca fluviatilis*) diet in Lithuanian lakes. *Acta Zoologica Lituanica* 20 (4): 189–197.
- Arbačiauskas K., Višinskienė G., Smilgevičienė S. and **Rakauskas V.**, **2012**. Non-indigenous macroinvertebrate species in Lithuanian fresh waters, Part 1: Distributions, dispersal ir future. *Knowledge ir Management of Aquatic Ecosystems* 402 (12): 1–18.

### Konferencijų tezės

- Rakauskas V.** and Arbačiauskas K., **2010**. Can introduced Ponto-Caspian mysid *Paramysis lacustris* alter the littoral food web in lakes? Penktoji tarptautinė studentų konferencija „*Biodiversity ir Functioning of aquatic ecosystems in the Baltic Sea region*“, spalio 06–08, Palanga, Lietuva.
- Arbačiauskas K. and **Rakauskas V.**, **2010**. Crayfish in Lithuanian waters: current states ir perspectives. Europos tarptautinis vėžių kongresas „*European Crayfish Food, Flagships ir Ecosystem Services*“, spalio 26–29, Poitier, Prancūzija.
- Rakauskas V.** and Arbačiauskas K., **2013**. Trophic role of non-indigenous amphipod species in temperate lakes, Lithuania. Penkioliktasis tarptautinis šoniplaukų koliokviumas „*15<sup>th</sup> international colloquium on Amphipoda*“, rugsėjo 02–07, Szczawnica, Lenkija.

## **FINANSINĖ PARAMA.**

Šis darbas buvo finansuojamas Lietuvos mokslo tarybos projektų (Nr.: LEK-18/2010 ir LEK-10/2012) lėšomis. Taip pat šį darbą parėmė Lietuvos valstybinis Mokslo ir studijų fondas, skirdamas doktoranto „už gerus akademinis pasiekimus“ stipendiją 2009–2012 m.

## **PADĖKA**

Pirmiausia nuoširdžiai dėkoju savo darbo vadovui doc. dr. Kęstučiui Arbačiauskui už kantrybę, supratingumą, vertingus patarimus, ir pagalbą visus ketverius doktorantūros metus bei rengiant disertaciją. Už galimybę dalyvauti ekspedicijose bei surinkti tyrimams reikalingą medžiagą esu labai dėkingas Gamtos tyrimų centro (GTC) Ekologijos instituto (EI) Hidrobiontų ekologijos ir fiziologijos laboratorijos (HEFL) vadovui dr. Vytautui Kesminui, bei šios laboratorijos darbuotojams dr. Tomui Virbickui, dr. Sauliui Stakėnui, dr. Audriui Steponėnui, Kęstučiui Skrupskeliui ir Giedrei Žilinskienei. Be Jūsų geranoriškumo ir nuoširdžios pagalbos šis darbas tikrai nebūtų įgyvendintas. Už entuziastingą pagalbą renkant tyrimų medžiagą nuoširdų ačiū taip pat sakau GTC EI Jūrų ekologijos laboratorijos doktorantui Justui Dainiui. Už pagalbą identifikuojant makrobentosinius bestuburius esu labai dėkingas HEEL darbuotojoms Eglei Šidagytei bei dr. Giedrei Višinskienei. E. Šidagytei taip pat dėkoju už suteiktą pagalbą bei patarimus apdorojant duomenis R statistinėje aplinkoje. Už vertingus patarimus mokantis įvaldyti stabilijų izotopų metodo subtilybes esu dėkingas dr. Jūratei Lesutienei (Klaipėdos universitetas), dr. Jonathan Grey bei dr. Jacob Laws (Karalienės Meri Londono universitetas). Už dalies surinktų mėginių stabilijų izotopų analizę nuoširdžiai dėkoju Valstybinio Mokslinių tyrimų instituto Fizinių ir technologijos mokslų centro darbuotojui dr. Andriui Garbarui. Ypač dėkoju savo žmonai Rasai už supratingumą, kantrybę ir palaikymą rašant disertaciją. Neabejoju, kad prie šio darbo prisidėjo daugelis kitų čia nepaminėtų draugų bei kolegų. Visiems Jiems sakau nuoširdų ačiū.

## 1 PRIEDAS.

Surinktų mėginių stabilijų anglies bei azoto izotopų analizei kiekiai tirtuose ežeruose.

**1 lentelė.** 2009–2012 m. tirtuose ežeruose rudenį surinkti moliuskų (Mollusca), dėlių (Hirudinea) bei vėžiagyvių (Crustacea) mėginiai: bestuburių šeima, tos šeimos mėginių skaičius ežere ir bendras ežerų skaičius, kuriuose paimti tos bestuburių šeimos mėginiai (n).

Taksonas	Aisetas	Antalieptė	Asveja	Balušai	Balušas	Daugai	Drūkšiai	Dusia	Luodis	Luokesai	Lūšiai	Metelys	Plateliai	Tauragnas	Zarasas	Žeimenys	n
<b>MOLLUSCA</b>																	
<b>Bivalvia</b>																	
Unionidae	1	3	4	6	–	6	–	–	3	3	4	–	–	1	3	3	11
Dreissenidae	3	3	2	3	3	10	3	3	3	3	6	3	9	3	3	3	16
<b>Gastropoda</b>																	
Lymnaeidae	6	6	9	7	3	13	6	7	4	6	9	6	10	4	6	3	16
Planorbidae	3	3	4	3	3	3	3	3	3	3	3	3	1	1	3	3	16
Viviparidae	3	3	3	3	3	3	2	3	3	3	3	–	3	3	3	3	15
<b>HIRUDINEA</b>																	
Erpobdellidae	3	3	2	3	3	3	3	4	3	5	5	3	3	1	3	3	16
Glossiphoniidae	4	6	1	2	3	–	6	–	2	–	4	4	4	3	3	2	13
Haemopidae	3	–	1	–	3	1	2	1	–	–	–	–	–	2	–	–	7
<b>CRUSTACEA</b>																	
<b>Amphipoda</b>																	
Gammaridae	3	–	3	4	3	4	3	3	3	3	6	3	–	3	3	5	14
Pontogammaridae	–	3	3	–	–	3	–	6	–	–	3	6	3	–	–	3	8
<b>Decapoda</b>																	
Astacidae	2	–	–	–	3	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	3
Cambaridae	3	–	4	3	–	4	–	–	3	4	–	5	3	–	–	–	8
<b>Isopoda</b>																	
Asellidae	3	3	3	3	3	6	3	4	3	3	3	3	3	3	3	3	16
<b>Mysida</b>																	
Mysidae	–	3	–	–	–	3	6	3	–	–	5	3	–	–	–	–	6

**2 lentelė.** 2009–2012 m. tirtuose ežeruose pavasarį surinkti moliuskų (Mollusca), dėlių (Hirudinea) bei vėžiagyvių (Crustacea) mėginiai: bestuburių šeima, tos šeimos mėginių skaičius ežere ir bendras ežerų skaičius, kuriuose paimti tos bestuburių šeimos mėginiai (n).

Taksonas	Aisetas	Antalieptė	Asveja	Baluošai	Baluošas	Daugai	Drūkšiai	Dusia	Luodis	Luokesai	Lūšiai	Metėlys	Plateliai	Tauragnas	Zarasas	Žeimenys	n
<b>MOLLUSCA</b>																	
<b>Bivalvia</b>																	
Unionidae	–	2	1	1	2	4	3	–	3	–	1	–	–	–	3	–	9
Dreissenidae	3	3	3	3	3	3	3	3	5	3	3	3	2	3	3	3	16
<b>Gastropoda</b>																	
Lymnaeidae	5	3	6	2	6	6	6	8	6	4	1	6	6	6	6	5	16
Planorbidae	3	–	1	–	2	1	5	3	1	–	3	3	1	–	–	3	11
Viviparidae	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	1	3	3	1	3	16
<b>HIRUDINEA</b>																	
Erpobdellidae	3	3	3	–	3	3	3	–	3	2	3	3	3	3	3	1	14
Glossiphoniidae	2	1	3	–	6	–	5	4	2	–	1	1	4	1	–	1	12
Haemopidae	–	–	–	2	–	–	1	3	–	–	–	2	3	–	3	–	6
<b>CRUSTACEA</b>																	
<b>Amphipoda</b>																	
Gammaridae	3	–	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	–	3	3	6	14
Pontogammaridae	–	3	3	–	–	3	–	6	–	–	3	3	3	–	–	–	7
<b>Decapoda</b>																	
Cambaridae	1	–	3	3	–	1	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	5
<b>Isopoda</b>																	
Asellidae	3	3	3	3	3	4	3	1	3	3	3	3	3	3	3	3	16
<b>Mysida</b>																	
Mysidae	–	–	–	–	–	7	1	3	–	–	3	3	–	–	–	1	6

**3 lentelė.** 2009–2012 m. tirtuose ežeruose rudenį surinkti vandens vabzdžių (Insecta) mėginiai: bestuburių šeima, tos šeimos mėginių skaičius ežere ir bendras ežerų skaičius, kuriuose paimti tos bestuburių šeimos mėginiai (n).

Taksonas	Aisetas	Antalieptė	Asveja	Baluošai	Baluošas	Daugai	Drūkšiai	Dusia	Luodis	Luokesai	Lūšiai	Metelys	Plateliai	Tauragnas	Zarasas	Žeimenys	n
<b>Ephemeroptera</b>																	
Baetidae	2	3	3	3	1	2	3	3	2	4	3	1	3	3	3	3	16
Caenidae	–	–	1	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2
Ephemeridae	3	3	3	3	3	3	–	3	3	3	3	2	3	3	3	3	15
<b>Hemiptera</b>																	
Naucoridae	–	–	3	1	1	–	1	–	–	–	1	3	3	1	–	3	9
Nepidae	3	1	1	1	2	4	3	1	–	–	5	2	3	3	4	3	14
Notonectidae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	–	1	–	–	2
<b>Megaloptera</b>																	
Sialidae	3	3	3	3	3	3	–	–	3	3	3	3	3	3	3	3	14
<b>Odonata</b>																	
Aeshnidae	3	3	2	2	–	4	3	3	3	3	2	4	3	3	4	3	15
Coenagrionidae	3	3	3	1	3	4	3	3	3	3	3	3	3	3	3	2	16
Corduliidae	3	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	3	–	3
Gomphidae	–	6	3	7	–	–	–	–	3	–	–	–	–	6	–	–	5
Lestidae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	3	–	2	3
Libellulidae	–	–	–	–	3	1	–	–	5	4	1	2	–	2	–	–	7
Platycnemidae	2	–	–	5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	6	3	4
<b>Trichoptera</b>																	
Goeridae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	3	–	–	–	2
Leptoceridae	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	1	–	–	–	–	–	2
Limnephilidae	3	6	3	3	3	3	5	3	6	3	3	–	3	3	4	3	15
Molannidae	–	–	–	–	1	–	–	–	1	–	1	1	2	1	1	–	7
Phryganeidae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4	–	2	–	–	–	–	2

**4 lentelė.** 2009–2012 m. tirtuose ežeruose pavasarį surinkti vandens vabzdžių (Insecta) mėginiai: bestuburių šeima, tos šeimos mėginių skaičius ežere ir bendras ežerų skaičius, kuriuose paimti tos bestuburių šeimos mėginiai (n).

Taksonas	Aisetas	Antalieptė	Asveja	Balušai	Balušas	Daugai	Drūkšiai	Dusia	Luodis	Luokesai	Lūšiai	Metelys	Plateliai	Tauragnas	Zarasas	Žeimenys	n
<b>Ephemeroptera</b>																	
Baetidae	–	–	3	3	3	3	3	–	4	4	3	3	2	3	–	3	12
Caenidae	2	3	–	–	3	4	–	–	4	2	2	5	2	3	3	2	12
Ephemeridae	3	3	3	3	3	3	–	3	–	–	–	2	3	2	2	3	12
Heptageniidae	–	–	2	4	–	–	4	–	–	–	–	–	–	1	–	–	4
Leptophlebiidae	–	–	2	–	–	–	4	–	–	–	–	–	–	3	–	–	3
<b>Hemiptera</b>																	
Naucoridae	–	–	3	–	–	3	3	3	–	–	–	3	–	–	–	–	5
Nepidae	1	–	2	3	1	1	3	5	–	–	–	3	–	–	3	2	10
Notonectidae	–	–	2	–	–	1	–	1	1	–	–	2	–	–	–	–	5
<b>Megaloptera</b>																	
Sialidae	2	–	1	2	–	2	–	–	–	3	3	–	3	3	–	3	9
<b>Odonata</b>																	
Aeshnidae	1	5	4	2	2	4	5	7	3	3	4	9	3	3	2	2	16
Coenagrionidae	3	3	4	4	3	3	3	3	4	4	5	3	6	4	3	3	16
Corduliidae	2	–	–	–	2	–	7	–	–	1	–	–	–	1	–	1	6
Gomphidae	1	2	3	2	–	–	–	–	2	–	–	–	–	8	1	–	7
Libellulidae	1	–	2	–	4	–	4	–	2	1	1	4	1	5	–	4	11
Platycnemidae	3	3	2	3	3	–	–	–	–	–	4	–	–	1	3	3	9
<b>Trichoptera</b>																	
Limnephilidae	4	4	6	2	14	18	4	3	5	6	12	4	11	13	13	10	16
Molannidae	–	1	1	–	1	–	–	–	–	–	–	3	–	–	–	–	4
Phryganeidae	–	–	–	1	9	–	4	–	–	–	–	6	1	–	–	–	5

**5 lentelė.** 2010–2012 m. tirtuose ežeruose rudenį surinkti žuvų mėginiai: rūšis, ilgio grupė, mėginių skaičius ežere, ežerų skaičius kuriuose paimti tos rūšies (tam tikros ilgio grupės) mėginiai (n).

