

**Vilniaus Universitetas
Gamtos mokslų fakultetas
Zoologijos katedra**

**KAI KURIŲ LIETUVOS UPIŲ MOLIUSKŲ BENDRIJŲ SANDAROS KAITA
UPĖS KONTINUUME**

Roko Butkaus

Zoologijos magistro darbas

Mokslinis vadovas:
Doc. Kęstutis Arbačiauskas

VILNIUS, 2011
TURINYS

Įvadas	
1. LITERATŪROS APŽVALGA	5
1.1. Bendroji moliuskų apžvalga	5
1.2. Lietuvos stambiųjų dvigeldžių moliuskų (šm. Unionidae) apžvalga	5
1.2. Stambiųjų dvigeldžių moliuskų (šm. Unionidae) augimą reguliuojantys veiksniai	8
1.2.1. Abiotiniai veiksniai	9
1.2.2. Biotiniai veiksniai	10
1.3. Invazinė rūšis <i>Dreissena polymorpha</i>	12
1.3.1. Taksonomija ir biologija	12
1.3.2. Paplitimas Europoje ir Lietuvoje	14
1.4. Vandens moliuskų bendrijų sandarą įtakojantys veiksniai	15
1.4.1. Abiotiniai veiksniai	15
1.4.2. Biotiniai veiksniai	17
2. TYRIMŲ MEDŽIAGA IR METODAI	19
2.1. Tirtų vandens telkinių pasirinkimas ir charakteristika	19
2.2. Mėginių ėmimas lauko tyrimui	21
2.3. Dreisenų poveikio <i>Unio pictorum</i> somatiniam augimui laboratorinis eksperimentas	22
2.4. Duomenų statistinė analizė	24
3. TYRIMŲ REZULTATAI	27
3.1. Moliuskų bendrijų sudėties pokyčiai	27
3.2. Moliuskų gausumo ir biomasės pokyčiai	37
3.3. Bioįvairovės ir dominavimo pokyčiai	50
3.4. Duomenys apie <i>Potamopyrgus antipodarum</i> gėluose Lietuvos vandenyse	52
3.5. Srovės ir grunto įtaka vandens moliuskų gausumui, biomasei bei įvairovei	55
3.6. Eksperimento rezultatai	56
4. REZULTATŲ APTARIMAS	57
Išvados	59
Literatūros sąrašas	60

ĮVADAS

Moliuskai vaidina svarbų vaidmenį gėlųjų vandenu makrobentubių bendrijose. Neretai pagal biomą jie užima dominuojančią padėtį dugno bendrijose, ženkliai įtakodami organinių medžiagų transformacijos ir antrinės produkcijos formavimosi greičius. Svarbus vaidmuo moliuskams, ypač dvigeldžiams moliuskams priklauso vandens kokybės palaikyme. Dvigeldžiai moliuskai, filtruodami vandenį, apvalo jį nuo skendinčių dalelių. Kai kurie moliuskų taksonai dėl savo jautrumo ar tolerantiškumo aplinkos sąlygoms, yra svarbus vandens telkinių, ypač tekančių, ekologinės būklės biologinei indikacijai. Visa tai rodo, kad moliuskų tyrimai yra aktualūs tiek fundamentiniu, tiek ir taikomuoju požiūriu.

Moliuskų taksonominė sudėtis ir santykinis gausumas, kitaip tariant jų bendrijų struktūra tekančiuose vandenyse visų pirma priklauso nuo upės hidromorfologinių savybių ir vandens kokybės. Todėl, moliuskų bendrijos keičiasi upės kontinuume, t.y. nuo ištakų iki žiočių. Be minėtų aplinkos veiksnių moliuskų bendrijų sandarą gali įtakoti ir biotiniai veiksniai – maisto kiekis, plėšrūnai, konkurentai ar parazitai. Tarp pastaruoju metu aktualiausių, moksliniu požiūriu veiksnių, yra invazinių rūšių poveikis. Iš invazinių moliuskų, nustatytų Lietuvos gėluosiuose vandenyse (neskaitant Kuršių marių) iki šiol buvo žinomos dvi rūšys – *Dreissena polymorpha* ir pilvakojis moliuskas *Lithoglyphus naticoides*. Pirmoji rūšis priskiriama reikšmingai vandens ekosistemas įtakojančioms rūšims, nes šie moliuskai formuoja išsitiesines kolonijas, tokiu būdu keisdami patį biotopą. Tačiau kolonijos substratas nebūtinai yra akmenys ar kiti vandenyje esantys stambūs objektai, dažnai dreisenų prisitvirtinimo objektu tampa kiti bendrijos nariai (pvz.: unionidai). Pastarieji patiria kolonijų sąlygojamą stresą, kuris tikėtina gali mažinti somatinio ar reprodukcinio augimo potencialą.

Dreisenų poveikis moliuskų bendrijoms upėse, Lietuvoje mažai tyrinėtas. Dreisenos dėl savo biologijos, t.y. planktoninės lervinės stadijos, iš esmės yra stovinčių vandenu gyventojos. Todėl, siekiant iširti dreisenos poveikį moliuskų bendrijoms buvo pasirinktos iš ežerų ištekančios upės, į kurias dreisenos patenka ir kuriose palaikomas jų buvimas dėl pasrovinio lervų plitimo.

Darbo hipotezės:

1. Moliuskų gausumas ir biomą, dėl dreisenų kinta nuo upės ištakų link žiočių
2. Moliuskų gausumą, biomą ir bioįvairovę gali reikšmingai įtakoti hidromorfologinės upių savybės, tokios kaip grunto tipas ir srovės greitis.
3. Dreisenų apaugimas neturi reikšmingos įtakos somatiniam *Unio pictorum* augimui.

Darbo tikslas – nustatyti hidromorfologinių upės savybių ir invazinės rūšies, *Dreissena polymorpha*, poveikį moliuskų bendrijų sandarai upės kontinuuame.

Tyrimo uždaviniai:

1. Upės kontinuuomo, t.y. nuo ežero iki žiočių, gradiente nustatyti:
 - 1.1. moliuskų taksonominį sąstatą ir jo pokyčius;
 - 1.2. moliuskų gausumo ir biomasės pokyčius;
 - 1.3. moliuskų bioįvairovės ir dominavimo pokyčius;
2. Išaiškinti atstumo nuo ištakų bei tyrimo vietos srovės greičio ir grunto tipo įtaką moliuskų bendrijos rodikliams;
3. Eksperimentiškai įvertinti apaugimo dreisenomis poveikį unionidų somatiniam augimui.

1. LITERATŪROS APŽVALGA

1.1. Bendroji moliuskų apžvalga

Iš 64 Lietuvos gėluosiuose vandens telkiniuose (neskaitant Kuršių marių) randamų moliuskų rūšių, 40 priskiriamos pilvakojams, o likusios - dvigeldžiams moliuskams (Gurskas, 2010). Iš pilvakojų moliuskų randami Neritidae, Bithyniidae, Hydrobiidae, Acroloxidae, Valvatidae, Viviparidae, Planorbidae, Lymnaeidae ir Physidae šeimų atstovai. Iš dvigeldžių moliuskų Lietuvos vidaus vandenyse sutinkami Sphaeriidae, Unionidae, bei Dreissenidae šeimų atstovai.

Tiek pilvakojai, tiek ir dvigeldžiai moliuskai yra svarbus gėlųjų vandenų ekosistemų komponentas. Moliuskai, kaip grupė neretai dominuoja pagal biomą, kitų makrobestuburių atžvilgiu. Svetimkraščių rūšių nepaveiktose bendrijose gausiausi yra smulkieji dvigeldžiai (šm. Sphaeriidae) ir pilvakojai moliuskai, o pagal biomą didžiausią dalį sudaro stambieji dvigeldžiai moliuskai, kurie yra didžiausi filtratoriai gėlavandenėse Lietuvos ekosistemose. Patekusios į vandens telkinius, svetimkraštės rūšys, tokios kaip *Dreissena polymorpha* ima dominuoti ne tik pagal gausumą, bet ir pagal biomą. Šie moliuskai kolonizuoja įvairius tvirtus substratus, įskaitant ir vietinius stambiuosius dvigeldžius moliuskus. Pastarieji dėl dreisenų apaugimo patiria fiziologinį stresą, mažėja jų reprodukcinis potencialas. Toks poveikis nepasireiškia kitoms moliuskų grupėms – smulkiesiems dvigeldžiams ir pilvakojams moliuskams. Be to, tik stambiųjų dvigeldžių moliuskų gyvenimo ciklas yra itin specializuotas – būdinga parazitinė stadija, kurios šeimnininkai gali būti tam tikros rūšies žuvis ar varliagyviai (Dillon, 2004). Todėl, ši dvigeldžių moliuskų grupė yra labiau pažeidžiama nei kitos ir išsaugoti gyvybingas šių moliuskų populiacijas yra gerokai sudėtingiau.

