

KLAIPĖDOS UNIVERSITETAS

NERIJUS NIKA

**ŠLAKIŲ *SALMO TRUTTA* L. REPRODUKCIJOS EKOLOGIJA
IR EFEKTYVUMAS MAŽAME LYGUMŲ UPELYJE VAKARŲ
LIETUVOJE**

Daktaro disertacijos santrauka
Biomedicinos mokslai, ekologija ir aplinkotyra (03B),
Hidrobiologija, jūrų biologija, vandenių ekologija, limnologija (B260)

Klaipėda, 2011

Disertacija rengta 2005 – 2010 metais Klaipėdos universitete.

Mokslinis vadovas:

dr. Tomas Virbickas (Gamtos tyrimų centro Ekologijos institutas, biomedicinos mokslai, ekologija ir aplinkotyra – 03B).

Disertacija gimama Klaipėdos universiteto Ekologijos ir aplinkotyros mokslo krypties taryboje:

Gynimo tarybos pirmininkas:

prof. habil. dr. Sergej Olenin (Klaipėdos universitetas, Baltijos pajūrio aplinkos tyrimų ir planavimo institutas, biomedicinos mokslai, ekologija ir aplinkotyra – 03B);

Nariai:

doc. dr. Darius Daunys (Klaipėdos universitetas, Baltijos pajūrio aplinkos tyrimų ir planavimo institutas, biomedicinos mokslai, ekologija ir aplinkotyra – 03B);

doc. dr. Zita Rasuolė Gasiūnaitė (Klaipėdos universitetas, Baltijos pajūrio aplinkos tyrimų ir planavimo institutas, biomedicinos mokslai, ekologija ir aplinkotyra – 03B);

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

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

Oponentai:

dr. Georgs Kornilovs (Maisto saugos, veterinarijos ir aplinkos institutas "BIOR", Žuvų išteklių tyrimų departamentas, Latvija, biomedicinos mokslai, biologija – 01B).

dr. Saulius Stakėnas (Gamtos tyrimų centro Ekologijos institutas, biomedicinos mokslai, ekologija ir aplinkotyra – 03B);

Disertacija bus ginama viešame Ekologijos ir aplinkotyros mokslo krypties tarybos posėdyje 2011 metų vasario 25 d. 12 val. Klaipėdos universiteto Aula Magna konferencijų salėje. Adresas: Herkaus Manto 84, LT-92294, Klaipėda, Lietuva.

Disertacijos santrauka išsiuntinėta 2011 m. sausio 25 d.

Disertaciją galima peržiūrėti Klaipėdos universiteto bibliotekoje.

KLAIPĖDA UNIVERSITY

NERIJUS NIKA

**REPRODUCTIVE ECOLOGY AND SUCCESS OF SEA
TROUT *SALMO TRUTTA* L. IN A SMALL LOWLAND
STREAM OF WESTERN LITHUANIA**

Summary of doctoral dissertation

Biomedical sciences, ecology and environmental sciences area (03B)

Hydrobiology, marine biology, aquatic ecology, limnology (B260)

Klaipėda, 2011

The work was carried out in 2005 – 2010 at Klaipėda University.

Supervisor:

dr. Tomas Virbickas (Institute of Ecology of Nature Research Center, Biomedical Sciences, Ecology and Environmental Sciences – 03B)

The dissertation will be defended at the Committee of the Ecology and Environmental Sciences of Klaipėda University:

Chairman of the Defence Committee:

prof. habil. dr. Sergej Olenin (Klaipėda University, Coastal Research and Planning Institute, Biomedical Sciences, Ecology and Environmental Sciences – 03B);

Members of the Defence Committee:

doc. dr. Darius Daunys (Klaipėda University, Coastal Research and Planning Institute, Biomedical Sciences, Ecology and Environmental Sciences – 03B);

doc. dr. Zita Rasuolė Gasiūnaitė (Klaipėda University, Coastal Research and Planning Institute, Biomedical Sciences, Ecology and Environmental Sciences – 03B);

dr. Vytautas Kesminas (Institute of Ecology of Nature Research Center, Biomedical Sciences, Ecology and Environmental Sciences – 03B);

dr. Linas Ložys (Institute of Ecology of Nature Research Center, Biomedical Sciences, Ecology and Environmental Sciences – 03B).