Rūšis	TL (cm)	Aisetas	Antalieptė	Asveja	Baluošai	Baluošas	Daugai	Drūkšiai	Dusia	Luodis	Luokesai	Lūšiai	Metelys	Plateliai	Tauragnas	Zarasas	Žeimenys	n
<b>CYPRINIDAE</b>																		
<i>Abramis brama</i> (S)	10–29	3	12	–	2	3	4	2	1	1	–	2	2	–	–	2	3	12
<i>Abramis brama</i> (L)	30–60	3	4	4	–	4	11	5	3	6	2	3	2	–	8	4	4	14
<i>Alburnus alburnus</i>	13–15	3	3	3	3	3	3	2	3	2	3	–	–	3	3	3	–	13
<i>Blicca bjoerkna</i>	13–21	3	5	3	3	3	3	6	–	3	3	3	3	3	2	3	3	15
<i>Rutilus rutilus</i>	12–36	6	6	6	6	9	7	11	6	6	6	9	8	6	6	6	6	16
<i>Sardinus erythrophthalmus</i>	12–32	–	3	–	3	–	3	2	–	3	–	2	–	3	3	3	3	10
<i>Tinca tinca</i> (S)	10–27	–	–	–	–	–	1	–	1	1	1	–	3	–	1	–	–	6
<i>Tinca tinca</i> (L)	28–49	3	1	3	3	–	2	6	7	6	2	2	3	3	3	–	5	14
<b>COBITIDAE</b>																		
<i>Cobitis taenia</i>	6–12	3	3	1	3	–	–	5	4	–	–	3	–	1	–	1	–	9
<b>ESOCIDAE</b>																		
<i>Esox lucius</i> (S)	16–40	1	3	2	3	1	6	–	6	3	6	2	6	3	4	2	4	15
<i>Esox lucius</i> (L)	41–65	6	3	3	2	3	7	6	4	5	1	3	4	3	4	3	5	16
<b>GADIDAE</b>																		
<i>Lota lota</i>	16–34	2	1	–	2	–	10	1	–	–	2	2	–	2	1	1	–	10
<b>PERCIDAE</b>																		
<i>Gymnocephalus cernuus</i>	10–15	3	3	1	3	3	6	6	3	3	3	3	3	3	3	4	3	16
<i>Perca fluviatilis</i> (S)	7–16	4	6	4	6	6	10	9	6	6	3	8	3	3	3	6	7	16
<i>Perca fluviatilis</i> (M)	17–27	3	5	3	3	3	11	5	3	3	5	4	3	3	3	3	3	16
<i>Perca fluviatilis</i> (L)	28–46	4	4	3	3	3	4	3	3	3	2	3	–	5	3	3	–	14

**6 lentelė.** 2010–2012 m. tirtuose ežeruose pavasarį surinkti žuvų mėginiai. Rūšis, ilgio grupės, mėginių skaičius ežere, ežerų skaičius kuriuose paimti tos rūšies (tam tikros ilgio grupės) mėginiai (n).

Rūšis	TL (cm)	Asveja	Baluošai	Baluošas	Drūkšiai	Lūšiai	n
<b>CYPRINIDAE</b>							
<i>Abramis brama</i> (S)	10–29	2	1	1	1	–	4
<i>Abramis brama</i> (L)	30–60	4	3	1	6	1	5
<i>Alburnus alburnus</i>	13–15	–	3	1	6	–	3
<i>Blicca bjoerkna</i>	13–21	3	3	3	3	2	5
<i>Rutilus rutilus</i>	12–36	6	6	6	6	6	5
<i>Sardinus erythrophthalmus</i>	12–32	3	–	3	4	–	3
<i>Tinca tinca</i> (S)	10–27	–	–	–	5	–	1
<i>Tinca tinca</i> (L)	28–49	–	1	1	7	–	3
<b>COBITIDAE</b>							
<i>Cobitis taenia</i>	6–12	2	3	–	–	1	3
<b>ESOCIDAE</b>							
<i>Esox lucius</i> (S)	16–40	–	4	3	–	1	3
<i>Esox lucius</i> (L)	41–65	3	1	3	7	6	5
<b>GADIDAE</b>							
<i>Lota lota</i>	16–34	1	4	1	–	1	4
<b>PERCIDAE</b>							
<i>Gymnocephalus cernuus</i>	10–15	3	3	2	3	3	5
<i>Perca fluviatilis</i> (S)	7–16	6	5	3	5	3	5
<i>Perca fluviatilis</i> (M)	17–27	3	3	3	7	3	5
<i>Perca fluviatilis</i> (L)	28–46	2	2	3	7	3	5



## 2 PRIEDAS.

Surinktų mėginių stabilųjų anglies bei azoto izotopų statistinė analizė.

1 lentelė. Genčių veiksnio įtaka išmatuotoms bestuburių  $\delta^{13}\text{C}$  vertėms atskirose bestuburių grupėse pavasario sezonu. Grupuota dispersinė analizė, naudoti veiksniai: ežero (*Ežeras*) bestuburių genties (*Gentis*), genties veiksnys grupuotas ežero veiksnyje.

Veiksnyss	SS	df	MS	F	p
<b>Bivalvia</b>					
<i>Ežeras</i>	395,54	15	26,37	10,51	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	159,56	10	15,96	6,36	< 0,001
Paklaida	107,84	43	2,51		
<b>Gastropoda</b>					
<i>Ežeras</i>	750,52	15	50,03	23,88	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	296,45	40	7,41	3,54	< 0,001
Paklaida	201,12	96	2,10		
<b>Hirudinea</b>					
<i>Ežeras</i>	412,14	15	27,48	21,63	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	147,07	19	7,74	6,09	< 0,001
Paklaida	62,24	49	1,27		
<b>Amphipoda</b>					
<i>Ežeras</i>	1023,98	15	68,27	434,9	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	295,56	19	15,56	99,1	< 0,001
Paklaida	10,36	66	0,16		
<b>Misida</b>					
<i>Ežeras</i>	596,36	9	66,26	156,61	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	15,53	3	5,18	12,24	< 0,001
Paklaida	8,89	21	0,42		
<b>Ephemeroptera</b>					
<i>Ežeras</i>	976,3	15	65,1	63,8	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	183,6	28	6,6	6,4	< 0,001
Paklaida	82,7	81	1,0		
<b>Hemiptera</b>					
<i>Ežeras</i>	47,54	10	4,75	1,83	= 0,111
<i>Gentis (Ežeras)</i>	93,31	12	7,78	3,00	= 0,011
Paklaida	59,61	23	2,59		
<b>Odonata</b>					
<i>Ežeras</i>	885,5	15	59,0	37,75	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	530,1	75	7,1	4,52	< 0,001
Paklaida	172,0	110	1,6		
<b>Trichoptera</b>					
<i>Ežeras</i>	533,02	15	35,53	14,97	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	222,96	29	7,69	3,24	< 0,001
Paklaida	265,86	112	2,37		

**2 lentelė.** Genčių veiksnio įtaka išmatuotoms bestuburių  $\delta^{13}\text{C}$  vėrtėms atskirose bestuburių grupėse rudens sezonu. Gruputuota dispersinė analizė, naudoti veiksniai: ežero (*Ežeras*) bestuburių genties (*Gentis*), genties veiksnys grupuotas ežero veiksnysje.

Veiksnyys	SS	df	MS	F	p
<b>Bivalvia</b>					
<i>Ežeras</i>	492,12	15	32,81	134,3	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	7,45	16	0,47	1,9	= 0,035
Paklaida	16,62	68	0,24		
<b>Gastropoda</b>					
<i>Ežeras</i>	681,7	15	45,4	36,29	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	540,4	43	12,6	10,03	< 0,001
Paklaida	165,3	132	1,3		
<b>Hirudinea</b>					
<i>Ežeras</i>	288,38	15	19,23	16,23	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	157,23	27	5,82	4,92	< 0,001
Paklaida	75,83	64	1,18		
<b>Amphipoda</b>					
<i>Ežeras</i>	1343,04	15	89,54	503,3	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	386,06	19	20,32	114,2	< 0,001
Paklaida	13,16	74	0,18		
<b>Misida</b>					
<i>Ežeras</i>	939,33	9	104,37	329,4	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	19,77	2	9,88	31,2	< 0,001
Paklaida	9,19	29	0,32		
<b>Ephemeroptera</b>					
<i>Ežeras</i>	854,68	15	56,98	220,4	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	131,22	17	7,72	29,9	< 0,001
Paklaida	14,22	55	0,26		
<b>Hemiptera</b>					
<i>Ežeras</i>	197,32	13	15,18	11,07	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	72,17	15	4,81	3,51	= 0,002
Paklaida	38,38	28	1,37		
<b>Odonata</b>					
<i>Ežeras</i>	751,1	15	50,1	21,51	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	223,9	59	3,8	1,63	= 0,016
Paklaida	230,5	99	2,3		
<b>Trichoptera</b>					
<i>Ežeras</i>	722,92	15	48,19	75,00	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	141,28	17	8,31	12,93	< 0,001
Paklaida	28,92	45	0,64		

**3 lentelė.** Genčių veiksnio įtaka išmatuotoms bestuburių  $\delta^{15}\text{N}$  vertėms atskirose bestuburių grupėse pavasario sezonu. Grupuota dispersinė analizė, naudoti veiksniai: ežero (*Ežeras*), bestuburių genties (*Gentis*), genties veiksnys grupuotas ežero veiksnyje.

Veiksnyss	SS	df	MS	F	p
<b>Bivalvia</b>					
<i>Ežeras</i>	147,706	15	9,847	9,381	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	31,169	10	3,117	2,969	= 0,006
Paklaida	45,135	43	1,050		
<b>Gastropoda</b>					
<i>Ežeras</i>	321,323	15	21,422	34,134	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	85,842	40	2,146	3,420	< 0,001
Paklaida	60,246	96	0,628		
<b>Hirudinea</b>					
<i>Ežeras</i>	216,717	15	14,448	5,784	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	165,242	19	8,697	3,482	< 0,001
Paklaida	122,389	49	2,498		
<b>Amphipoda</b>					
<i>Ežeras</i>	205,861	15	13,724	86,65	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	347,524	19	18,291	115,48	< 0,001
Paklaida	10,454	66	0,158		
<b>Misida</b>					
<i>Ežeras</i>	208,325	9	23,147	177,08	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	26,681	3	8,894	68,04	< 0,001
Paklaida	2,745	21	0,131		
<b>Ephemeroptera</b>					
<i>Ežeras</i>	218,349	15	14,557	45,28	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	49,979	28	1,785	5,55	< 0,001
Paklaida	26,041	81	0,321		
<b>Hemiptera</b>					
<i>Ežeras</i>	80,699	10	8,070	5,2147	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	38,227	12	3,186	2,0585	= 0,066
Paklaida	35,593	23	1,548		
<b>Odonata</b>					
<i>Ežeras</i>	279,85	15	18,66	51,65	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	209,95	75	2,80	7,75	< 0,001
Paklaida	39,73	110	0,36		
<b>Trichoptera</b>					
<i>Ežeras</i>	252,117	15	16,808	12,347	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	209,813	29	7,235	5,315	< 0,001
Paklaida	152,468	112	1,361		

**4 lentelė.** Genčių veiksnio įtaka išmatuotoms bestuburių  $\delta^{15}\text{N}$  vertėms atskirose bestuburių grupėse rudens sezonu. Grupuoti dispersinė analizė, naudoti veiksniai: ežero (*Ežeras*), bestuburių genties (*Gentis*), genties veiksnys grupuotas ežero veiksnyje.