Unionidai (šm. Unionidae), kaip filtratoriai, vaidina svarbų vaidmenį stovinčio ir tekančio vandens telkiniuose. Šie stambūs, ilgaamžiai bestuburiai gyvūnai geba transformuoti maisto medžiagas, bei energiją iš vandens storumės į priedugnį ir stimuliuoti produkciją tarp trofinių lygmenų (Vaughn *et al.*, 2008).

1.2. Lietuvos stambiųjų dvigeldžių moliuskų (šm. *Unionidae*) apžvalga

Karalystė Animalia

Pokaralystė Eumetazoa

Tipas Mollusca

Klasė Bivalvia

Poklasis Eulamellibranchia

Antbūris Palaeoheterodonta

Būrys Unionoida

Antšeimis Unionoidea

Šeima Unionidae

Pošeimis Unioninae

Gentis *Unio*

Rūšis *Unio pictorum* Linnaeus 1758

Rūšis *Unio tumidus* Philipson 1788

Rūšis *Unio crassus* Philipson 1788

Gentis *Anodonta*

Rūšis *Anodonta anatina* Linnaeus 1758

Rūšis *Anodonta cygnea* Linnaeus 1758

Gentis *Pseudanodonta*

Rūšis *Pseudanodonta complanata* Rossmassler 1835

(Araujo, 2011)

Unionidae šeimos atstovai yra stambiausi Lietuvos gėlųjų vandenių moliuskai. Natūraliose, tiek lotinių, tiek ir lentinių vandenių ekosistemose ši grupė dažniausiai sudaro didžiausią moliuskų biomasės dalį. Priklausomai nuo abiotinių ir biotinių vandens telkinio savybių, skiriasi ir šių moliuskų rūšinis sąstatas. Lietuvoje paplitusios 6 rūšys, priskiriamos *Unio*, *Pseudanodonta* ir *Anodonta* gentims.

Unio pictorum Linnaeus 1758. Paplitimo arealas – Europa: Skandinavijoje iki 60°N, centrinė Europa iki Uralo regiono (Shultes, 2011b). Visame areale ši rūšis dažna. Lietuvos vandens telkiniuose tai viena dažniausiai randamų Unionidae šeimos rūšių (Gurskas, 2010; Butkus, nepublikuoti duomenys). Gyvena tiek tekančio, tiek ir stovinčio vandens telkiniuose, kur vyrauja mineralinis gruntas. Būdinga siaura pailga kriauklė: dažnai ilgis daugiau nei du kartus viršija plotį. Ilgis gali siekti daugiau nei 120 mm, o aukštis daugiau nei 50 mm (Šivickis, 1960; Lazauskienė *et al.*, 1988). Ventralinė kriauklės dalis tiesi, neišgaubta, o priekinis kraštas nusmailėjęs. Embrioninės raukšlės sudarytos iš smulkių atskirų dalių (taškų ar linijų), nesusijungusių tarpusavyje (Kileen *et al.*, 2004). Iš vidinių skiriamųjų struktūrų paminėtini pagrindiniai dantys: dešinysis yra pleišto pavidalo, bukas, stambiai dantytas, trikampio ar trapecijos formos. Abu kairieji yra ilgi, žemi, panašūs į peilius (Šivickis, 1960; Piechocki *et al.*, 1993).

Unio tumidus Philipson 1788. Paplitimo arealas – Europa: Skandinavijoje iki 61°N, centrinė Europa iki Uralo regiono (Shultes, 2011c). Kai kuriose šalyse (Austrijoje, Vokietijoje, Ispanijoje) populiacijos saugomos dėl intensyvaus jų nykimo. Lietuvos vidaus vandenyse tai viena dažniausiai sutinkamų rūšių (Gurskas, 2010; Butkus, nepublikuoti duomenys). Dažnai randama kartu su *U. pictorum* individais. Ši rūšis mažiau jautri deguonies kiekio priedugnyje sumažėjimui, todėl neretai randama ir organikos gausiose dugno nuosėdose. Kriauklė ovalios formos, apie du kartus ilgesnė už plotį. Ilgis gali siekti daugiau nei 90 mm, o plotis daugiau nei 50 mm (Šivickis, 1960). Kriauklės ventralinė dalis dažnai išgaubta, užpakalinė dalis – nusmailėjus. Lyginant su *U. pictorum*, šios rūšies senų individų kriauklė gali būti gerokai storesnė. Embrioninės raukšlės sudaro ištisines vingiuotas linijas, kurios gali turėti trūkius (Kileen *et al.*, 2004). Žvelgiant į vidines struktūras, pagrindiniai dantys pleišto pavidalo, dešinėje trikampio formos ir labai įlinkę.

Unio crassus Philipson 1788. Paplitimo arealas – Europa, iki pat Juodosios jūros regiono, Irako (Shultes, 2011a). Iki 1950 metų tai buvo viena dažniausiai randamų rūšių visoje Europoje. Didėjant vandens taršai ir keičiantis vandens nuotėkio režimui, labai sumažėjo glochidijų tarpinių šeiminių, dėl ko ši rūšis ėmė sparčiai nykti ir šiuo metu visame areale tai yra nykstanti ir reta rūšis. Kritiškoje būklėje atsidūrė Vokietijos, Šveicarijos, Austrijos ir Albanijos populiacijos (Shultes, 2011a). Lietuvoje ši rūšis saugoma nuo 2003 metų, 3 (R) kategorijoje (retos rūšys, kurių populiacijų mažai dėl jų biologinių ypatybių). Paplitusi visų didžiųjų upių baseinuose, nors populiacijų ištirtumas menkas ir fragmentiškas (Lazauskienė *et al.*, 1988; Zettler *et al.*, 2005; Gurskas, 2007; Butkus, nepublikuoti duomenys). Moliuskai dažniausiai randami smėlingame ar smulkaus žvirgždo substrate. Kriauklė kiek panaši į *U. tumidus*, tačiau užpakalinis kraštas platesnis ir apvalesnis, o embrioninių raukšlių sritis dažnai su nusitrynusiu periostrako sluoksniu. Kriauklė masyvi – storas perlamutro sluoksniu. Ilgis gali siekti apie 70 mm, o plotis apie 50 mm. Iš vidinių struktūrų, šią rūšį gerai identifikuoja kriauklės dešinės dalies pagrindinis dantis, kuris nėra lygiagretus kriauklės kraštui (Kileen *et al.*, 2004).

Pseudanodonta complanata Rossmassler 1835. Paplitusi vakarų Europoje, visame areale reta rūšis, įrašyta į pasaulinę Raudonąją knygą. Turimi duomenys apie šio moliusko sugavimus rodo, jog Lietuvoje tai yra rečiausiai randama Unionidae šeimos rūšis (Gurskas, 2010). Moliusko kriauklė siauro pleišto formos, jos ilgis gali siekti 75 mm, o itin retais atvejais galima aptikti iki 90 mm ilgio individus. Kriauklė kiaušinio pavidalo su mažai suplotu žemu, bukai kampuotu skydu. Priekinė dalis gerokai žemesnė, nei užpakalinė. Būdingas nedidelis, neužsiveriantis plyšys ventralinės kiaušto kraštinės priekinėje dalyje. Stuburo skulptūra (embrioninės raukšlės) dažnai neryški, jo priekinė pusė rudimentinė, iš apvalių ar pailgų guzelių,

įstrižai susijungusių su keliomis sulinkusiomis raukšlėmis užpakalinėje dalyje. Raumenų įspaudai panašūs į *A. cygnea*, tačiau užpakalinio kojos įtraukiamojo raumens randas yra mažiau atskirtas nuo užpakalinio suveriamojo raumens rando. Kriauklės sienelės gana storos, periostrakas nuo šviesiai žalios samanų spalvos iki tamsiai rudos spalvos. Gyvena lėtai tekančio vandens telkiniuose, nesutinkamos stovinčio vandens telkiniuose. Randamos dažniausiai pakraščiuose, kur tvirtas substratas, nemėgsta minkštų vandens nuosėdų (Šivickis, 1960; Kileen *et al.*, 2004).

Anodonta cygnea (Linnaeus, 1758). Paplitusi ir dažna visoje Europoje (Gurskas, 2010). Lietuvoje tai pati didžiausia Unionidae šeimos rūšis, užauganti iki 200 mm ilgio. Kiautas truputį išsipūtęs, o santykis tarp kriauklės pločio ir ilgio gali būti nuo 3,5 iki 4. Dorsalinis kriauklės pakraštys beveik lygiagretus centrinei išilginei ašiai. Priekinio suveriamojo raumens ir priekinio kojos įtraukiamojo raumens randai susilieję, o užpakalinio suveriamojo ir užpakalinio kojos įtraukiamojo raumenų prisitvirtinimo vietas jungia siaura juostelė. Kriauklės sienelės plonos, periostrakas dažniausiai geltonos ar gelsvai žalios spalvos. Gyvena lėtai tekančiuose ar stovinčiuose vandens telkiniuose, vengia sraunių upių. Dažniausiai ši rūšis sutinkama vandens telkinių pakraščiuose, kur daugiau dumblo sąnašų (Šivickis, 1960; Kileen *et al.*, 2004).