Opponents:

dr. Georgs Kornilovs (Institute of Food Safety, Animal Health and Environment "BIOR", Fish Resources Research Department, Latvia, Biomedical Sciences, Biology – 01B).

dr. Saulius Stakėnas (Institute of Ecology of Nature Research Center, Biomedical Sciences, Ecology and Environmental Sciences – 03B);

The defence of dissertation will take place at the public meeting of the Committee of Ecology and Environmental Sciences, on 25 February 2011, at 12:00, at the Klaipėda University, Aula Magna conference room. Address: Herkaus Manto 84, LT-92294, Klaipėda, Lithuania.

The summary of the dissertation sent on 25 January 2011.

The dissertation is available at the Library of the Klaipėda University.

IVADAS

Darbo aktualumas. Reprodukcija yra kritinis lašišinių žuvų gyvenimo periodas. Visos lašišinių *Salmoninae* pošeimio žuvis kasa savo ikrus į žvirgždo lizdus upės dugne, kur jie vystosi ilgą laiką (apie pusę metų vidutinių platumų regione). Ikrai yra jautrūs inkubacinės aplinkos, kuri labai kinta upių ekosistemose, pokyčiams, ypač didėjant antropogeniniam poveikiui (Crisp, 1989, Soulsby ir kt., 2001). Neršto efektyvumas labai priklauso nuo neršto vietos pasirinkimo ir lizdo kokybės inkubacijos periodu. Žymus mirtingumas pasireiškia ikrų–lervų stadijoje (Chapman 1988; Fleming 1998; Armstrong ir kt. 2003). Kitas reikšmingas populiacijos „butelio kaklelio“ efektas stebimas ankstyvuojų kritiniu periodu, kuris prasideda mailiui išsiritus iš lizdo ir pradant egzogeninę mitybą (Elliott, 1989; Armstrong ir Nislow, 2006). Ritimosi iš lizdo laikas ir būdas reikšmingai veikia jauniklių išgyvenamumą ir augimą ankstyvuojų kritiniu periodu (Armstrong ir Nislow, 2006), o tai savo ruožtu lemia kohortos stiprumą ir apskritai – lašišinių žuvų išteklius. Kadangi šios ankstyvosios vystymosi stadijos yra ypač jautrios biotiniams ir abiotiniams veiksniams, šių stadijų tyrimai yra esminiai lašišinių žuvų populiacijos ekologijai, valdant, apsaugant ir atstatant išteklius.

Visuotinis susirūpinimas mažėjančiu lašišinių žuvų neršto efektyvumu lėmė didelio masto lašišinių žuvų reprodukcijos tyrimus (Chapman 1988, Crisp ir Carling 1989, Bjornn ir Reiser 1991, Kondolf ir Wolman 1993, Elliott 1994, Fleming 1998, Armstrong ir kt. 2003; Esteve 2005, Louhi ir kt. 2008), ir tai, neabejotinai, yra viena labiausiai ištirtų žuvų šeimų pasaulyje. Viena labiausiai šiuo aspektu ištirtų rūšių yra margasis upėtakis *Salmo trutta* L., kuri yra labai polifiletinė su labiausiai paplitusiais dviem porūšiais: sėslus margasis upėtakis *Salmo trutta fario* ir anadrominė forma – šlakis *S. trutta trutta* (Elliott, 1994). Lyginant su sėsliuoju marguoju upėtakiu, šlakių neršto ekologija yra nepakankamai ištirta. Lašišinių žuvų tyrimai, geografinė prasme, taip pat turi nemažai spragų, kadangi dauguma tyrimų buvo atlikta Šiaurės Amerikos, Skandinavijos, Jungtinės Karalystės, Prancūzijos kalnų ir aukštumų upėse. Literatūros analizė atskleidė informacijos stoką apie Pietryčių ir Rytų Baltijos regioną.

Daugelis upių Rytų Baltijos regione, kuris yra laikomas atskiru biogeografiniu regionu (pagal Bendrąją vandens politikos direktyvą), yra svarbios lašišinių žuvų reprodukcijai ir reikšmingai prisideda prie Baltijos jūros šlakių ir Atlanto lašišų išteklių. Lietuvos upėse aptinkama daug natūralių upėtakių (sėšlių ir anadrominių) populiacijų (Kesminas ir kt., 2000). Nuo 1998 metų upėse vykdoma valstybinė lašišinių žuvų populiacijų būklės monitoringo programa, ir kai kuriose svarbiausiose reprodukciniuose upėse nuolat stebimas praeivių lašišinių žuvų neršto intensyvumas. Tačiau iki šiol nebuvo atlikta lašišinių žuvų nerštaviečių tyrimų moksliniu pagrindu. Ši studija yra pirmas bandymas užpildyti šią Lietuvos upių tyrimų spragą. Plati šlakių neršto ekologijos studija, nuo neršto vietos pasirinkimo iki mailiaus išsiritimo, buvo atlikta tipiniame šlakių reprodukciniame upelyje – Blendžiauvoje. Šis upelis reprezentatyviai atspindi lašišinių žuvų neršto sąlygas visame Minijos, kuri yra laikoma etalonine šlakių upe Lietuvoje, baseine. Rezultatai taip pat gali būti reikšmingi ir kitoms lygumų tipo upėms vidutinių platumų regionuose.