Veiksnyss	SS	df	MS	F	p
<b>Bivalvia</b>					
<i>Ežeras</i>	351,777	15	23,452	47,374	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	26,543	16	1,659	3,351	< 0,001
Paklaida	33,662	68	0,495		
<b>Gastropoda</b>					
<i>Ežeras</i>	421,379	15	28,092	39,566	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	322,444	43	7,499	10,561	< 0,001
Paklaida	93,721	132	0,710		
<b>Hirudinea</b>					
<i>Ežeras</i>	252,898	15	16,860	27,008	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	109,421	27	4,053	6,492	< 0,001
Paklaida	39,953	64	0,624		
<b>Amphipoda</b>					
<i>Ežeras</i>	320,434	15	21,362	68,59	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	609,187	19	32,062	102,95	< 0,001
Paklaida	23,047	74	0,311		
<b>Misida</b>					
<i>Ežeras</i>	383,773	9	42,641	51,305	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	31,416	2	15,708	18,899	< 0,001
Paklaida	24,103	29	0,831		
<b>Ephemeroptera</b>					
<i>Ežeras</i>	197,508	15	13,167	66,17	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	40,641	17	2,391	12,01	< 0,001
Paklaida	10,945	55	0,199		
<b>Hemiptera</b>					
<i>Ežeras</i>	159,047	13	12,234	7,870	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	68,377	15	4,558	2,932	= 0,007
Paklaida	43,528	28	1,555		
<b>Odonata</b>					
<i>Ežeras</i>	262,825	15	17,522	54,72	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	54,796	59	0,929	2,90	< 0,001
Paklaida	31,702	99	0,320		
<b>Trichoptera</b>					
<i>Ežeras</i>	220,148	15	14,677	7,443	< 0,001
<i>Gentis (Ežeras)</i>	94,565	17	5,563	2,821	= 0,003
Paklaida	88,739	45	1,972		

**5 lentelė.** Sezono veiksnio įtaka išmatuotoms bestuburių  $\delta^{13}\text{C}$  vertėms atskirose bestuburių funkcinėse grupėse tirtuose ežeruose. Grupuota dispersinė analizė, naudoti veiksniai: ežero (*Ežeras*), sezono (*Sezonas*), bestuburių genties (*Gentis*), sezono veiksnys grupuotas genties veiksnyje.

Veiksnyss	SS	df	MS	F	p
<b>Filtruotojai</b>					
<i>Ežeras</i>	331,60	15	22,11	25,06	< 0,001
<i>Sezonas (Gentis)</i>	104,36	3	34,79	39,43	< 0,001
<i>Gentis</i>	18,56	2	9,28	10,52	< 0,001
Paklaida	32,64	37	0,88		
<b>Rinkėjai</b>					
<i>Ežeras</i>	845,54	15	56,37	24,35	< 0,001
<i>Sezonas (Gentis)</i>	127,74	7	18,25	7,88	< 0,001
<i>Gentis</i>	292,02	6	48,67	21,03	< 0,001
Paklaida	282,42	122	2,31		
<b>Plešrūnai</b>					
<i>Ežeras</i>	993,0	15	66,2	22,71	< 0,001
<i>Sezonas (Gentis)</i>	144,7	23	6,3	2,16	= 0,002
<i>Gentis</i>	512,1	22	23,3	7,99	< 0,001
Paklaida	734,5	252	2,9		
<b>Gremžėjai</b>					
<i>Ežeras</i>	638,24	15	42,55	13,81	< 0,001
<i>Sezonas (Gentis)</i>	60,85	5	12,17	3,95	= 0,003
<i>Gentis</i>	46,92	4	11,73	3,81	= 0,006
Paklaida	311,27	101	3,08		
<b>Trynėjai</b>					
<i>Ežeras</i>	272,85	15	18,19	6,225	< 0,001
<i>Sezonas (Gentis)</i>	93,80	5	18,76	6,420	< 0,001
<i>Gentis</i>	6,67	4	1,67	0,571	= 0,685
Paklaida	111,04	38	2,92		
<b>Visaėdžiai</b>					
<i>Ežeras</i>	334,51	13	25,73	18,77	< 0,001
<i>Sezonas (Gentis)</i>	64,23	4	16,06	11,71	< 0,001
<i>Gentis</i>	214,61	3	71,54	52,19	< 0,001
Paklaida	41,12	30	1,37		

**6 lentelė.** Sezono veiksnio įtaka išmatuotoms bestuburių  $\delta^{15}\text{N}$  vėrtėms atskirose bestuburių funkcinėse grupėse tirtuose ežeruose. Grupuota dispersinė analizė, naudoti faktoriai: ežero (*Ežeras*), sezono (*Sezonas*), bestuburių genties (*Gentis*), sezono veiksnys grupuotas genties veiksnysje.

Veiksnyss	SS	df	MS	F	p
<b>Filtruotojai</b>					
<i>Ežeras</i>	100,728	15	6,715	6,605	< 0,001
<i>Sezonas (Gentis)</i>	1,700	3	0,567	0,557	= 0,647
<i>Gentis</i>	5,086	2	2,543	2,501	= 0,096
Paklaida	37,617	37	1,017		
<b>Rinkėjai</b>					
<i>Ežeras</i>	259,284	15	17,286	14,640	< 0,001
<i>Sezonas (Gentis)</i>	38,243	7	5,463	4,627	< 0,001
<i>Gentis</i>	378,354	6	63,059	53,409	< 0,001
Paklaida	144,044	122	1,181		
<b>Plešrūnai</b>					
<i>Ežeras</i>	465,42	15	31,03	19,864	< 0,001
<i>Sezonas (Gentis)</i>	88,96	23	3,87	2,476	< 0,001
<i>Gentis</i>	198,03	22	9,00	5,763	< 0,001
Paklaida	393,63	252	1,56		
<b>Gremžėjai</b>					
<i>Ežeras</i>	265,458	15	17,697	12,354	< 0,001
<i>Sezonas (Gentis)</i>	14,465	5	2,893	2,020	= 0,082
<i>Gentis</i>	39,857	4	9,964	6,956	< 0,001
Paklaida	144,682	101	1,432		
<b>Trynėjai</b>					
<i>Ežeras</i>	98,168	15	6,545	4,4021	< 0,001
<i>Sezonas (Gentis)</i>	7,122	5	1,424	0,9581	= 0,455
<i>Gentis</i>	40,429	4	10,107	6,7986	< 0,001
Paklaida	56,494	38	1,487		
<b>Visaėdžiai</b>					
<i>Ežeras</i>	83,072	13	6,390	3,761	= 0,001
<i>Sezonas (Gentis)</i>	34,264	4	8,566	5,041	= 0,003
<i>Gentis</i>	126,378	3	42,126	24,792	< 0,001
Paklaida	50,975	30	1,699		

### 3 PRIEDAS.

Gyvūnų grupės naudotos bestuburių bei žuvų bendrijų izotopinės nišos parametrų nustatymui (1–2 lentelės) ir šių gyvūnų vidutinių  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  verčių pasiskirstymas bendrijų izotopinėse nišose ežeruose (1–16 paveikslai).

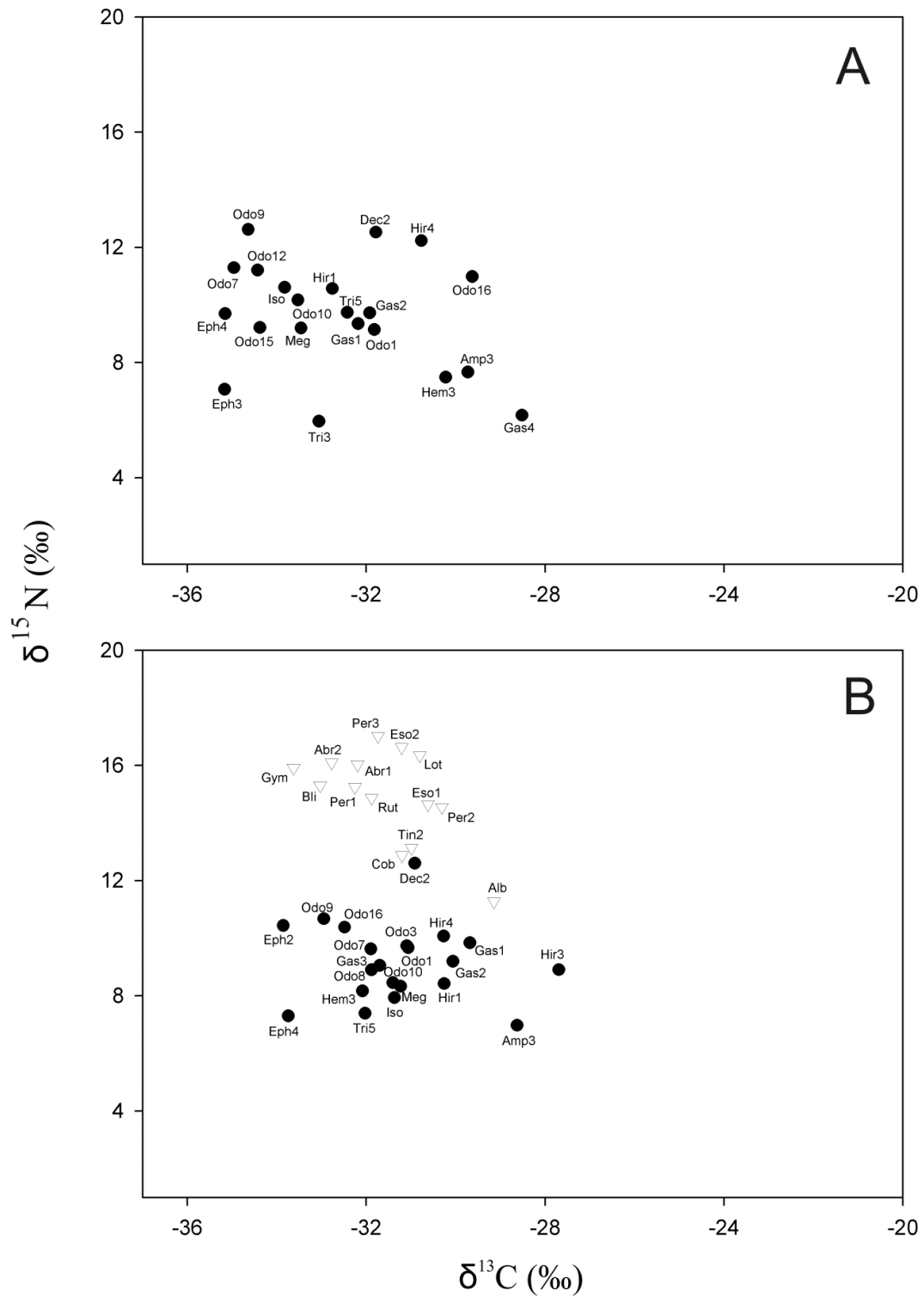
1 lentelė. Žuvų rūšys panaudotos žuvų bendrijos izotopinės nišos skaičiavimui tirtuose ežeruose. Žuvų rūšių kodai atitinka kodus 1–16 paveiksluose.

<b>Rūšis</b>	<b>Kodas</b>
<b>CYPRINIDAE</b>	
<i>Abramis brama</i> (S)	Abr 1
<i>Abramis brama</i> (L)	Abr 2
<i>Alburnus alburnus</i>	Alb
<i>Blicca bjoerkna</i>	Bli
<i>Rutilus rutilus</i>	Rut
<i>Sardinius erythrophthalmus</i>	Sar
<i>Tinca tinca</i> (S)	Tin1
<i>Tinca tinca</i> (L)	Tin2
<b>COBITIDAE</b>	
<i>Cobitis taenia</i>	Cob
<b>ESOCIDAE</b>	
<i>Esox lucius</i> (S)	Eso 1
<i>Esox lucius</i> (L)	Eso 2
<b>GADIDAE</b>	
<i>Lota lota</i>	Lot
<b>PERCIDAE</b>	
<i>Gymnocephalus cernuus</i>	Gym
<i>Perca fluviatilis</i> (S)	Per 1
<i>Perca fluviatilis</i> (M)	Per 2
<i>Perca fluviatilis</i> (L)	Per 3