Anodonta anatina Linnaeus 1758. Paplitusi ir dažna visame paplitimo areale – Europoje (Gurskas, 2010). Lietuvoje tai viena dažniausiai randamų *Anodonta* genties moliuskų rūšių (Butkus, nepublikuoti duomenys). Literatūriniai duomenys rodo, kad dažniausiai ši rūšis buvo randama vakarų Lietuvoje (Gurskas, 2010). Moliusko kriauklė plataus pleišto formos, iki 100 mm ilgio su gerai išreikštu, aukštu skydu. Dorsalinė kriauklės kraštinė stipriai pakreipta centrinės išilginės ašies atžvilgiu. Kriauklės diametras paprastai mažas: kriauklės ilgio ir pločio (diametro) santykis dažniausiai būna 2,6 – 3,5 : 1. Priekinių suveriamųjų ir priekinių kojos įtraukiamųjų raumenų prisitvirtinimo vietos (randai) neatskirtos ir santykinai arti kriauklės kraštinės. Užpakalinių suveriamųjų ir užpakalinių kojos įtraukiamųjų raumenų prisitvirtinimo vietos neatskirtos ir sudaro vientisą randą. Kriauklės sienelės plonos, perlamutras baltas. Periostrakas paprastai rudos ar gelsvos spalvos su gerai išreikštomis augimo linijomis. Gyvena labai įvairiuose vandens telkiniuose: upėse, kanaluose, įvairiuose ežeruose, mariose (Šivickis, 1960; Kileen *et al.*, 2004).

1.3. Stambiujų dvigeldžių moliuskų (šm. Unionidae) augimą reguliuojantys veiksniai

Somatinis augimas tai informatyvus, išmatuojamas rodiklis, kuris bus naudojamas šiame darbe. Somatinis prieaugis per laiko vieneta yra vienas iš gyvūno gyvenimo sąlygų optimalumą charakterizuojančių rodiklių. Tai organizmo matmenų ar ląstelių skaičiaus

didėjimas. Esant sąlygų optimumui priaugis būna didelis, o sąlygoms blogėjant augimas lėtėja, kraštutiniais atvejais gyvūnas žūsta. Sąvoka „sąlygos“ šiuo atveju apima ne tik išorinius veiksnius, kurie veikia individą, bet ir paties individo fiziologinę būklę. Unionidų, kaip ir daugelio kitų gyvūnų somatinį augimą reguliuojančius veiksnius būtų galima išskirti į 2 grupes: abiotinius ir biotinius veiksnius.

1.3.1 Abiotiniai veiksniai

Abiotiniai veiksniai – tai organizmus tiesiogiai ir netiesiogiai veikiantys fizikiniai ir cheminiai veiksniai (temperatūra, pH, šviesa ir kt.). Jų visuma sudaro abiotinę aplinką. Stambiuosius dvigeldžius moliuskus veikia platus spektras gyvenamosios aplinkos veiksnių, kurie gali lemti moliuskų reprodukcijos ir mitybos intensyvumą, kriauklės formą, spalvos intensyvumą ir kitas kūno fenotipines charakteristikas.

Dėl šviesos, temperatūros ir vandens judėjimo intensyvumo mažėjimo didėjant gyliui daugelyje vandens telkinių stebimas gradientiškas unionidų gausumo mažėjimas. Gausumo maksimumas svyruoja nuo 0,5 m iki 2,5 m gyliuose, o po to jis mažėja (Dillon, 2004). Esant sąlygų optimumui, šiuo atveju, kur didžiausias šių moliuskų gausumas, somatinis augimas turėtų būti maksimalus toms sąlygoms. Kadangi skirtingų rūšių unionidų, aplinkos sąlygų (pvz. substrato) preferendumai skiriasi, absoliutus gausumas gali ir nesutapti su optimaliomis rūšiai sąlygomis.

Temperatūra kaip faktorius veikiantis unionidų augimą per filtracijos greitį gali veikti dvejopai – tiesiogiai ir netiesiogiai. Tiesioginis poveikis pasireiškia per vandens temperatūros nuokrypius į pesimumų zonas (t.y. tiek aukšta, tiek ir žema temperatūra gali mažinti filtracijos intensyvumą). Eksperimentiškai įrodyta, kad kai kurių rūšių filtracijos intensyvumas sumažėja, vandens temperatūrai sumažėjus iki 5 – 10°C (apatinis pesimumas) (Loayza-Muro *et al.*, 2007). Netiesioginis poveikis pasireiškia dėl neigiamos koreliacijos tarp vandens temperatūros ir prisotinimo deguonimi. Esant deguonies deficitui, prastėja organizmo fiziologinė būklė ir todėl sulėtėja ar net visai nutrūksta filtracija.

Didelę reikšmę unionidų fiziologinei būklei, o tuo pačiu ir augimui turi aplinkos pH pokyčiai, amoniako (NH₃) kiekis, bei toksinių medžiagų (pvz. sunkiųjų metalų) koncentracija vandenyje. Eksperimentiškai nustatyta, kad didėjant vandenilio jonų koncentracijai vandenyje (pH), mažėja unionidų filtracijos intensyvumas, ko pasekoje, individai gauna mažiau maisto. Tokią tendenciją paaiškina dažnesnis nei įprasta kriauklės varstymas, kurį sukelia didėjanti H⁺ koncentracija. (Pynnönen, 1990; Loayza-Muro *et al.*, 2007). Kitas nemažiau svarbus veiksnys yra amoniako koncentracija dugno nuosėdose. Naujausi tyrimai rodo, kad dvigeldžiai moliuskai

yra gerokai jautresni amoniakui nei kiti bentosiniai organizmai. Ypač stiprus, dažnai net letalus poveikis, pasireiškia unionidų jaunikiams. Jei koncentracija nėra pradžūtinga - gerokai sumažėja unionidų filtracijos efektyvumas ir dėl ko sulėtėja somatinis augimas (Newton *et al.*, 2003). Unionidai taipogi yra jautrūs Cu, Zn, Al ir Cd koncentracijai vandenyje. Didėjanti šių medžiagų koncentracija mažina filtracijos intensyvumą, o ekstremaliais atvejais, kai koncentracija būna itin didelė, stebimas letalus poveikis ne tik jaunikiams, bet ir suaugusiems individams (Loayza-Muro *et al.*, 2007; Kováts *et al.*, 2010).

1.3.2 Biotiniai veiksniai

Biotiniai veiksniai – tai vienu organizmų tiesioginis ar netiesioginis poveikis kitiems organizmams. Tarprūšinių ir vidurūšinių sąveikų pobūdis gali būti teigiamas, neigiamas arba neutralus tiek iš kurios nors vienos, tiek iš abiejų pusių (Begon *et al.*, 2006). Svarbiausios stambųjų dvigeldžių moliuskų somatinį augimą limituojančios sąveikos – parazitizmas ir konkurencija. Be šių sąveikų, stiprų poveikį turi ir maisto kiekis, bei kokybė.

Parazitizmas. Tai sąveika, kurios metu vieni organizmai (parazitai) gauna vystymuisi reikalingus resursus iš kitų organizmų (šeimininkų), darydami pastariesiems žalą (Begon *et al.*, 2006). Resursais šiuo atveju laikomos ne tik maisto medžiagos tiesiogiai paimtos iš šeimininko, bet ir šeimininko energetiniai nuostoliai, patirti parazitui vystantis ant šeimininko (ektoparazitizmas). Dėl parazito – šeimininko sąveikos, pas pastarąjį gali sulėtėti tiek gonadų vystymasis, tiek ir somatinis augimas. Pagrindines stambųjų dvigeldžių moliuskų parazitų grupes sudaro kelios siurbikių (Trematoda: Aspidogastriidae) rūšys, vandens erkės (šm. Unionicolidae), kelios pinčių (šm. Spongillidae) rūšys, hidroidai, įvairūs samangyviai, dėlės ir kartais dumbliai (1 pav.) (Vidrine *et al.*, 2004; Yuryshynets *et al.*, 2009).



1 pav. Dvigeldis moliuskas apaugęs siūliniais dumbliais.