Darbo tikslas – įvertinti šlakių nerštaviečių charakteristikas ir jų įtaką reprodukcijos efektyvumui tipiniame lygumų lašišiniame upelyje.

Darbo uždaviniai:

- 1) nustatyti šlakių neršto vietų pasirinkimą ir charakteristikas skirtingo erdvinio lygio buveinėse;
- 2) įvertinti šlakių „akutės“ stadijos ikrų išgyvenamumo laipsnį natūraliuose lizduose;
- 3) įvertinti mailiaus ritimosi iš lizdų efektyvumą, laiką ir būdingus bruožus;
- 4) nustatyti lizdų vidugruntinių parametrų įtaką ikrų inkubacijos efektyvumui ir mailiaus ritimuisi iš lizdo;
- 5) įvertinti jauniklių pasklidimą upelyje palikus lizdą.

Darbo naujumas. Šis darbas yra pirmas išsamus lašišinių žuvų reprodukcijos ekologijos Pietryčių ir Rytų Baltijos regione aprašymas. Taip pat tai yra vienas pirmųjų visas pagrindines stadijas intergruojančių šlakių reprodukcijos ekologijos tyrimų lygumų upėse. Šlakių lizdų perkasimas pavasarį neršiančių nęgių buvo pirmą kartą aprašytas kaip ekologinis veiksnys, galintis turėti poveikį neišsiritusiam arba besiritančiam lašišinių žuvų mailiui. Pirmą kartą besiritančio iš lizdo mailiaus būklei įvertinti pritaikyta RNR:DNR santykio analizė.

Mokslinė ir praktinė rezultatų reikšmė. Tyrimų rezultatai prisideda prie sudėtingos lašišinių žuvų ankstyvųjų gyvenimo stadijų ekologijos ir lašišinių upių ekosistemų funkcionavimo supratimo. Rezultatai gali būti svarbūs vystant lašišinių upių tyrimų kryptis ateityje, atkreipiant dėmesį į reikšmingą gruntinio vandens poveikį reprodukcijai, ypač upėse su žymiu gruntinio vandens maitinimu. Lašišinių žuvų neršto sąlygų tyrimų rezultatai turi didelę pritaikomąją reikšmę. Informacija apie natūralių nerštaviečių struktūrą ir funkcionavimą yra esminė upių atstatymo projektams, kuriuose ypatingas dėmesys skiriamas vagos kompleksiško ir nerštaviečių atstatymui.

Ginamieji teiginiai

1. Šlakių neršto vietos pasirinkimas Blendžiaivos upelyje turėjo specifinius bruožus upelio, geomorfologinių vagos vienetų bei mikrobuveinės mastais, ir susijęs su optimaliomis sąlygomis ikrų išgyvenimui.
2. Vertikalusis hidraulinis gradientas yra svarbus veiksnys, lemiantis neršto mikrobuveinės pasirinkimą bei veikiantis lizdo vidugruntinio vandens fiziko-chemines charakteristikas.
3. Gruntinio vandens iškrova reikšmingai neigiamai veikia ikrų inkubaciją ir mailiaus ritimą iš lizdo.
4. „Akutės“ stadijos ikrų išgyvenamumas iki mailiaus yra neigiamai veikiamas smulkiųjų sedimentų kiekio nerštininiame substrate,

tačiau išgyvenamumas išlieka žymus ir esant dideliems sedimentacijos mastams.

5. Mailiaus ritimosi iš lizdo periodo pabaiga yra kritinis momentas žuvų kūno somatinei būklei.
6. Nėgių reproduktoriai pavasarį reikšmingai perkasa lašišinių žuvų lizdus ir gali turėti poveikį lašišinių žuvų ankstyvosioms vystymosi stadijoms.
7. Jauniklių pasiskirstymas upelyje yra susijęs su artima gimtosios nerštavietės aplinka, bet pasklidimo mastas didėja, mažėjant tinkamų buveinių jaunikliams prieinamumui.