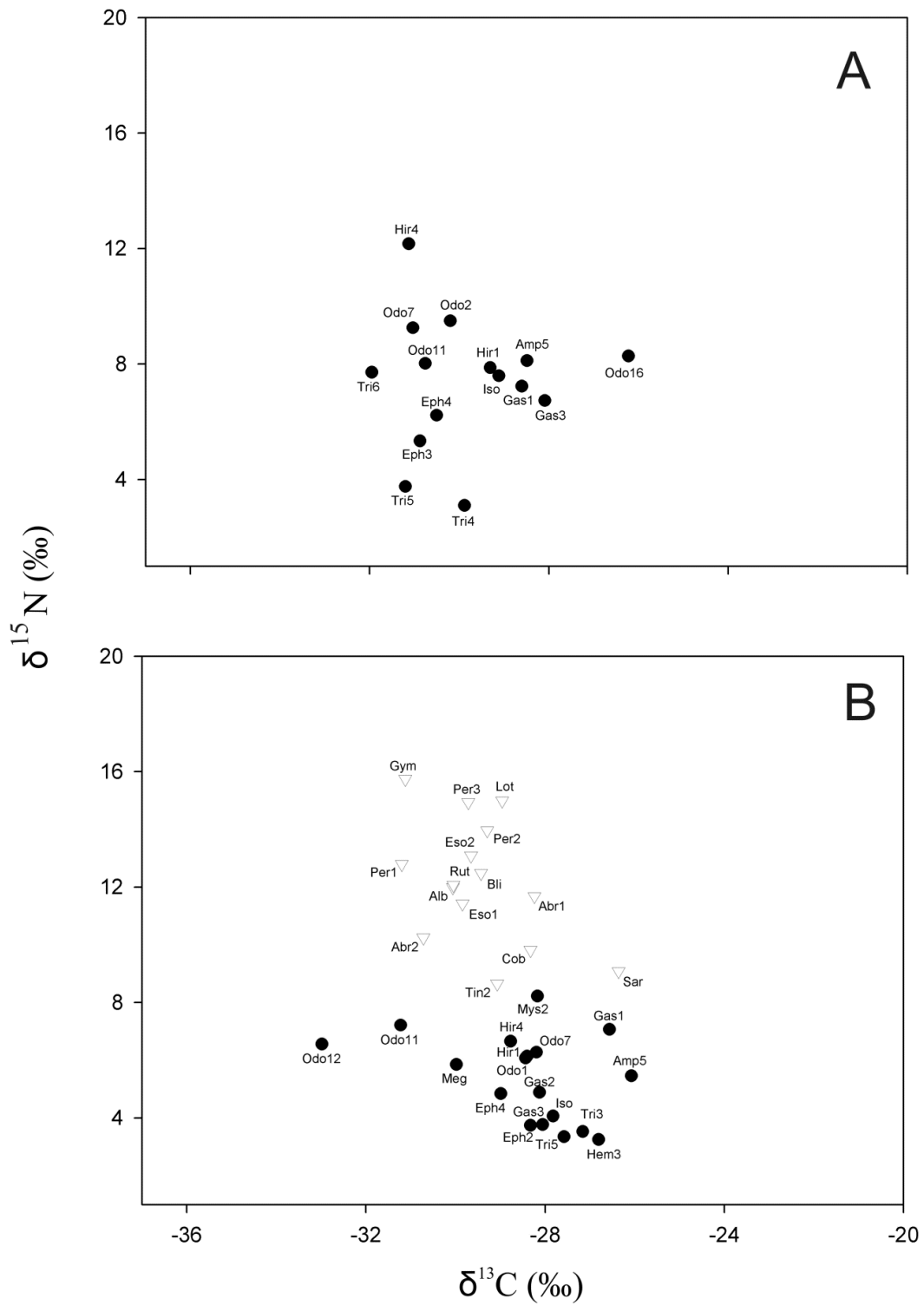
**2 lentelė.** Bestuburių gentys/rūšys panaudotos bestuburių bendrijos izotopinės nišos skaičiavimui tirtuose ežeruose. Gyvūnų kodai atitinka kodus 1–16 paveiksluose.

<b>Gentis/Rūšis</b>	<b>Kodas</b>	<b>Gentis/Rūšis</b>	<b>Kodas</b>
<b>GASTROPODA</b>		<b>Hemiptera</b>	
<i>Viviparus</i> sp.	Gas 1	<i>Corixa</i> sp.	Hem 1
<i>Lymnaea</i> sp.	Gas 2	<i>Ilyocoris</i> sp.	Hem 2
<i>Radix</i> sp.	Gas 3	<i>Nepa</i> sp.	Hem 3
<i>Planorbarius</i> sp.	Gas 4	<i>Ranatra</i> sp.	Hem 4
<b>HIRUDINEA</b>		<i>Notonecta</i> sp.	Hem 5
<i>Erpobdella</i> sp.	Hir 1	<b>Odonata</b>	
<i>Haemopsis</i> sp.	Hir 2	<i>Aeshna</i> sp.	Odo 1
<i>Alboglossiphonia</i> sp.	Hir 3	<i>Anax</i> sp.	Odo 2
<i>Glossiphonia</i> sp.	Hir 4	<i>Brachytron</i> sp.	Odo 3
<i>Placobdella</i> sp.	Hir 5	<i>Hemianax</i> sp.	Odo 4
<b>MALACOSTRACA</b>		<i>Erythromma</i> sp.	Odo 5
<b>Amphipoda</b>		<i>Enallagma</i> sp.	Odo 6
<i>Synurella ambulans</i>	Amp 1	<i>Ischnura</i> sp.	Odo 7
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i>	Amp 2	<i>Cordulia</i> sp.	Odo 8
<i>Gammarus lacustris</i>	Amp 3	<i>Epitheca</i> sp.	Odo 9
<i>Pontogammarus robustoides</i>	Amp 5	<i>Somatochlora</i> sp.	Odo 10
<i>Obesogammarus crassus</i>	Amp 6	<i>Gomphus</i> sp.	Odo 11
<b>Decapoda</b>		<i>Onychogomphus</i> sp.	Odo 12
<i>Orconectes limosus</i>	Dec 1	<i>Sympecma</i> sp.	Odo 13
<b>Isopoda</b>		<i>Libellula</i> sp.	Odo 14
<i>Asellus aquaticus</i>	Iso	<i>Orthetrum</i> sp.	Odo 15
<b>Mysida</b>		<i>Platycnemis</i> sp.	Odo 16
<i>Limnomysis benedeni</i>	Mys 1	<b>Trichoptera</b>	
<i>Paramysis lacustris</i>	Mys 2	<i>Goera</i> sp.	Tri 1
<b>Ephemeroptera</b>		<i>Leptocerus</i> sp.	Tri 2
<i>Centroptilum</i> sp.	Eph 1	<i>Anabolia</i> sp.	Tri 3
<i>Cleon</i> sp.	Eph 2	<i>Halesus</i> sp.	Tri 4
<i>Caenis</i> sp.	Eph 3	<i>Limnophilus</i> sp.	Tri 5
<i>Ephemera</i> sp.	Eph 4	<i>Molanna</i> sp.	Tri 6
<b>Megaloptera</b>		<i>Agrypnia</i> sp.	Tri 7
<i>Sialis</i> sp.	Meg	<i>Phryganea</i> sp.	Tri 8

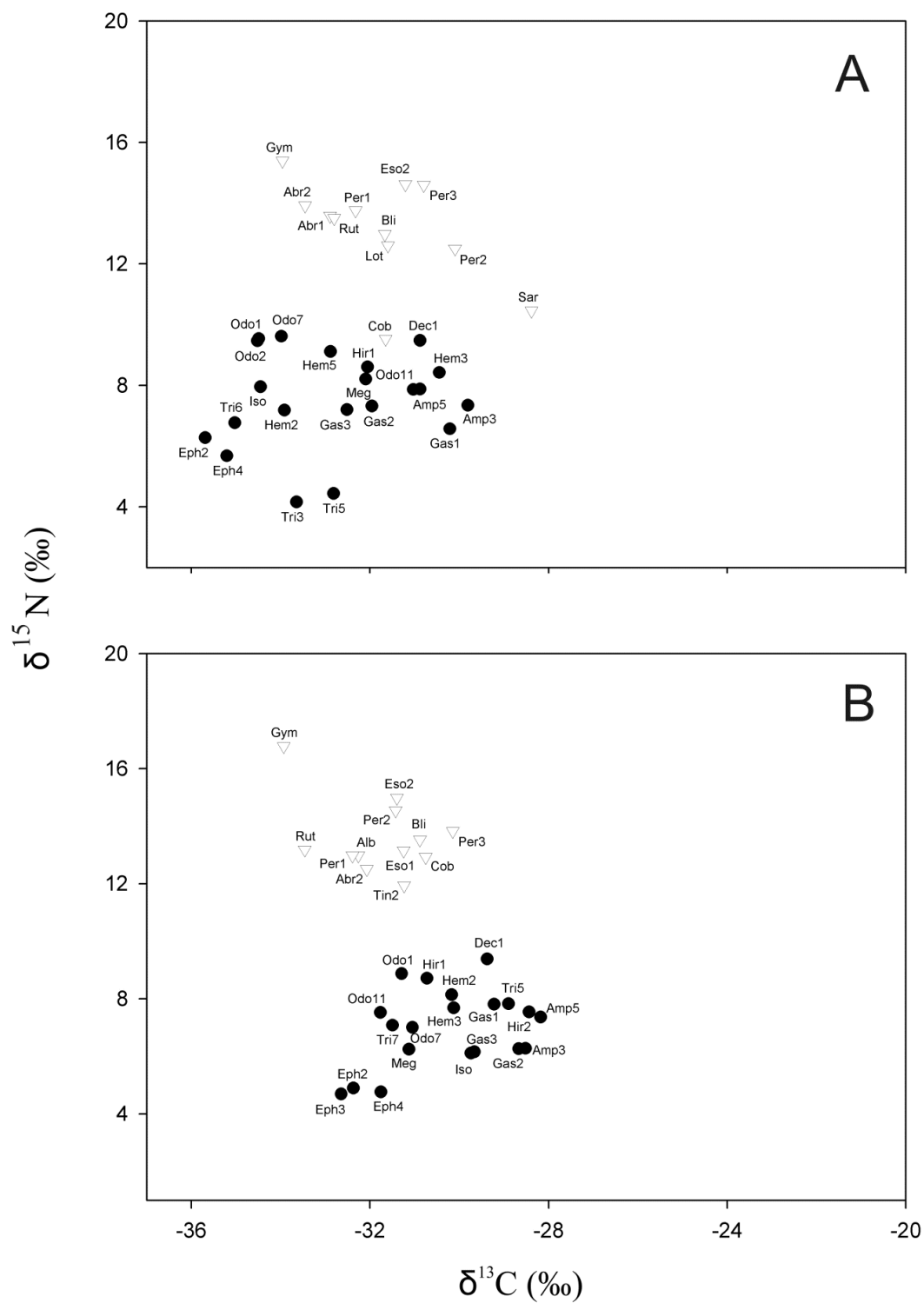




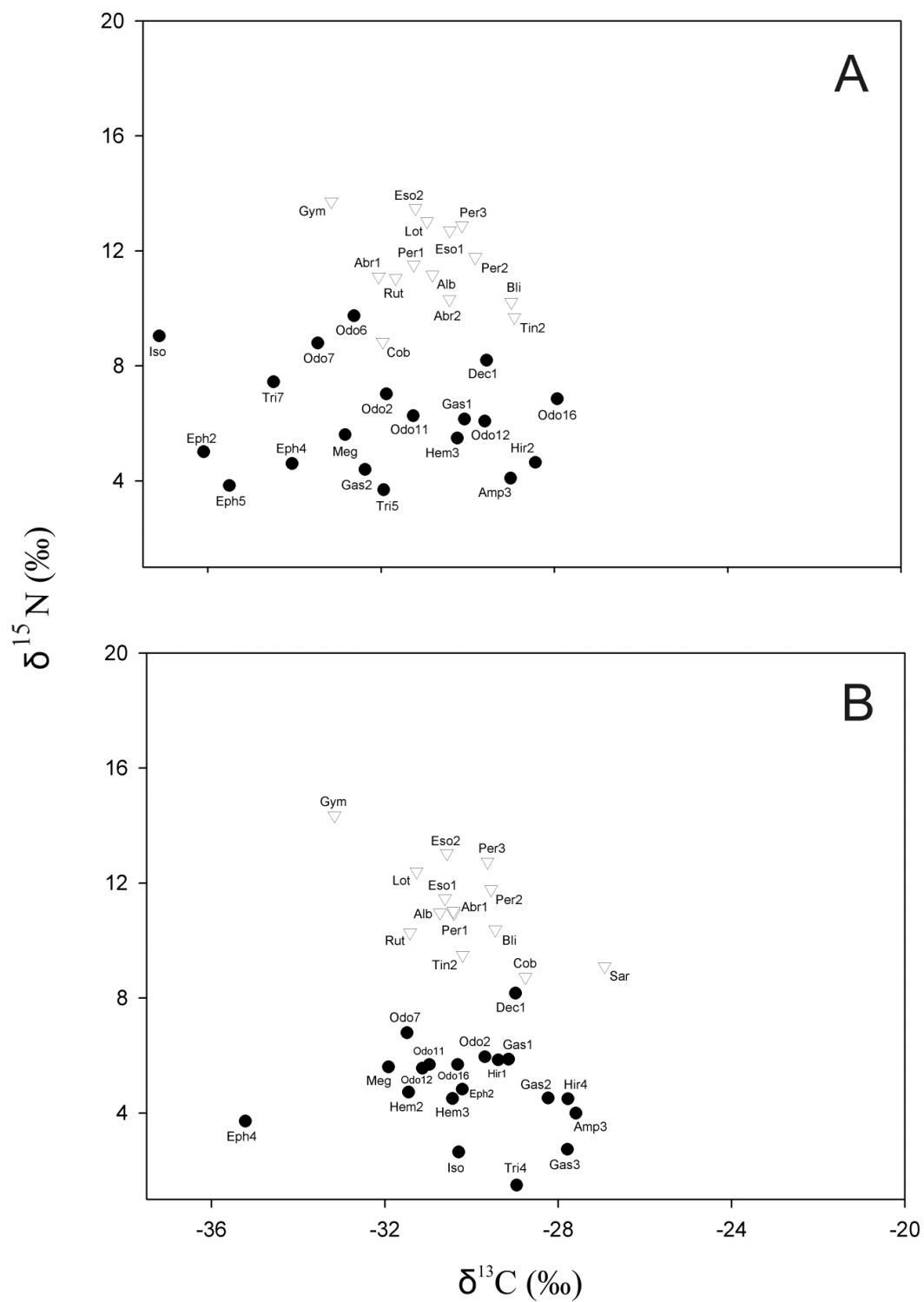
**1 paveikslas.** Išmatuotos gyvūnų vidutines  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės Aiseto ežere: (A) pavasarį ir (B) rudenį. Trikampiai žymi žuvų, o apskritimai – bestuburių vidutines  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertes. Gyvūnų kodai atitinka gyvūnų kodus pateiktus 3 priedo 1–2 lentelėse.