Konkurencija. Tai sąveika tarp tos pačios ar kelių skirtingų rūšių individų, kuri lemia dalies konkuruojančių individų išgyvenamumo, augimo ar reprodukcijos sumažėjimą (Begon *et al.*, 2006). Kadangi stambieji dvigeldžiai moliuskai (šm. Unionidae) priklauso filtratorių ekologinei grupei, konkurenciją jiems dėl maisto sudaro kiti šios grupės nariai. Konkurencija

gali būti tarprūšinė ar vidurūšinė. Tarprūšinė konkurencija atsiranda kelioms skirtingoms rūšims naudojant tuos pačius resursus, o vidurūšinė – tos pačios rūšies individams naudojant tuos pačius resursus. Tyrimai rodo, kad konkurencija tarp skirtingų rūšių stambiųjų dvigeldžių yra mažai tikėtina, kadangi skiriasi filtracinio „aparato“ sandara. Atskiros rūšys specializavosi maitintis tik tam tikro dydžio dalelėms (Ricciardi *et al.*, 1995; Baker *et al.*, 1996; Silverman *et al.*, 1997; Burlakova *et al.*, 2000; Galbraith *et al.*, 2009). Visgi nėra aišku, ar vyksta konkurencija su smulkesniais filtratoriais (pvz. šoniplaukos, smulkieji dvigeldžiai moliuskai, samangyviai ir t.t.) ir jei vyksta, tai kokio ji intensyvumo. Vidurūšinė konkurencija dažnai pasireiškia ten, kur individų gausumas yra didelis arba, kur dėl aplinkos veiksnių poveikio sumažėja resursų kiekis (pvz. žiemos metu, kai sestono koncentracija sumažėja).

Dreisenų poveikis. Šis veiksnys atskirtas nuo konkurencijos ir parazitizmo, nes dreisenų įtaka gali būti vertinama dvejopai, tiek konkurencijos, tiek ir parazitizmo atžvilgiu. Vertinant dreisenų, kaip ektoparazitų poveikį unionidų fiziologinei būklei (nuo fiziologinės organizmo būklės priklauso somatinio augimo intensyvumas) būtų galima išskirti kelis pagrindinius veikimo mechanizmus: 1) dreisenų kolonijos ant stambiojo dvigeldžio dydis ir svoris sudaro papildomą apkrovą ir tuo apsunkina unionido judėjimą, tame tarpe ir įsirausimą į gruntą; 2) dreisenų kolonijų formavimasis arti kriauklės susivėrimo vietos apsunkina kvėpavimą, maitinimąsi bei šalinimą. Išskirtiniais atvejais, kuomet sudaromos didelės kolonijos (dreisenų individai tarpusavyje susikabina bisuso siūlais), net minimalus maisto dalelių kiekis nebepatenka į unionido sifonus; 3) dreisenų, gyvenančių ant unionido antriniai metabolitai gali trikdyti stambiųjų dvigeldžių kvėpavimo, bei maitinimosi procesus. (Ricciardi *et al.*, 1995; Baker *et al.*, 1996; Burlakova *et al.*, 2000; Dillon, 2004).

Dreisena yra stiprus konkurentas unionidams dėl maisto medžiagų. Konkurencijos dėl maisto intensyvumas labai priklauso nuo dreisenų apaugimo intensyvumo - kuo didesnė dreisenų kolonija, tuo unionidui sunkiau pasiekti maisto medžiagas. Literatūroje nurodoma, kad suaugusi dreisena geba nufiltruoti 5 – 35 μm dydžio objektus 100 % efektyvumu, o mažesnius nei 5 μm – 60 % efektyvumu. Dreisenų lervos sulaiko 1 – 4 μm diametro maisto daleles. Tuo tarpu suaugę kai kurie Europos unionidai dideliu efektyvumu filtruoja 1 – 2 μm dydžio daleles (Dillon, 2004). Taigi intensyviausia konkurencija vyksta su jaunomis dreisenomis, tuo tarpu sąveika su suaugusiais individais yra gerokai silpnesnė.

Maisto kokybė. Didelis maisto kiekis aplinkoje ar eksploatacinės konkurencijos nebuvimas nevisada palaiko stabilų stambiųjų dvigeldžių moliuskų somatinį augimą. Nemažiau svarbus veiksnys yra maisto kokybė. Unionidams būdingas pseudoišmatų (*pseudofaecies*)

formavimas, kurių pagalba atrenkamas „tinkamas“ maistas. Tokiu būdu, manoma pašalinamos žalingos organizmui dalelės, pvz. toksinų turintys dumbliai (Dillon, 2004).

1.4. Invazinė rūšis *Dreissena polymorpha*

1.4.1 Taksonomija ir biologija

Dreissena (*Dreissena polymorpha*, Pallas 1771) – dvigeldis gėlavandenis moliuskas, žinomas nuo Kreidos periodo (Šivickis, 1960), priskiriamas dreisenų (*Dreissenidae*) šeimai, kuriai, iš viso, priklauso 7 gentys ir 37 rūšys. Žemiau pateikiamas detalus taksonominis šios rūšies aprašymas.

Karalystė *Animalia*

Pokaralystė *Eumetazoa*

Tipas *Mollusca*

Klasė *Bivalvia*

Poklasis *Eulamellibranchia*

Antbūris *Heterodonta*

Būrys *Veneroidea*

Antšeimis *Dreissenoidea*

Šeima *Dreissenidae*

Gentis *Dreissena*

Rūšis *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771)

(Araujo, 2011)

Dreisenos yra tipiškas bisuso liauką turintis r – strategas, kolonizuojantis įvairius kietus substratus (Gasiūnas, 1959; Bubinas *et al.*, 2002; Caddick *et al.*, 2004; Harzhauser *et al.*, 2004). Pirminiai substratai – tai kieti objektai, ant kurių nusėda postveligeris ir prisitvirtina bisuso siūlais. Vėlesnėse gyvenimo stadijose dėl nepalankių biotinių ar abiotinių veiksnių, tokių kaip saulės šviesa, temperatūra ar plėšrūnai, dreisena gali suardyti bysusą ir pešliaužti ant kito substrato (Toomey *et al.*, 2002).

Dreisenos pagal mitybą priskiriamos filtratorių kategorijai. Intensyviausia filtracija vyksta nuo pavasario iki rudens antrosios pusės, kai vandens temperatūra nenukrenta žemiau 5°C. Filtracijos optimumas sutampa su planktono koncentracijos padidėjimu. Filtracijos intensyvumas staigiai sumažėja vandens temperatūrai pakilus virš 32°C arba nukritus žemiau 3°C. Nustatyta, kad 0,5 gramus sveriantis moliuskas per 9 valandas perfiltruoja pusę litro

vandens (Gasiūnas, 1972). Šiems moliuskams būdinga selektyvi filtracija, kai tinkamos maistui dalelės nukreipiamos į virškinimo sistemą, o kenksmingos, tokios kaip *Microcystis* ar *Anabaena* genčių melsvabakterės ar kietos dalelės, pašalinami su gleivėmis (*pseudofaeces*) (Nalepa *et al.*, 1995; Bastviken *et al.*, 1998; Vanderploeg *et al.*, 2001). Dreisenų mitybos racioną sudaro ne vien augalinės kilmės planktonas (fitoplanktonas), bet ir bakterioplanktonas bei smulkus zooplanktonas. Dauginimosi laikotarpiu, kai masiškai produkuojami veligeriai, gali pasireikšti kanibalizmas, kai suaugusios dreisenos naudoja planktonines vystymosi stadijas maistui.

Natūralaus terminio režimo vandens telkiniuose dreisenų vidutinė gyvenimo trukmė sudaro apie 5 metus, nors gilesniuose vandenyse pasitaiko ir daugiau nei 10 metų amžiaus individų. Iškreipto šiluminio režimo telkiniuose, tokiuose kaip šiluminių jėgainių vandens saugyklos, dreisenų maksimali gyvenimo trukmė sumažėja iki 4 – 5 metų, o didžiausią vandens temperatūrą pasiekiančiose zonose, iki 1 – 2 metų (Sinicyna *et al.*, 2007). Didžiausias lytinis produktyvumas optimaliomis aplinkos sąlygomis pasiekiamas 2 – 3 gyvenimo metais, nors lytiniai produktai susidaro jau pirmaisiais gyvenimo metais. Šie dvigeldžiai yra skirtalyčiai. Patinų ir patelių skaičius kolonijose paprastai būna panašus (Caddick *et al.*, 2004).

Dreisenų dauginimosi ciklas nėra specializuotas (nebūdingos parazitinės stadijos) kaip daugelio vietinių moliuskų rūšių, tačiau išsiskiria savo planktotrofiniu vystymusi -maitinasi ir auga vandens storumėje. Dauginimosi sezonas prasideda gegužės antroje pusėje arba birželio pradžioje, esant vidutinei paros vandens temperatūrai ~ 15°C (Borcherding, 1991; Bubinas *et al.*, 2002). Visgi, pastaraisiais metais atlikti tyrimai rodo, kad iš tiesų dreisenų dauginimasis gali prasidėti vasario mėnesį ir tęstis iki rugsėjo mėnesio, o dauginimosi intensyvumą lemia ne vien vandens temperatūra, bet ir kolonijos dydis, bei kolonijos branda (Lucy, 2006). Toks ilgas reprodukcinis laikotarpis vasaros ir rudens metu susidaro dėl keleto priežasčių. Visų pirma, dauginimosi periodu kiekvienas individas gali produkuoti gametas porcijomis, 6 – 8 savaitių laikotarpyje. Taipogi, skirtingų amžiaus grupių individai subrandina lytinius produktus skirtingu sezono metu. Jaunesni moliuskai subrandina gametas vėliau, nei senesni moliuskai (Borcherding, 1991; Lucy, 2006). Lytiniai produktai į vandens storumę paleidžiami sinchroniškai, vyksta apvaisinimas ir po protostominio vystymosi ir spiralinio dalijimosi susidaro pirma trumpalaikė blakstienuota planktoninė lerva – trochofora. Vėliau, vystantis blakstienuotai burei (*velum*), sekretuojama pirminė lervinė kriauklė ir susidaro pirmoji veligerio stadija – D formos veligeris. Burė yra pagrindinis mitybos ir judėjimo organas lervinėje fazėje. Toliau, suintensyvėjus augimui, vystosi antrinė lervinė kriauklė ir susiformuoja antra veligerio stadija – „veliconcha“, kuri yra paskutinė obligatinė laisvai plaukiojanti lervinė stadija. Paskutinė veligerio fazė – „pediveligeris“ ypatingas tuo, kad turi koją ir bisusinio organo užuomazgas. Šiuo laikotarpiu

lerva geba ne tik plaukioti naudodama burę, bet ir šliaužioti substrato paviršiumi panaudodama koją, ir priklausomai nuo aplinkos sąlygų tokioje būsenoje gali egzistuoti nuo kelių savaičių iki kelių mėnesių. Šios stadijos pabaigoje vyksta aktyvi pirminė sedimentacija, kuomet lerva prisitvirtina prie substrato ir vykstant metamorfozei absorbuojama burė, pasikeičia augimo ašis, ima formuotis žiaunos, lervinė kriauklė keičiama nuolatinė, o šių procesų pabaigoje susidaro „postveligeris“. Nuo prisitvirtinimo momento prasideda sėsli moliusko gyvenimo ciklo stadija. Po pilnutinio žiaunų susidarymo ima formuotis sifonai ir moliuskas galutinai pereina iš lervinės stadijos į juvenilinį periodą. Po sifonų susidarymo jaunos dreisenos aktyviai maitindamosis sparčiai auga ir pasiekusios 0,5 cm dydį pradeda gaminti lytinius produktus (Ackerman, 1995).

1.4.2. Paplitimas Europoje ir Lietuvoje

Invazinė rūšis – tai svetimkraštė sparčiai plintanti rūšis, turinti reikšmingos įtakos autochtoninių bendrijų struktūrai ar ekosistemų procesams bei sukelti ekonominius nuostolius ir (ar) žalą žmonių sveikatai (Pauža *et al.*, 2010). Rūšys į joms nebūdingas ekosistemas už arealo ribų gali patekti atsitiktinai arba tikslingai. Vienas svarbiausių atsitiktinės introdukcijos būdų laikomi laivų balastiniai vandenys, kurių pagalba svetimkraštės rūšys plinta dideliais atstumais. Tą puikiai iliustruoja dreisenų patekimas į Šiaurės Amerikos vidaus vandenį. Svetimkraščių organizmų plitimui Europoje svarbus veiksnys buvo ir yra upių baseinų sujungimas kanalais. Tokie dirbtiniai vandentakiai įgalino svetimkraštės rūšis patekti į naujas teritorijas “koridoriais” jungiančiais atskiras jūras ar upių baseinus.

Dreisenos natūralaus paplitimo arealas apima Dunojaus, Dniestro, Berezano, pietinio Bugo, Dniepro, Molochnaya, Dono, Kubano, Kamchia ir Veleca upių baseinus; izoliuotus ar iš dalies izoliuotas relikvines estuarijas Bulgarijoje, Rumunijoje, Ukrainoje, bei Azovo ir Juodąją jūrą (Son, 2007; Zaiko, 2009). Anksčiau ši rūšis buvo sutinkama ir Aralo jūroje, tačiau dėl didėjančio druskingumo ir sumažėjusio ežero ploto – išnyko (Karatayev *et al.*, 1998). Per pastaruosius kelis dešimtmečius, dreisenos plačiai išplito už natūralaus arealo ribų. 2008 metų duomenimis, dreisenos aptiktos 28 Europos valstybių vandenyse. Dreisenų paplitimas Europoje parodytas 2 paveiksle.



2 pav. Dreisenų natūralus (žalia spalva) ir dabartinis (raudona spalva) paplitimo arealas (pagal Zaiko *et al.*, 2006)

Dreisenos į Kuršių marias manoma pateko prieš kelis šimtmečius. Labiausiai tikėtina, kad į Lietuvos vandenį dreisenos pateko su plukdoma mediena centrinio Europos invazijų koridoriaus šiaurine atšaka per Oginskio kanalą, kuris sujungė Pripetę ir Nemuną (Zaiko, 2009). Dėl antropogeninių ir natūralių faktorių dreisenos sparčiai išplito daugelyje šalies vidaus vandens telkinių. Iki Kauno marių suformavimo, dreisenos buvo aptinkamos pajūrio Šventosios upės uosto ekvatorijoje, Nevėžyje, Kuršių mariose, Nemune, Obelių, Metelių ir Dusios ežeruose (Šivickis, 1934; Schlesch, 1937; Schlesch *et al.*, 1938). Užtvėnkus Nemuną ir suformavus Kauno vandens talpyklą, pastaroji tapo savotišku dreisenų „šaltiniu“. Prasidėjus masiniam žuvų pašarinės bazės „gerinimui“ ežeruose, dreisenos buvo tikslingai perkeltos į nemažą kiekį Lietuvos ežerų.

1.5. Vandens moliuskų bendrijų sandarą įtakojantys veiksniai

Vienų ar kitų vandens moliuskų rūšių buvimas dažnai priklauso nuo biotopo, kuriame yra bendrija, savybių. Biotopo specifiką gali lemti tiek abiotiniai (pvz. gruntas, srovė, temperatūra), tiek ir biotiniai veiksniai (pvz. svetimkraštės rūšys, konkurencija, plėšrūnai).

1.5.1 Abiotiniai veiksniai

Pagrindiniai abiotiniai veiksniai, veikiantys vandens moliuskų bendrijas yra: vandens srovė, gruntas, kalcio koncentracija, bei pH (Dillon, 2004). Tam tikrais atvejais, limituojančiu veiksniumi tampa ir vandenyje ištirpusio deguonies kiekis. Daugelis abiotinių veiksnių glaudžiai tarpusavyje susiję ir veikia sinergetiškai..

Vandens srovė. Nors lotinėje aplinkoje sudėtinga išskirti konkretų atskiro veiksnio (gylio, grunto ar srovės) poveikį moliuskų bendrijai, visgi tikėtina, kad didžiausią poveikį daro vandens srovė (Dillon, 2004). Šis poveikis gali būti dvejopas - tiesioginis ir netiesioginis. Netiesioginio poveikio atveju, srovės greitis veikia per kitas aplinkos kintamąsias (pvz.: grunto struktūrą, augaliją, deguonies kiekį, maisto medžiagų kiekį), kurios savo ruožtu gali limituoti kai kurių vandens moliuskų rūšių buvimą bendrijoje. Tiesioginis poveikis dažniau pasireiškia pilvakojams moliuskams. Daugelis šių moliuskų gali būti nuplauti net ir gana lėtos srovės (0,6 – 0,9 m/s), priklausomai nuo individų dydžio ir substrato (Dillon, 2004). Pagal tai, kokiuose vandens telkiniuose (stovinčio ar tekančio vandens) gyvūnai sutinkami, išskiriamos 2 grupės: limnofilai – organizmai, gyvenantys stovinčio vandens telkiniuose ir reofilai – organizmai, gyvenantys tekančio vandens telkiniuose (Bubinas *et al.*, 1998). Visgi, pasitaiko ir plastiškų rūšių, kurios sutinkamos abiejų tipų vandens telkiniuose.

Gruntas. Gruntas gali turėti reikšmingos įtakos moliuskų rūšinei įvairovei, bei gausumui. (Dillon, 2004). Grunto savybės gerokai svarbesnės dvigeldžiams moliuskams, kurie yra veikiami tiesiogiai. Vienintelė išimtis – *Dreissena polymorpha*, dėl savo gebėjimo prisitvirtinti prie kieto substrato, ji gali gyventi virš grunto. Tuo tarpu, daugumą (tačiau ne visus) pilvakojų moliuskų, grunto savybės veikia per mitybos objektus – makrofitus (Dillon, 2004).

Pačio grunto savybes, tokias kaip deguonies ir anglies dvideginio santykis, maisto medžiagų kiekis, įtakoja jo sąstatas (mineralinių ir organinių medžiagų santykis) bei granulometrinė sudėtis.