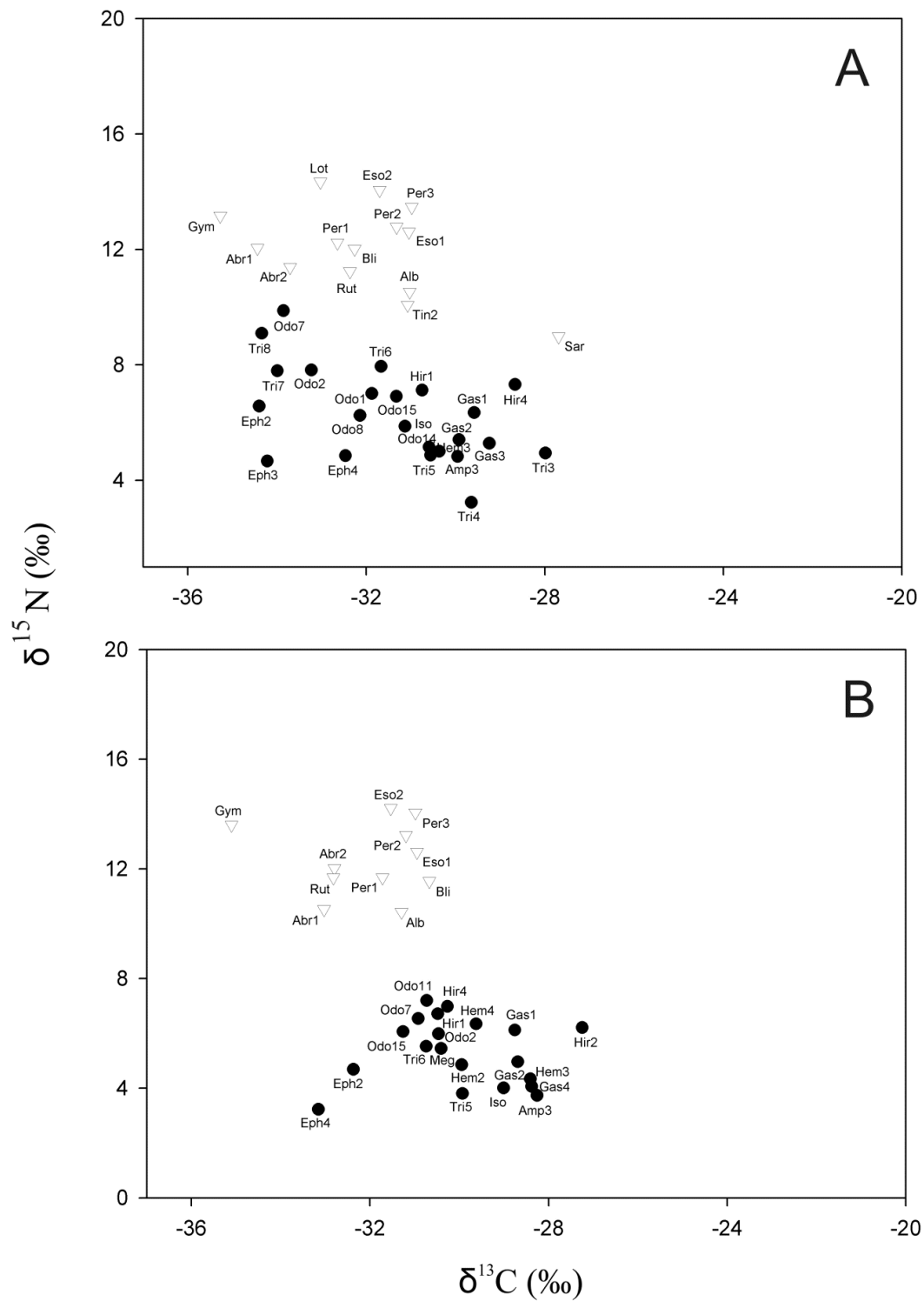
**2 paveikslas.** Išmatuotos gyvūnų vidutinės  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės Antalieptės tvenkinyje: (A) pavasarį ir (B) rudenį. Trikampiai žymi žuvų, o apskritimai – bestuburių vidutinės  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės. Gyvūnų kodai atitinka gyvūnų kodus pateiktus 3 priedo 1–2 lentelėse.



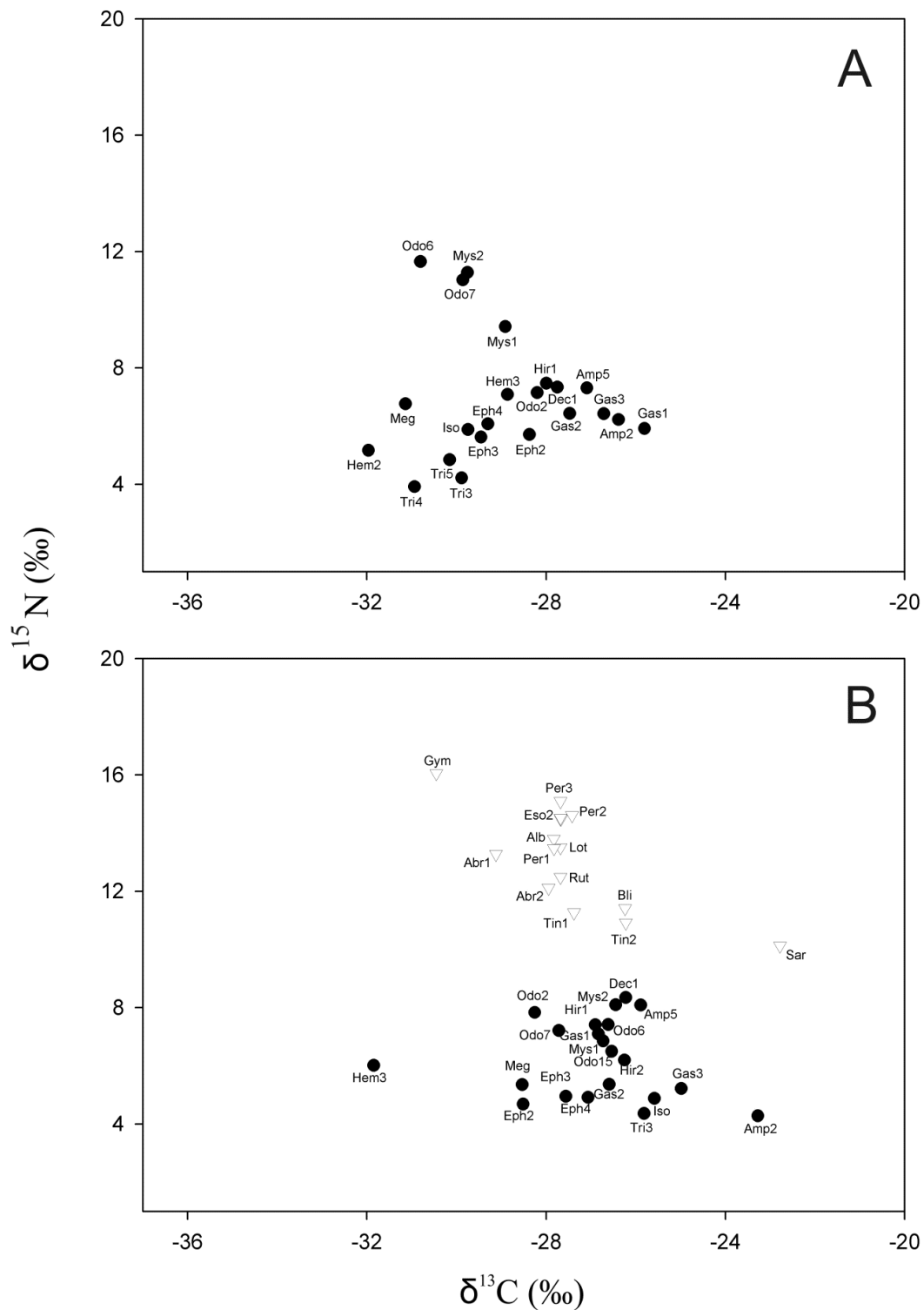
**3 paveikslas.** Išmatuotos gyvūnų vidutines  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės Asvejos ežere: (A) pavasarį ir (B) rudenį. Trikampiai žymi žuvų, o apskritimai – bestuburių vidutines  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertes. Gyvūnų kodai atitinka gyvūnų kodus pateiktus 3 priedo 1–2 lentelėse.



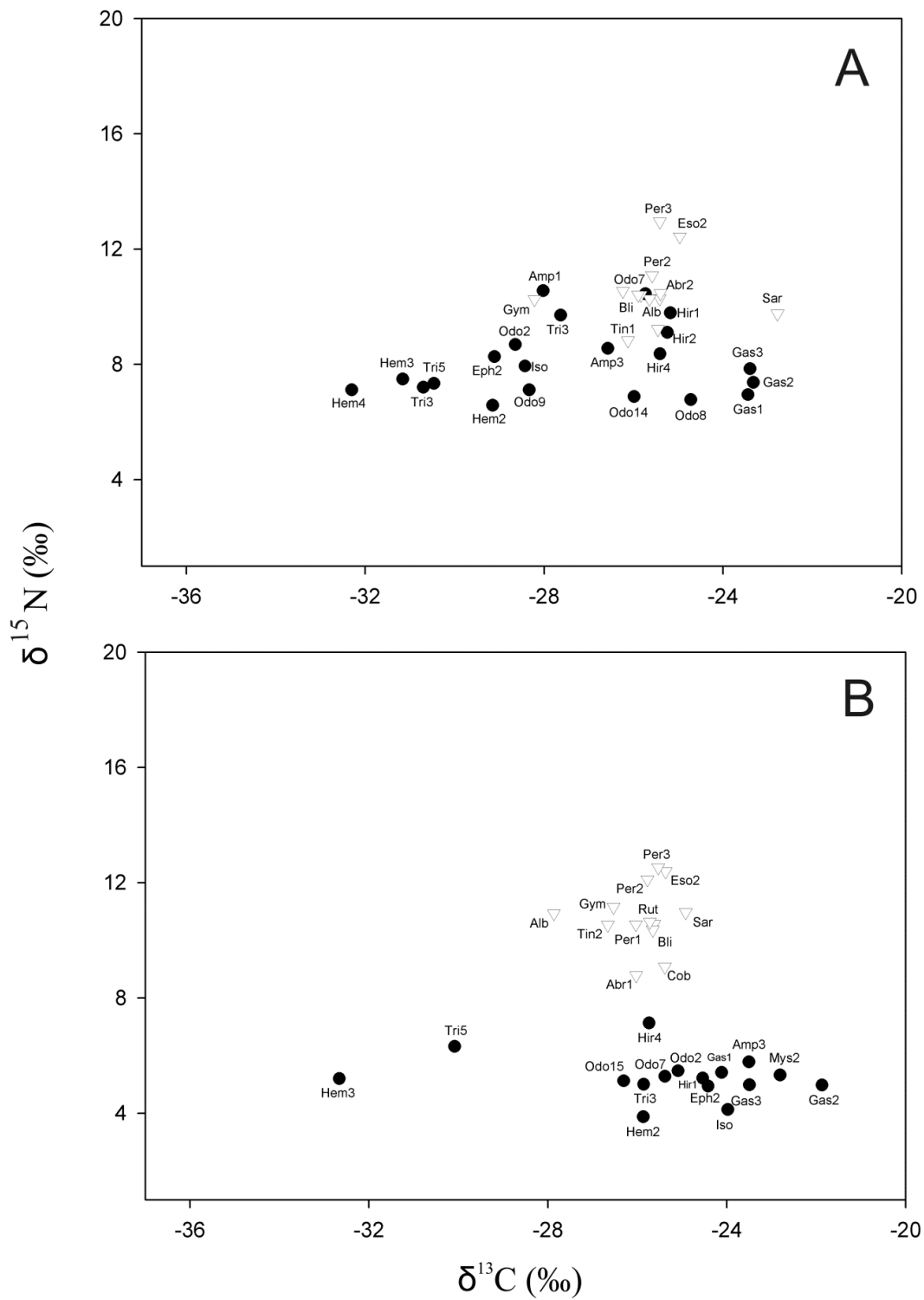
**4 paveikslas.** Išmatuotos gyvūnų vidutinės  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės Baluošų ežere: (A) pavasari ir (B) rudeni. Trikampiai žymi žuvų, o apskritimai – bestuburių vidutinės  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertes. Gyvūnų kodai atitinka gyvūnų kodus pateiktus 3 priedo 1–2 lentelėse.