Kalcio kiekis ir pH. Paviršinių vandenų rūgštėjimas neigiamai įtakoja gėlavandenes bendrijas: mažėja rūšinė įvairovė ir gausumas (Guerold *et al.*, 2000; Driscoll *et al.*, 2003). Nustatyta, kad dėl rūgštėjimo, rūšių kiekis ir individų gausumas gali sumažėti iki 50 % (Rosemond *et al.*, 1992). Ypač jautriai į vandens telkinio pH pokyčius reaguoja moliuskai. Letalus poveikis pasireiškia dėl elektrolitų disbalanso ar kriauklės irimo, dėl ko individai tampa neatsparūs įvairiems patogenams ar plėšrūnams (Ewald *et al.*, 2009). Susiformavus ilgalaikiam vandens telkinio pH pokyčiui moliuskų bendrija gali sumažėti iki kritinės ribos dėl sulėtėjusio individų somatinio augimo, sumažėjusio reprodukcinio potencialo ar nenormalaus vystymosi (Dillon, 2004; Loayza-Muro *et al.*, 2007; Ewald *et al.*, 2009; Glass *et al.*, 2009; Zalizniak *et al.*, 2009; Dalesman *et al.*, 2010). Kalcio jonų koncentracija aplinkoje stipriai susijusi su aplinkos pH. Kalcio kiekis aplinkoje gali limituoti tiek pilvakojų, tiek ir dvigeldžių moliuskų paplitimą ir gausumą. Kalcis moliuskams svarbus kriauklės formavimui ir išgyvenamumui. Esant kalcio trūkimui, lėtėja individų augimas, reprodukcinis potencialas, bei mažėja individų

išgyvenamumas (Dillon, 2004; Ewald *et al.*, 2009; Glass *et al.*, 2009; Zalizniak *et al.*, 2009; Dalesman *et al.*, 2010).

1.5.2 Biotiniai veiksniai

Pagrindiniai biotiniai faktoriai, galintys vienaip ar kitaip įtakoti gėlujų vandens moliuskų bendrijos struktūrą yra maisto kiekis, konkurencija, plėšrūnai ir parazitai. Ženklų neigiamą poveikį per įvairias sąveikas gali sukelti svetimkraštės rūšys..

Invazinės rūšys. Invazinė rūšis – svetimkraštė sparčiai plintanti rūšis, turinti reikšmingos įtakos autochtoninių bendrijų struktūrai ar ekosistemų procesams bei sukelianti ekonominius nuostolius ir (ar) žalą žmonių sveikatai (Pauža *et al.*, 2010). Vietinėms moliuskų bendrijoms invazinės rūšys, priklausomai nuo jų ekologijos, gali daryti tiek tiesioginį, tiek ir netiesioginį poveikį. Tiesioginis poveikis gali pasireikšti konkurencija ar ektoparazitizmu, o netiesioginis – gyvenamosios aplinkos pokyčiais.

Lietuvos gėluosiuose vandenyse šiai dienai sutinkamos 2 svetimžemės vandens moliuskų rūšys: *Lithoglyphus naticoides* ir *Dreissena polymorpha* (Olenin *et al.*, 2004). Pirmoji paminėta rūšis priklauso Hidrobiidae šeimai. Tai Ponto-Kaspijos regiono rūšis, paplitusi vakarų Europos vidaus vandenyse (Mastitsky, 2007). Lietuvoje randama Kuršių mariose, bei didžiųjų upių baseinuose (Gurskas, 2010). Konkrečių duomenų apie tiesioginį poveikį vietinėms bendrijoms nėra. Nustatyta, kad šie moliuskai gali būti tarpiniai kai kurių trematodų šeiminkai (Mastitsky, 2007; Stanevičiūtė *et al.*, 2008). *Dreissena polymorpha*, kaip ir *Lithoglyphus naticoides*, atkeliavo iš Ponto-Kaspijos regiono. Šis dvigeldis moliuskas šiai dienai laikomas viena agresyviausių invazinių bestuburių rūšių. Dėl savo intensyvios filtracijos ir gebėjimo ant tvirtų substratų formuoti dideles tankias kolonijas, dreisena gali lemti esminius išsisos ekosistemos pokyčius, kurių pasekoje gali radikaliai keistis ir moliuskų bendrijų sandara. Invazijos pradžioje, kai stebimas populiacijos augimo pikas, individų gausumas gali siekti 10^5 ind./m² (Ricciardi *et al.*, 1996). Šie moliuskai sudaro pagrindinę moliuskų biomasės dalį ir geba sumažinti chlorofilo kiekį vandens storumėje nuo 23% iki 85% (Fahnenstiel *et al.*, 1995; Caraco *et al.*, 1997; Smith *et al.*, 1998; Kissman *et al.*, 2010). Tyrimai rodo, kad dreisenos racioną sudaro ne vien dumbliai, bet ir zooplanktonas. Terminiškai stratifikuotuose ežeruose dėl dreisenų, mikrozooplanktono sumažėja iki 44%, o makrozooplanktono iki – 33 % (Kissman *et al.*, 2010). Tokiu būdu, prastėja mitybinė bazė kitiems filtratoriams. Dreisenos, įsikurdamos vandens telkiniuose, suformuoja tiesioginį ryšį tarp vandens telkinio planktoninės ir bentosinės dalies. Tai didina organinių ir neorganinių medžiagų kaupimąsi priedugnyje. Nufiltruotos dalelės yra rūšiuojamos. Dalis suvartojama, o kita dalis – pašalinama išmatų ar pseudoišmatų pavidalu.

Taigi, didėjant organikos kiekiui, ima daugėti detritaėdžių (Karatayev *et al.*, 2002; Burlakova *et al.*, 2005). Dreisenos kaip prisitvirtinimo substratą gali naudoti ir stambiuosius dvigeldžius moliuskus. Dėl tokio poveikio kai kuriuose Europos ir didžiojoje dalyje Š. Amerikos vandens telkinių kritiškai sumažėjo unionidų (Ricciardi *et al.*, 1995; Burlakova *et al.*, 2000). Lietuvoje duomenų apie masinį unionidų žuvimą dėl dreisenos invazijos nėra. Visgi, dreisenos gali ne tik neigiamai veikti bendrijas. Nustatyta, jog dreisenų kriauklių liekanos sudaro savotišką mikrobiotopą, kuris gali būti naudingas kitiems makrobestuburiams (Zaiko, 2009).

Konkurencija. Nors kiekviena rūšis turi savo unikalią ekologinę nišą, kai kurie panašių rūšių naudojami resursai persidengia (Dillon, 2004). Šie resursai apima ne tik maistą, bet ir gyvenamąją aplinką. Bendrijose, kur nėra svetimkraščių rūšių, tokia konkurencija paprastai atsiranda tik esant aplinkos sutrikdymui (pvz.: dideli vandens lygio svyravimai, tarša). Svetimkraštės rūšys, kaip taisyklė, patekusios į naujus vandens telkinius intensyviai konkuruoja su vietinėmis moliuskų rūšimis. Tai pasireiškia per įvairių substratų kolonizavimą, (įskaitant unionidus), intensyvių maisto medžiagų vartojimą.

Plėšrūnai. Pilvakojų ir dvigeldžių moliuskų gausumą efektyviai reguliuoja plėšrūnai. Viena ar kita moliusko stadija maitinasi didžiulis spektras gyvūnų, pradedant plėšriuotu zooplanktonu, baigiant vidutinio dydžio sausumos stuburiniais gyvūnais. Šiuo metu suaugusiomis dreisenomis ar jų planktoninėmis lervomis besimaitinančių plėšrūnų priskaičiuojama 176 (Molloy *et al.*, 1997).

Skirtingos moliuskų grupės patiria skirtingą plėšrūnų, kaip gausumo regulatoriaus, spaudimą. Stambūs unionidai dažnai yra neįveikiami bestuburiams, žuvims ar smulkiesiems graužikams, tačiau jais geba misti ondatros, žiurkės, įtakodamos šių moliuskų rūšinę įvairovę, populiacijų dydį, bei populiacijų amžinę struktūrą (Dillon, 2004; Owen *et al.*, 2011). Tuo tarpu, jaunos dreisenomis intensyviai maitinasi kai kurie vandens paukščiai (pvz.: antys, laukiai, klykuolės), bentofagės žuvys (pvz.: kuoja, karšis, plakis, juodažiotis grundalas), ondatros, dėlės, graužikai, kai kurie stambieji vėžiagyviai (Molloy *et al.*, 1997; Reynolds *et al.*, 2001; Sietman *et al.*, 2003). Dreisenų veligerius, kaip maisto šaltinį naudoja plėšrieji zooplankteriai (daugiausiai irklakojai). Neretai pasireiškia kanibalizmas, kai veligeriais maitinasi suaugusios dreisenos (Molloy *et al.*, 1997). Daugelį pilvakojų ir smulkiuosius dvigeldžius (šm. Sphaeriidae) moliuskus maistui naudoja kai kurie vandens paukščiai, vėžliai, vėžiagyviai, žuvys, graužikai. Pavyzdžiui nustatyta, kad žiurkės intensyviai medžioja *Lymnaea stagnalis*, *Planorbareus corneus*, *Viviparus ater*, *Viviparus contectus* rūšių moliuskus (Dillon, 2004).