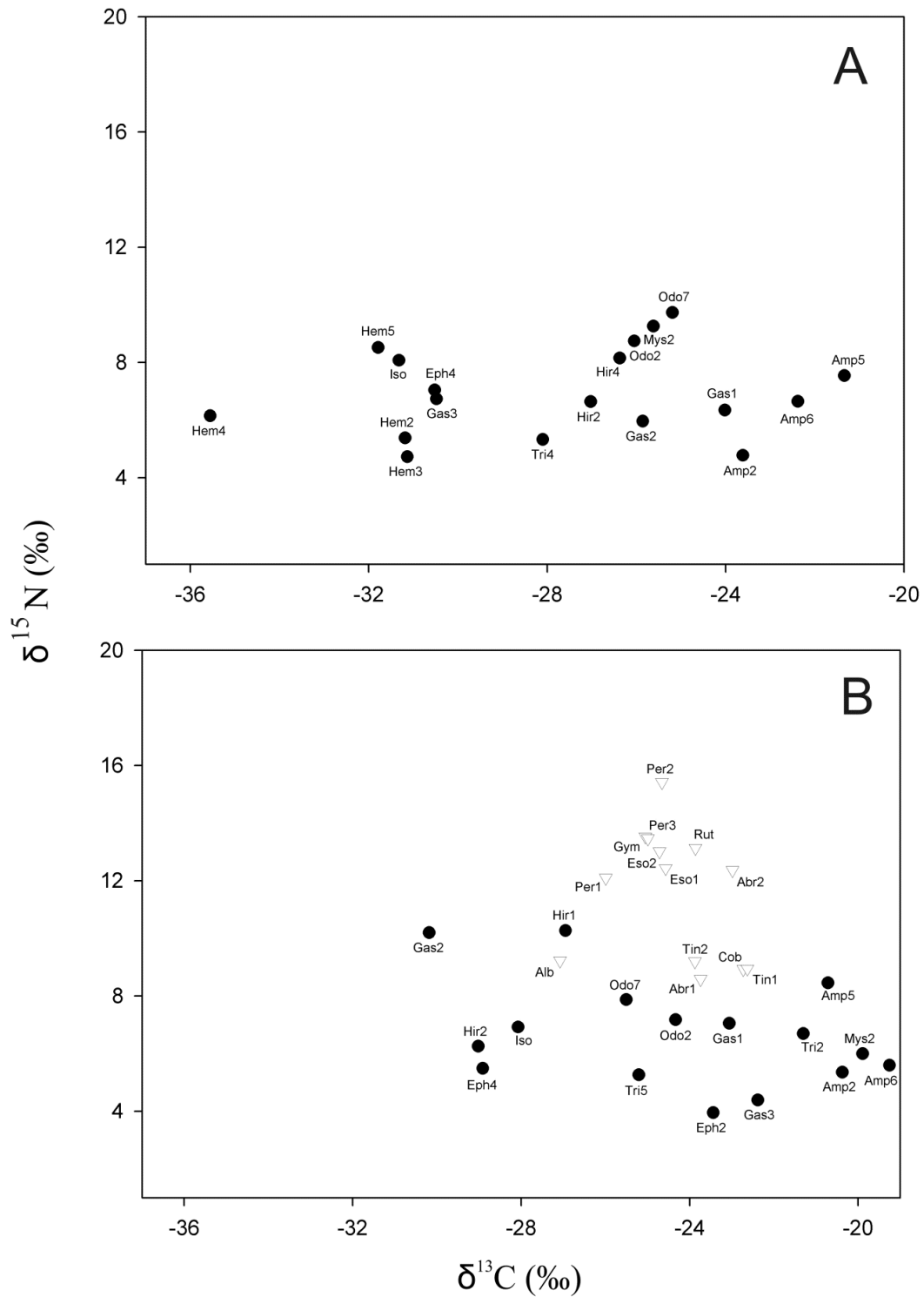
**5 paveikslas.** Išmatuotos gyvūnų vidutines  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės Baluošo ežere: (A) pavasarį ir (B) rudenį. Trikampiai žymi žuvų, o apskritimai – bestuburių vidutines  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertes. Gyvūnų kodai atitinka gyvūnų kodus pateiktus 3 priedo 1–2 lentelėse.



**6 paveikslas.** Išmatuotos gyvūnų vidutinės  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės Daugų ežere: (A) pavasarį ir (B) rudenį. Trikampiai žymi žuvų, o apskritimai – bestuburių vidutinės  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertes. Gyvūnų kodai atitinka gyvūnų kodus pateiktus priedo 1–2 lentelėse.

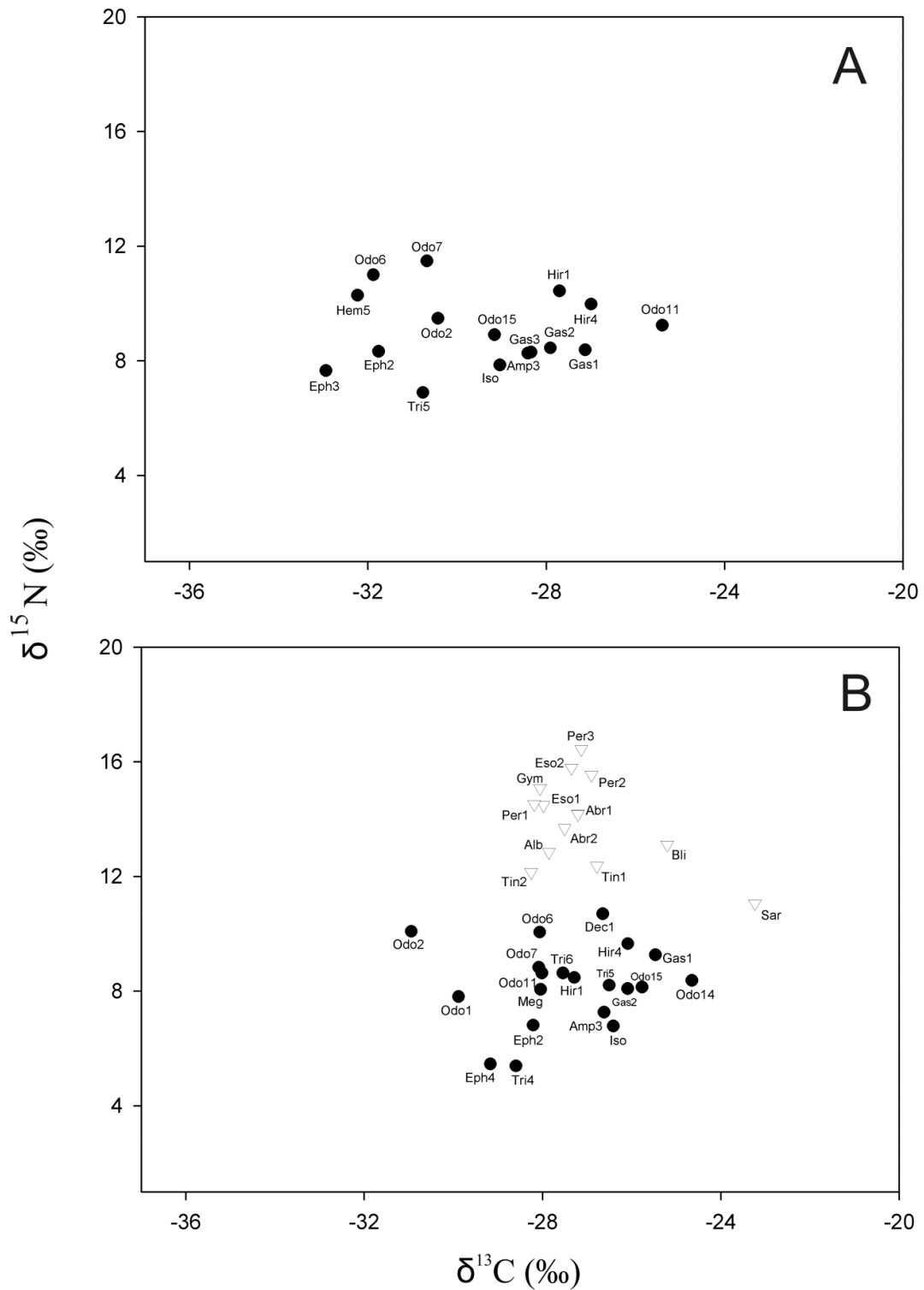


**7 paveikslas.** Išmatuotos gyvūnų vidutines  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės Drūkšių ežerė: (A) pavasarį ir (B) rudenį. Trikampiai žymi žuvų, o apskritimai – bestuburių vidutines  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertes. Gyvūnų kodai atitinka gyvūnų kodus pateiktus 3 priedo 1–2 lentelėse.

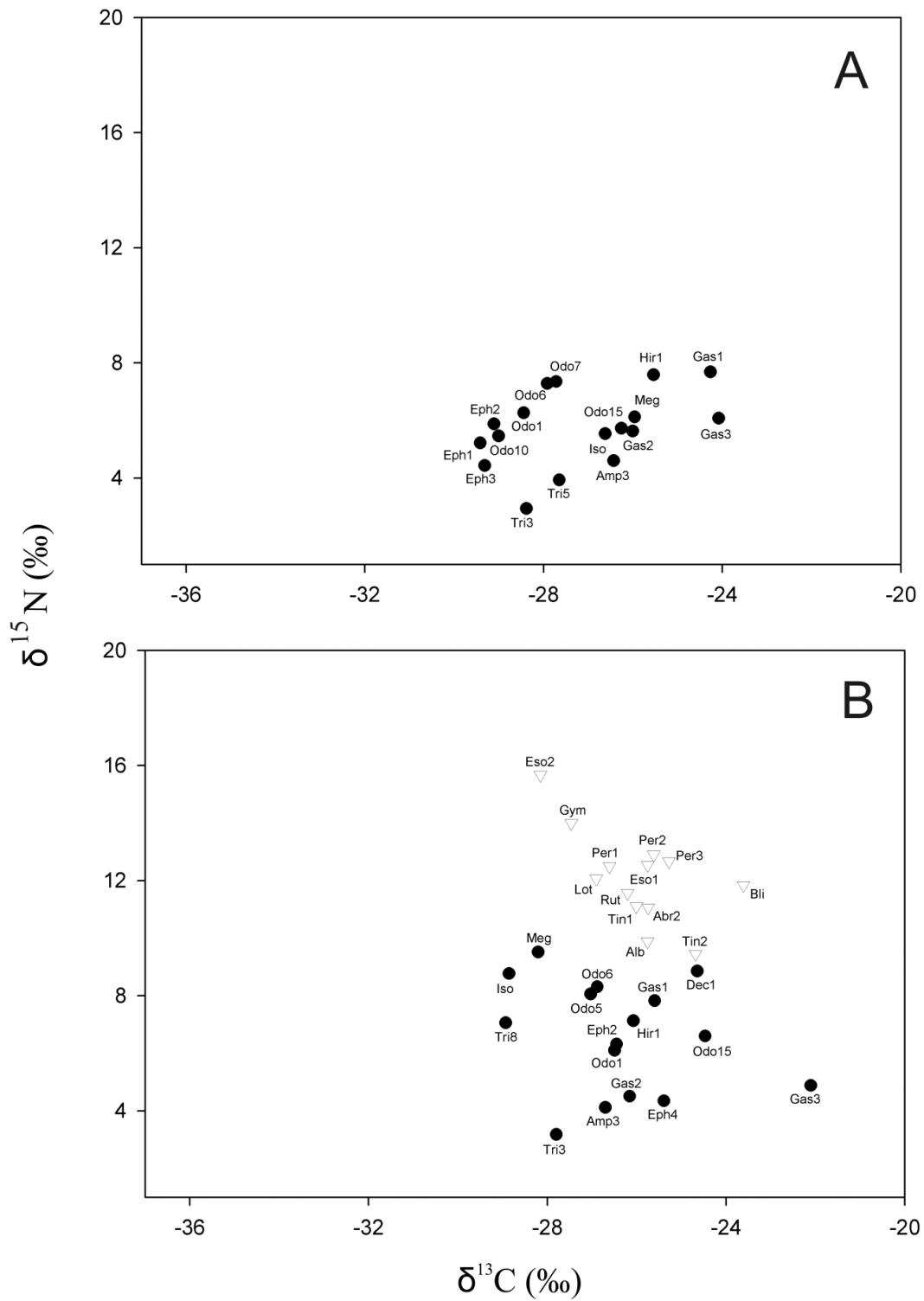


**8 paveikslas.** Išmatuotos gyvūnų vidutinės  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės Dusios ežere: (A) pavasarį ir (B) rudenį. Trikampiai žymi žuvų, o apskritimai – bestuburių vidutinės  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertes. Gyvūnų kodai atitinka gyvūnų kodus pateiktus 3 priedo 1–2 lentelėse.