1.6. Literatūros apžvalgos apibendrinimas

Šiame skyriuje buvo apžvelgta literatūra apie gėlavandenių moliuskų bendrijas ir biotinių, įskaitant svetimkraštės rūšis, bei abiotinių veiksnių poveikį joms. Vandens moliuskų bendrijų struktūrą gali įtakoti biotiniai ir abiotiniai aplinkos veiksniai. Pastarieji gali būti vyraujantis gruntas, srovės greitis, augalijos kiekis, sunkiųjų metalų ar kitų toksinių medžiagų koncentracija. Svarbų vaidmenį formuojantis bendrijoms turi ir biotiniai veiksniai - maisto kiekis, bei kokybė, konkurentai, plėšrūnai ir parazitai. Svetimkraštės rūšys taipogi gali turėti reikšmingos įtakos bendrijų struktūrai. Iš tokių rūšių, šiai dienai aktualiausia yra *Dreissena polymorpha*, atkeliavusi iš Ponto-Kaspijos regiono. Šie moliuskai sudaro dideles kolonijas ant tvirtų substratų, įskaitant ir vietines stambųjų dvigeldžių moliuskų rūšis. Tokios sąveikos pasekoje, prastėja unionidų gyvenimo kokybė – apsunkinamas kvėpavimas, mityba, šalinimas ir judėjimas. Dėl šių priežasčių gali sulėtėti somatinis unionidų augimas, bei sumažėti reprodukcinis potencialas. Nors Šiaurės Amerikoje dėl dreisenų poveikio pasireiškė masinis vietinių stambųjų dvigeldžių moliuskų žuvinimas, Lietuvoje toks poveikis nenustatytas. Neaišku kas lėmė tokius didelius atsparumo dreisenoms skirtumus. Taipogi nėra aišku, kokio intensyvumo yra konkurencija dėl maisto dalelių tarp vietinių stambųjų dvigeldžių moliuskų ir dreisenų, bei tarp pačių vietinių rūšių.

Literatūros sąrašas

1. Ackerman J. D., 1995. Zebra mussel life history. In: (ed.), Proceedings of The Fifth International Zebra Mussel and Other Aquatic Nuisance Organisms Conference. Toronto, Canada, 1 - 8.
2. Araujo R., 2011, Fauna Europaea: Unionidae. Fauna Europaea, version 2.4, <http://www.faunaeur.org>
3. Baker S. M., Hornbach D. J., 1996. Acute physiological effects of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) infestation on two unionid mussels, *Actinonaias ligamentina* and *Amblema plicata*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. Vol. 54, No. 512 - 519.
4. Bastviken D. T. E., Caraco N. F., Cole J. J., 1998. Experimental measurements of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) impacts on phytoplankton community composition. *Freshwater biology*. Vol. 39, No. 375 - 386.
5. Begon M., Townsend C. R., Harper J. L., 2006. Ecology: from individuals to ecosystems, 4th edition. Malden, Wley-Blackwell: 752 p.
6. Borcherdig J., 1991. The annual reproductive cycle of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* Pallas in lakes. *Oecologia*. Vol. 87, No. 208 - 218.
7. Bubinas A., Bukelskis E., 1998. Gėlavandenių hidrocentozijų struktūra ir jų tyrimo metodai. Vilnius, Vilniaus universiteto leidykla: 120 p.
8. Bubinas A., Jagminienė I., 2002. Biondication of the Neris river based on the structure of hydrobiocenoses. *Acta zoologica Lituanica*. Vol. 12, No. 1: 42 - 46.

9. Burlakova L. E., Karatayev A. Y., Padilla D. K., 2005. Functional changes in benthic freshwater communities after *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion and consequences for filtration. In: Richard D. F., Olenin S. (ed.), *The Comparative Roles of Suspension-Feeders in Ecosystems*. Berlin, Springer: 263 - 275.
10. Burlakova L. E., Karatayev A. Y., Padilla D. K., 2000. The Impact of *Dreissena polymorpha* (Pallas) Invasion on Unionid Bivalves. *International Review of Hydrobiology*. Vol. 5, No. 6: 529–541.
11. Caddick J., Christmas J., Clark V., Fernald R., Foti S., Goldblatt L., Heicher D., Horvath T., Klauda R., Moss L., Shaw T., Sinnot T., Thompson J., Wakefield K., Watson B., 2004. Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in the Chesapeake Bay watershed: a regional management plan, final draft. p. 1 - 38
12. Caraco N. F., Cole J. J., Raymond P. A., Strayer D. L., Pace M. L., Findlay S. E. G., Fischer D. T., 1997. Zebra mussel invasion in a large, turbid river: phytoplankton response to increased grazing. *Ecology*. Vol. 78, No. 2: 588 - 602.
13. Dalesman S., Lukowiak K., 2010. Effect of acute exposure to low environmental calcium on respiration and locomotion in *Lymnaea stagnalis* (L.). *The Journal of Experimental Biology*. Vol. 213, No. 1471 - 1476.
14. Dillon R. T., 2004. *The ecology of freshwater molluscs*. Cambridge, Cambridge university press: 509 p.
15. Driscoll C. T., Driscoll K. M., Mitchell M. J., Raynal D. J., 2003. Effects of acidic deposition on forest and aquatic ecosystems in New York State. *Environmental pollution*. Vol. 123, No. 327 - 336.
16. Ewald M. L., Feminella J. W., Lenertz K. K., Henry R. P., 2009. Acute physiological responses of the freshwater snail *Elimia flava* (Mollusca: Pleuroceridae) to environmental pH and calcium. *Comparative Biochemistry and Physiology*. Vol. 150, No. 237 - 245.
17. Fahnenstiel G. L., Lang G. A., Nalepa T. F., Johengen T. H., 1995. Effects of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) colonization on water quality parameters in Saginaw bay, lake Huron. *Journal of Great Lakes Research*. Vol. 21, No. 4: 435 - 448.
18. Galbraith H. S., Frazier S. E., Allison B., Vaughn C. C., 2009. Comparison of gill surface morphology across a guild of suspension-feeding unionid bivalves. *Journal of molluscan studies*. Vol. 00, No. 1 - 5.
19. Gasiūnas I., 1959. Kuršių marių pašarinis zoobentosas. In: Jankevičius K., Gasiūnas I., Gediminas A., Gudelis V., Kublickas A., Maniukas I. (ed.), *Kuršių marios. Kompleksinio tyrinėjimo rezultatai*. Vilnius, 191 - 285.
20. Gasiūnas I., 1972. *Lietuvos vandenų dugno gyvūnija*. Vilnius, Mintis: 64 p.
21. Glass N. H., Darby P. C., 2009. The effect of calcium and pH on Florida apple snail, *Pomacea paludosa* (Gastropoda: Ampullariidae), shell growth and crush weight. *Aquatic ecology*. Vol. 43, No. 1085 - 1093.
22. Guerold F., Boudot J. P., Jacquemin G., Vein D., Merlet D., Rouiller J., 2000. Macroinvertebrate community loss as a result of headwater stream acidification in the Vosges Mountains (N-E France). *Biodiversity and Conservation*. Vol. 9, No. 767 - 783.
23. Gurskas A., 2010. *Lietuvos moliuskų katalogas*. Kaunas, Lututė: 56 p.
- 24.
25. Harzhauser M., Mandić O., 2004. The muddy bottom of Lake Pannon - a challenge for dreissenid settlement (Late Miocene; Bivalvia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. Vol. 204, No. 331 - 352.
26. Yuryshynets V., Krasutka N., 2009. Records of the parasitic worm *Aspidogaster conchicola* (Baer 1827) in the Chinese pond mussel *Sinanodonta woodiana* (Lea 1834) in Poland and Ukraine. *Aquatic invasions*. Vol. 4, No. 3: 491 - 494.
27. Karatayev A. Y., Burlakova L. E., Padilla D. K., 2002. Impacts of zebra mussel on aquatic communities and their role as ecosystem engineers. In: Leppäkoski E., Gollasch

- S., Olenin S. (ed.), Invasive aquatic species of Europe: distribution, impacts and management. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers: 433 - 446.
28. Karatayev A. Y., Burlakova L. E., Padilla D. K., 1998. Physical factors that limit the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* (Pall.). *Journal of Shellfish Research*. Vol. 17, No. 1219 - 1235.
 29. Kileen I., Aldridge D., Oliver P. G., 2004. Freshwater Bivalves of Britain and Ireland. Preston Montford, FSC Publications: 114 p.
 30. Kissman C. E. H., Knoll L. B., Sarnelle O., 2010. Dreissenid mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*) reduce microzooplankton and macrozooplankton biomass in thermally stratified lakes. *Limnology and oceanography*. Vol. 55, No. 5: 1851 - 1859.
 31. Kovács N., Abdel-Hameid N. A., Kovács K., Paulovits G., 2010. Sensitivity of three unionid glochidia to elevated levels of copper, zinc and lead. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. Vol. 4, No. 1-8.
 32. Lazauskienė L., Grigelis A., Kiseliene V., 1988. Distribution of Unionidae molluscs in the water bodies of the Lithuania SSR. *Acta hydrobiologica Lituanica*. Vol. 7, No. 25 - 37.
 33. Loayza-Muro R., Ellias-Letts R., 2007. Responses of the mussel *Anodonta trapesialis* (Unionidae) to environmental stressors: Effect of pH, temperature and metals on filtration rate. *Environmental pollution*. Vol. 149, No. 209 - 215.
 34. Lucy F., 2006. Early life stages of *Dreissena polymorpha* (zebra mussel): the importance of long-term datasets in invasion ecology. *Aquatic invasions*. Vol. 1, No. 171 - 182.
 35. Mastitsky S. E., 2007. First report of parasites in *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) from Lake Lukomskoe (Belarus) *Aquatic invasions*. Vol. 2, No. 2: 149 - 151.
 36. Molloy D. P., Karatayev A. Y., Burlakova L. E., Kurandina D. P., Laruelle F., 1997. Natural enemies of zebra mussels: predators, parasites, and ecological competitors. *Reviews in fisheries science*. Vol. 5, No. 1: 27 - 97.
 37. Nalepa T. F., Fahnenstiel G. L., 1995. *Dreissena polymorpha* in the Saginaw Bay, Lake Huron ecosystem: Overview and perspective. *Journal of Great Lakes Research*. Vol. 21, No. 411 - 416.
 38. Newton T. J., Allran J. W., O'Donnell J. A., Bartsch M. R., Richardson W. B., 2003. Effects of ammonia on juvenile unionid mussels (*Lampsilis cardium*) in laboratory sediment toxicity tests. *Environmental Toxicology and Chemistry*. Vol. 22, No. 11: 2554 - 2560.
 39. Olenin S., Balčiauskas L., 2004, Invasive inland waters animals. Lithuanian National Invasive Species Database, http://www.ku.lt/lisd/species_lists/animals_inland.html
 40. Owen C. T., McGregor M. A., Cobbs G. A., Alexander J. E., 2011. Muskrat predation on a diverse unionid mussel community: impacts of prey species composition, size and shape. *Freshwater biology*. Vol. 56, No. 554 - 564.
 41. Pauža D. H., Arbačiauskas K., Būda V., Gudžinskas Z., Mildažienė V., Olenin S., Stančikaitė M., 2010. Lietuvos ekositemos: klimato kaita ir žmogaus poveikis (Biologinės invazijos ir rūšių arealų kaita). p.
 42. Piechocki A., Dyduch-Falniowska A., 1993. Fauna Ślōdkowodna Polski. Mięczaki: małże. Warszawa, Wydawnictwo naukowe PWN: p.
 43. Pynnönen K., 1990. Physiological responses to severe acid stress in four species of freshwater clams (unionidae) *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*. Vol. 19, No. 471-478.
 44. Reynolds J. D., Donohoe R., 2001. Crayfish predation experiments on the introduced zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in Ireland and their potential for biocontrol. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture*. Vol. 361, No. 669 - 681.
 45. Ricciardi A., Whoriskey F. G., Rasmussen J. B., 1995. Predicting the intensity and impact of *Dreissena* infestation on native unionid bivalves from *Dreissena* field density. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. Vol. 52, No. 1449 - 1461.

46. Ricciardi A., Whoriskey F. G., Rasmussen L. B., 1996. Impact of the Dreissena invasion on native unionid bivalves in the upper St. Lawrence river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. Vol. 53, No. 1434-1444.
47. Rosemond A. D., Reice S. R., Elwood J. W., Mulholland P. J., 1992. The effects of stream acidity on benthic invertebrate communities in the South-eastern United states. *Freshwater ecology*. Vol. 27, No. 193 - 209.
48. Schlesch H., 1937. Zur kenntniss der litauischen Molluskenfauna. In: (ed.), Festschrift für Prof. Dr. Embrik Strand. Riga, Latvia: 250 - 263.
49. Schlesch H., Krausp C., 1938. Zur kenntnis der Land-und süswassermollusken Litauens. *Archiv für molluskenkunde*. Vol. 2, No. 3: 73 - 125.
50. Shultes F. W., 2011a. *Unio crassus*. AnimalBase. <http://www.animalbase.uni-goettingen.de/zooweb/servlet/AnimalBase/home/species?id=1561>: 2011. 05. 01.
51. Shultes F. W., 2011b. *Unio pictorum*. AnimalBase. <http://www.animalbase.uni-goettingen.de/zooweb/servlet/AnimalBase/home/species?id=1560>: 2011. 05. 01.
52. Shultes F. W., 2011c. *Unio tumidus*. AnimalBase. <http://www.animalbase.uni-goettingen.de/zooweb/servlet/AnimalBase/home/species?id=1562>: 2011. 05. 01.
53. Sietman B. E., Dunn H. L., Tucker J. K., Kelner D. E., 2003. Muskrat (*Ondatra zibethicus*) Predation on Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*) Attached to Unionid Bivalves. *Journal of freshwater ecology*. Vol. 18, No. 1: 25 - 32.
54. Silverman H., Nichols S. J., Cherry J. S., Achberger E., Lynn J. W., Dietz T. H., 1997. Clearance of laboratory-cultured bacteria by freshwater bivalves: differences between lentic and lotic unionids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. Vol. 75, No. 1857 - 1867.
55. Sinicyna O. O., Zdanowski B., 2007. Development of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pall.), population in a heated lakes ecosystem. II. Life strategy. *Archives of Polish Fisheries*. Vol. 15, No. 387 - 400.
56. Smith T. E., Stevenson R. J., Caraco N. F., Cole J. J., 1998. Changes in phytoplankton community structure during the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion of the Hudson river (New York). *Journal of plankton research*. Vol. 20, No. 8: 1567 - 1579.
57. Son N. O., 2007. Native range of the zebra mussel and quagga mussel and new data on their invasions within the Ponto-Caspian Region. *Aquatic invasions*. Vol. 2, No. 3: 172 - 184.
58. Stanevičiūtė G., Petkevičiūtė R., Kisilienė V., 2008. Digenean parasites in prosobranch snail *Lithoglyphus naticoides* population with the morphological description of *Echinochasmus* sp. cercaria. *Ekologija*. Vol. 54, No. 4: 251 - 255.
59. Šivickis P., 1960. Lietuvos moliuskai ir jų apibūdinimas. Vilnius, Pergalė: 352 p.
60. Šivickis P., 1934. Šventosios uosto faunos tyrinėjimai 1934 m. vasarą. *Kosmos*. Vol. 15, No. 379 - 398.
61. Toomey M. B., McCabe D., Marsden J. E., 2002. Factors affecting the movement of adult zebra mussels (*Dreissena polymorpha*). *Journal of the North American Benthological Society*. Vol. 21, No. 3: 468 - 475.
62. Vanderploeg H. A., Liebig J. R., Carmichael W. W., Agy M. A., Johengen T. H., Fahnenstiel G. L., Nalepa T. F., 2001. Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) selective filtration promoted toxic Microcystis blooms in Saginaw Bay (Lake Huron) and Lake Erie. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. Vol. 58, No. 1208 - 1221.
63. Vaughn C. C., Nichols S. J., Spooner D. E., 2008. Community and foodweb ecology of freshwater mussels. *Journal of the North American Benthological Society*. Vol. 27, No. 2: 409 - 423.
64. Vidrine M. F., Quillman-Vidrine G. J., Vidrine M. F., Vidrine D. J., E. V. C., 2004. Freshwater mussels (Bivalvia: Unionidae) in the Cajun Prairie ecosystem in southwestern Louisiana. In: (ed.), Proceedings of the North American Prairie conferences. University of Nebraska-Lincoln, University of Nebraska-Lincoln:

65. Zaiko A., 2009. Habitat engineering role of the invasive bivalve *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) in the boreal lagoon ecosystem. Doctoral dissertation. Klaipėda University: 135 p.
66. Zaiko A., Olenin S., 2006, *Dreissena polymorpha* factsheet. DAISY project,
67. Zalizniak L., Kefford B. J., Nuggeoda D., 2009. Effects of different ionic compositions on survival and growth of *Physa acuta*. *Aquatic ecology*. Vol. 43, No. 145 - 156.
68. Zettler M. L., Zettler A., Daunys D., 2005. Bemerkenswerte süswassermollusken aus Litauen. Aufsammlungen vom September 2004. *Malakologische abhandlungen*. Vol. 23, No. 27 - 40.