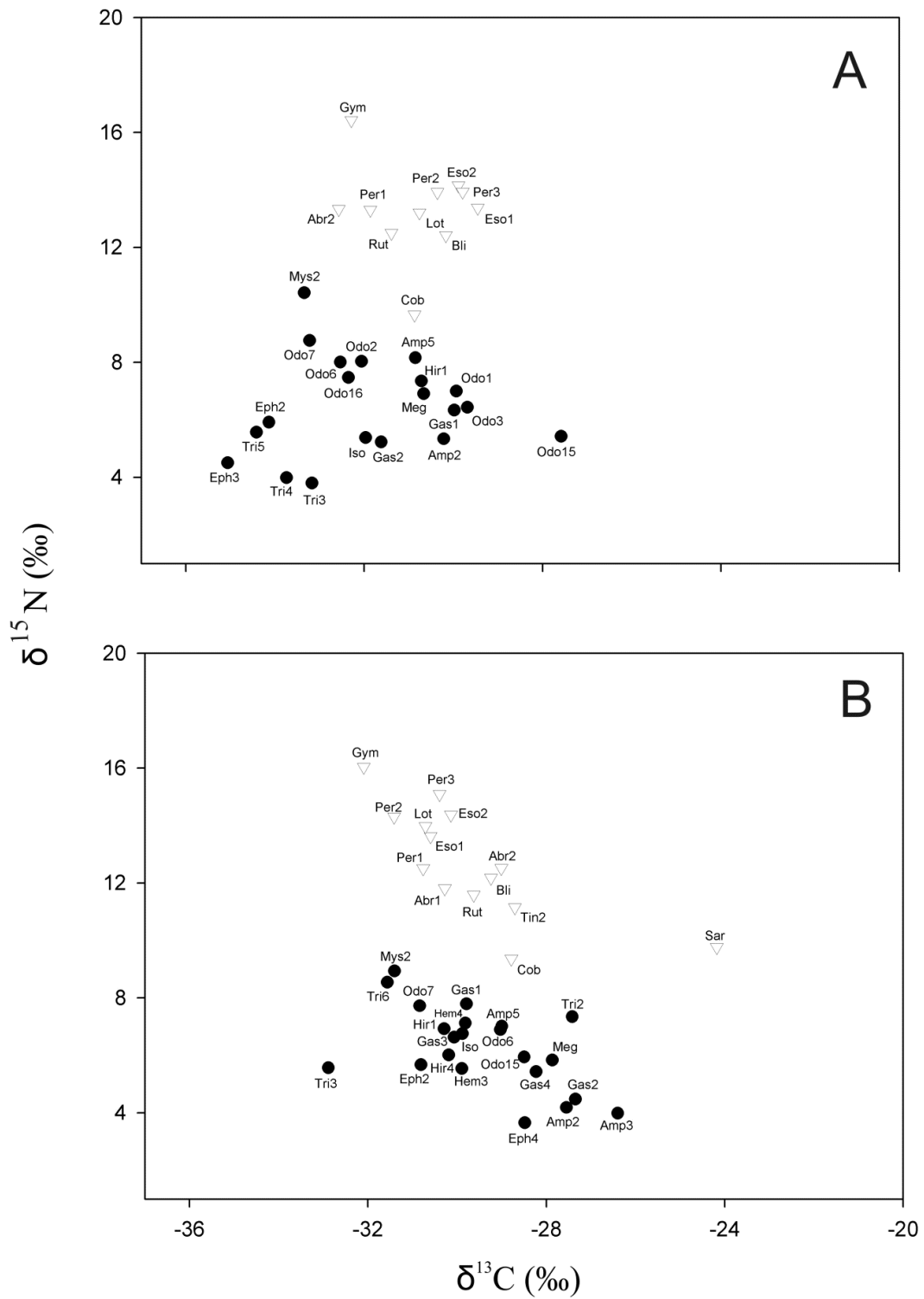




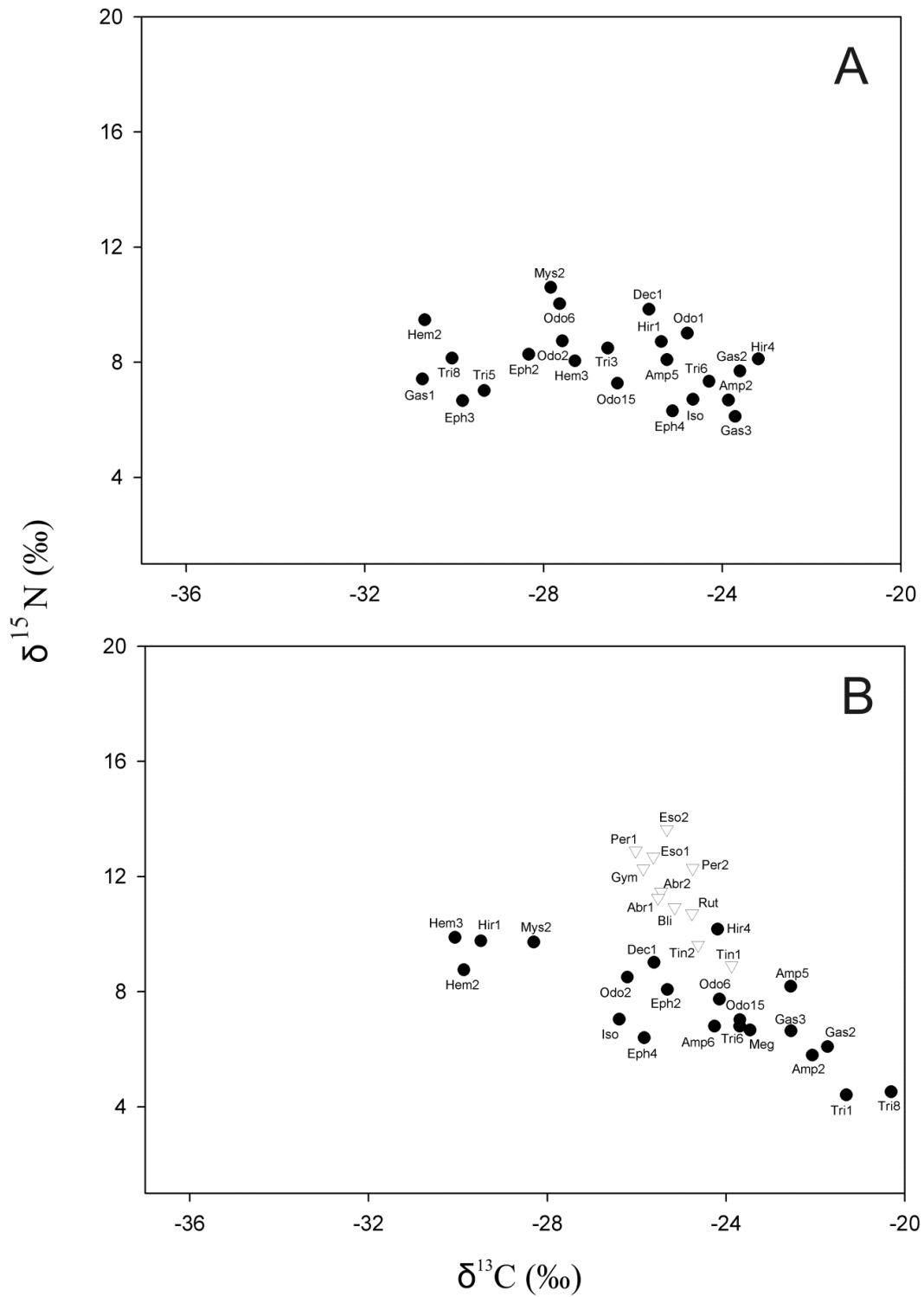
**9 paveikslas.** Išmatuotos gyvūnų vidutines  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės Luodžio ežere: (A) pavasarį ir (B) rudenį. Trikampiai žymi žuvų o apskritimai – bestuburių vidutines  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertes. Gyvūnų kodai atitinka gyvūnų kodus pateiktus 3 priedo 1–2 lentelėse.



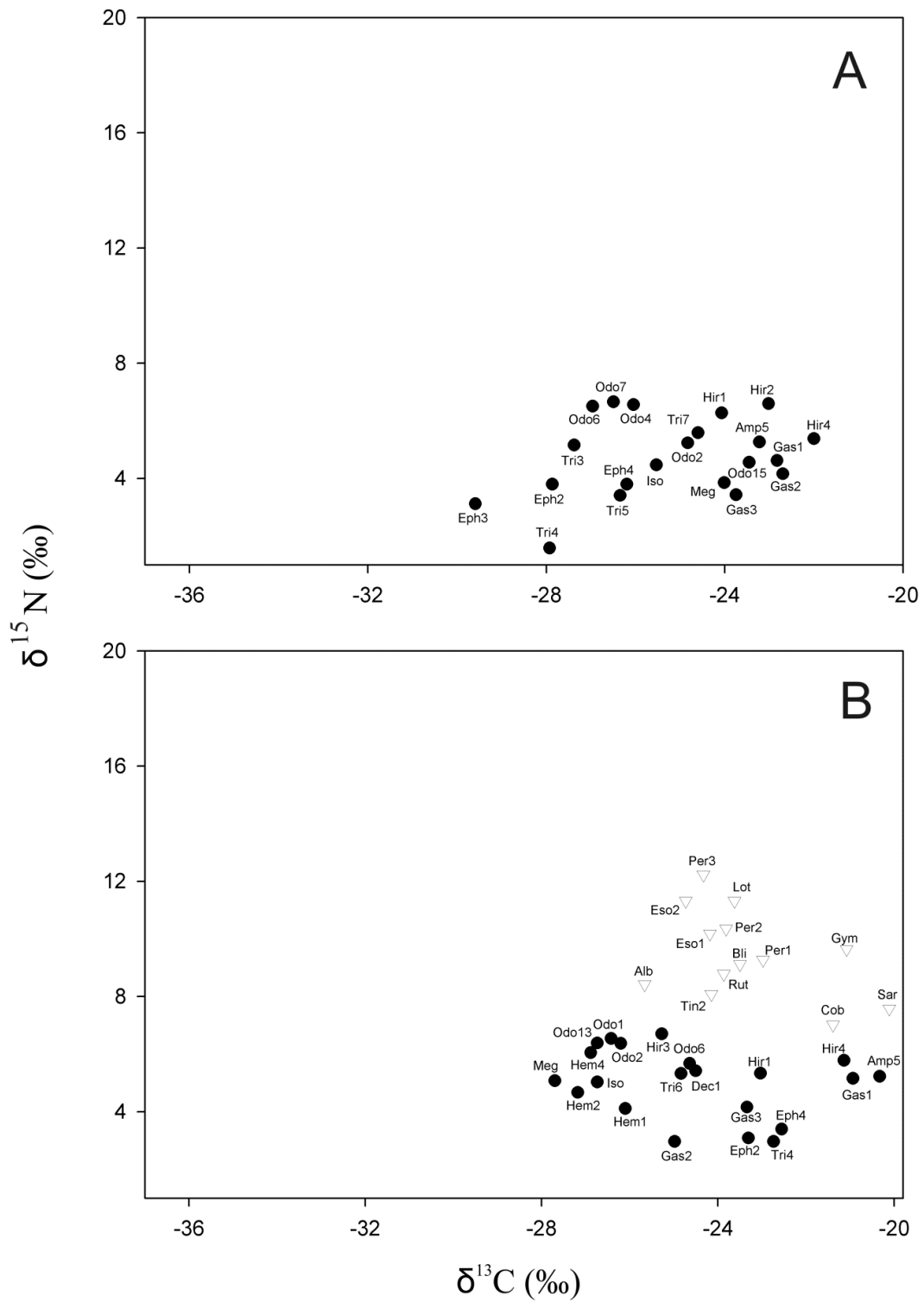
**10 paveikslas.** Išmatuotos gyvūnų vidutinės  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės Luokesų ežere: (A) pavasarį ir (B) rudenį. Trikampiai žymi žuvų o apskritimai – bestuburių vidutinės  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertes. Gyvūnų kodai atitinka gyvūnų kodus pateiktus 3 priedo 1–2 lentelėse.



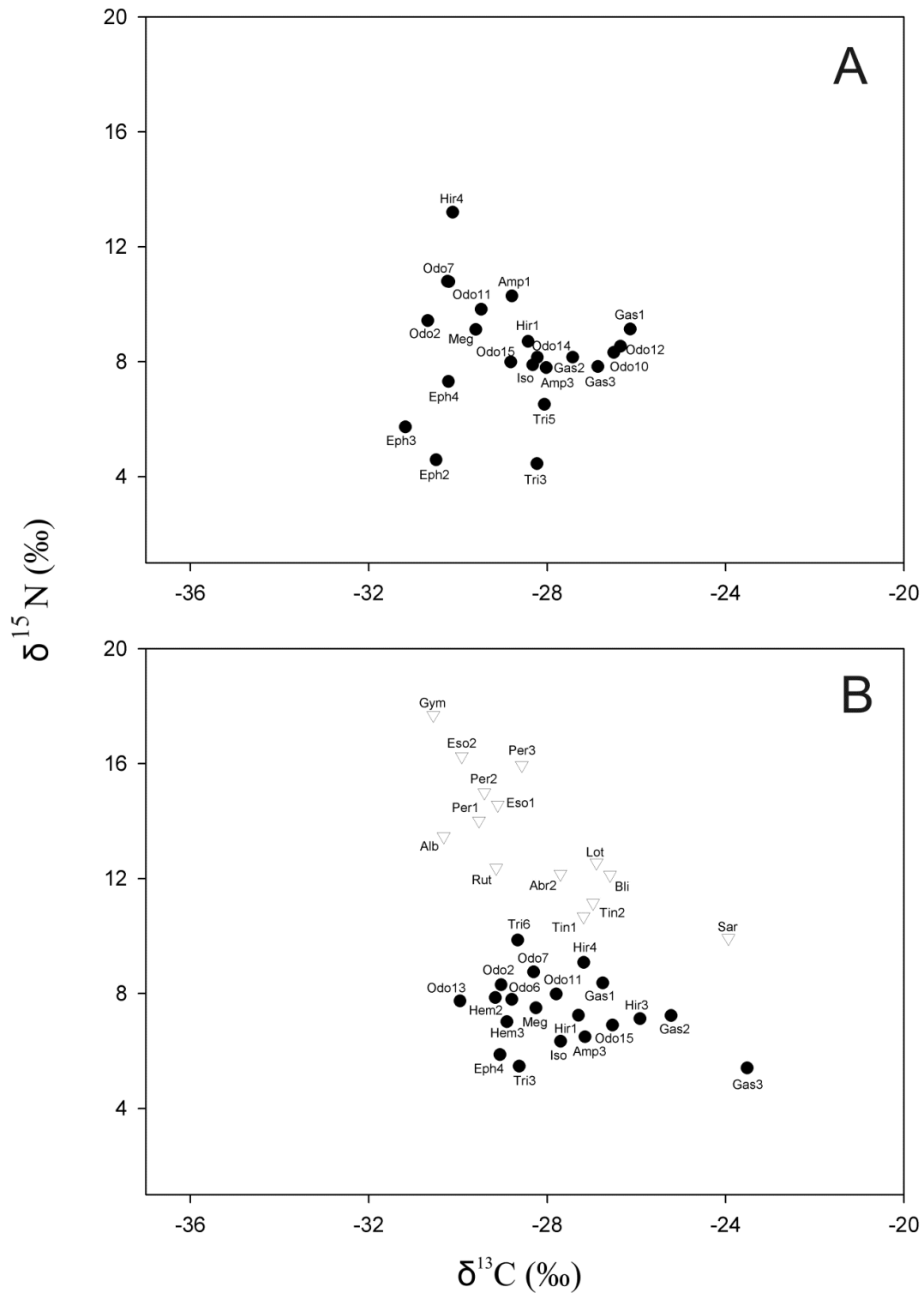
**11 paveikslas.** Išmatuotos gyvūnų vidutinės  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės Lūšių ežere: (A) pavasarį ir (B) rudenį. Trikampiai žymi žuvų o apskritimai – bestuburių vidutinės  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertes. Gyvūnų kodai atitinka gyvūnų kodus pateiktus 3 priedo 1–2 lentelėse.



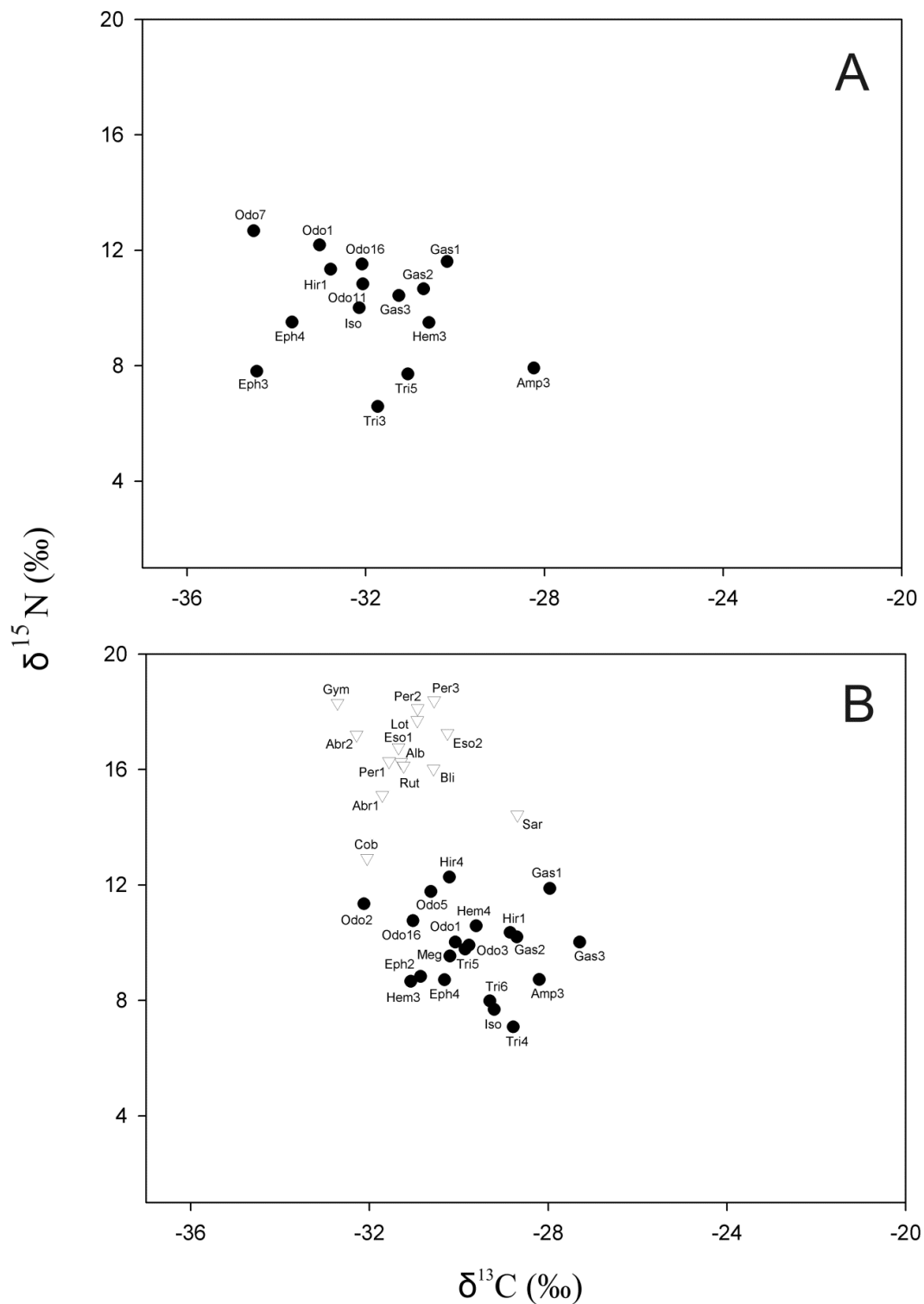
**12 paveikslas.** Išmatuotos gyvūnų vidutinės  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės Metelys ežere: (A) pavasarį ir (B) rudenį. Trikampiai žymi žuvų o apskritimai – bestuburių vidutinės  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertes. Gyvūnų kodai atitinka gyvūnų kodus pateiktus 3 priedo 1–2 lentelėse.



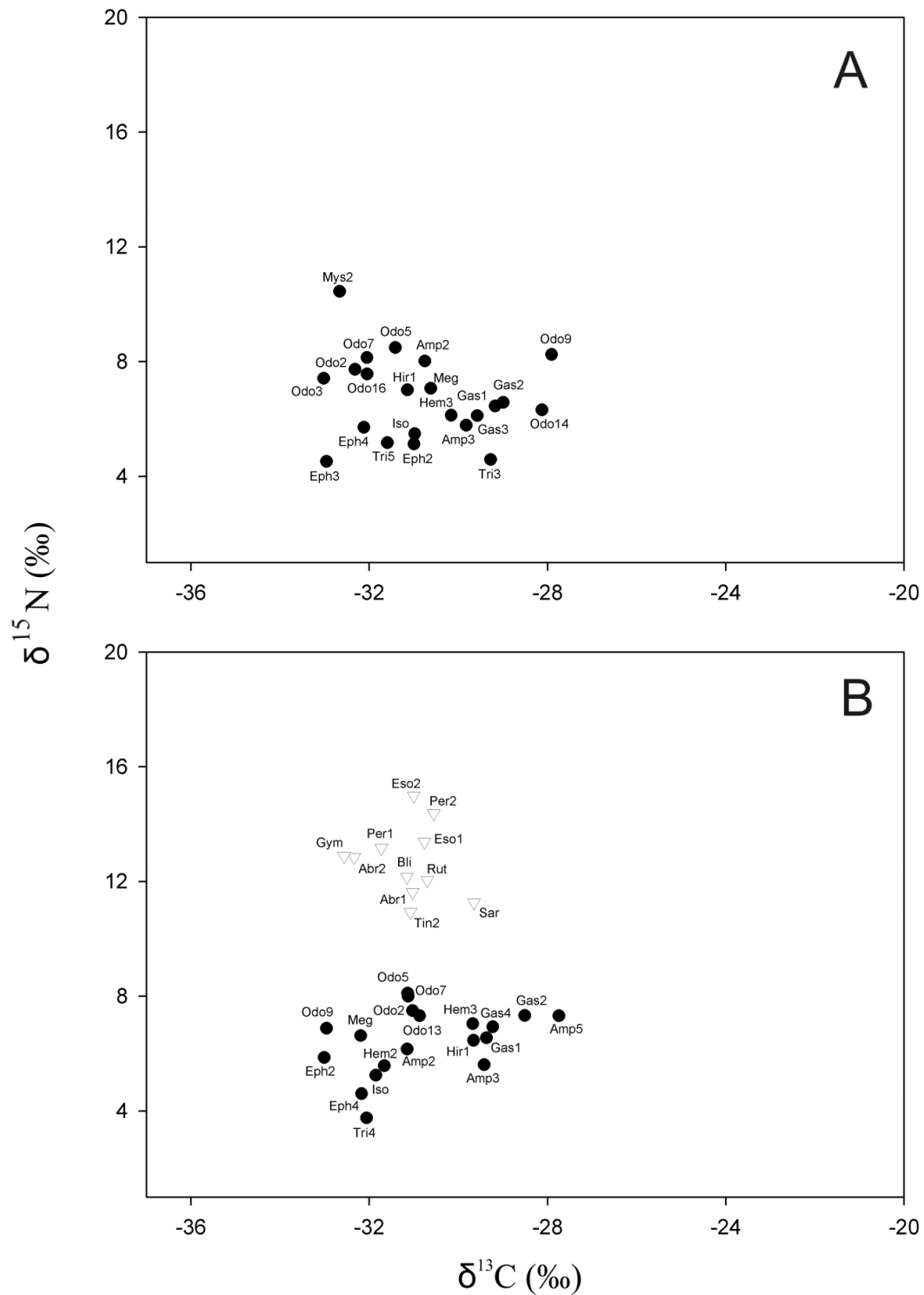
**13 paveikslas.** Išmatuotos gyvūnų vidutinės  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės Platelių ežere: (A) pavasarį ir (B) rudenį. Trikampiai žymi žuvų o apskritimai – bestuburių vidutinės  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertes. Gyvūnų kodai atitinka gyvūnų kodus pateiktus 3 priedo 1–2 lentelėse.



**14 paveikslas.** Išmatuotos gyvūnų vidutinės  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės Tauragno ežere: (A) pavasarį ir (B) rudenį. Trikampiai žymi žuvų o apskritimai – bestuburių vidutinės  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertes. Gyvūnų kodai atitinka gyvūnų kodus pateiktus 3 priedo 1–2 lentelėse.



**15 paveikslas.** Išmatuotos gyvūnų vidutines  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės Zaraso ežere: (A) pavasarį ir (B) rudenį. Trikampiai žymi žuvų o apskritimai – bestuburių vidutines  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertes. Gyvūnų kodai atitinka gyvūnų kodus pateiktus 3 priedo 1–2 lentelėse.



**16 paveikslas.** Išmatuotos gyvūnų vidutinės  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės Žeimenio ežere: (A) pavasarį ir (B) rudenį. Trikampiai žymi žuvų o apskritimai – bestuburių vidutinės  $\delta^{13}\text{C}$  ir  $\delta^{15}\text{N}$  vertės. Gyvūnų kodai atitinka gyvūnų kodus pateiktus 3 priedo 1–2 lentelėse.