Darbo rezultatų aprobacija ir publikacijos. Šio darbo rezultatai buvo pristatyti 7 tarptautinėse ir 2 šalies konferencijose ir seminaruose: 2-oji ir 3-ioji regioninės studentų konferencijos – „Bioįvairovė ir vandens ekosistemų funkcionavimas Baltijos jūros regione“, 2006 m. spalio, Klaipėda; 2008 m. spalio, Juodkrantė; Šiaurės šalių doktorantų seminaras dėl *Salmo salar* ir *Salmo trutta* tyrimų (NoWPas), 2007 m. kovo 22–25d., Jyväskylä, Suomija; 12-asis Europos ichtiologijos kongresas, 2007 m. rugsėjo 9–13d., Cavtat (Dubrovnik), Kroatija; Europos doktorantų seminaras dėl *Salmo salar* ir *Salmo trutta* tyrimų (NoWPas), 2008 m. vasario 14–17d., Roskilde, Danija; NoWPas seminaras, 2009 m. kovo 19–22 d., Southampton, Anglija; 13-asis Europos ichtiologijos kongresas, 2009 m. rugsėjo 6–12 d., Klaipėda, Lietuva; Nacionalinė jaunųjų hidroekologų konferencija, 2005 m. spalio, Anykščiai; ir 2007 spalio, Molėtai. Disertacijos tema paskelbtos dvi mokslinės publikacijos (viena iš jų spaudoje).

Disertacijos struktūra ir apimtis. Disertaciją sudaro 7 skyriai: *Įvadas, Literatūros apžvalga, Tyrimų vietos aprašymas, Medžiaga ir metodai, Rezultatai, Rezultatų aptarimas, Išvados*, bei *Literatūros sąrašas*. Disertacijos medžiaga ir rezultatai pateikti 136 puslapiuose, 36 paveiksluose ir 15 lentelių. Disertacijoje paminėta 213 literatūros šaltinių. Disertacija parengta anglų kalba.

Padėkos.

Dėkoju savo darbo vadovui dr. Tomui Virbickui už suteiktą laisvę pačiam laisvai rinktis tyrimų objektus ir idėjas, už pasitikėjimą ir supratingumą, bei galimybę išmokti taikyti nukleorūgščių santykio metodą. Ilgalaikiai ir intensyvūs tyrimai būtų buvę neįmanomi be Stonkų šeimos man suteiktos galimybės gyventi šalia tyrimų upelio. Už ilgalaikę šiltą viešnągę nuostabioje sodyboje ir visokeriopą pagalbą reiškių didžiausią padėką Stonkų ir Matulių šeimoms. Esu labai dėkingas savo tėvams ir dėdei Arvydai už kantrybę gaminant ir remontuojant didžiąją dalį tyrimų įrangos.

Noriu nuoširdžiai padėkoti daugybei žmonių, įnešusiems indėlį į mano darbą: kolegoms ir draugams Tomui Ruginiui, Kasparui Bagdonui, Kęstučiui Matiukui, Antanui Kontautui, Antanui Kubiliui, Antanui Mikuckiui, Ignui Kazlauskui, Pavelui Kulikovui už norą ir ryžtą padėti lauko darbuose nesibaiminant ledinio vandens; Jonui Dygliui už vertingas žinias ir pagalbą surenkant ir prižiūrint eksperimentinius šlakių ikrus; Antanui Vazniui ir Rolandui Morkūnui už šlakių ikrus eksperimentui; Artūriui Zaiko ir „Garant“ kolektyvui už tyrimų įrangos gamybą ir remontą; Elenai Gorokhovai ir Hedvig Hogfors už suteiktą galimybę pasinaudoti laboratorija ir pagalbą atliekant RNR:DNR analizę, Petrui Rupšiiui už eksperimentinių ikru dėžučių įterpimo vamzdžių gamybą; Večiaslavui Jurkinui už žemėlapius ir GIS informaciją; Janinai Baršienei už paskolintą Diuaro indą; AAA Jūrinių tyrimų departamento direktoriui Algirdui Stankevičiui ir kitiems darbuotojams už suteiktą galimybę pasinaudoti automatine grunto kratykle ir -80° šaldikliu, už hidrocheminių parametrų matuoklių interkalibraciją; Jukka'ui ir John'ui už gausybę reikalingų straipsnių kopijų; Mindaugui Žiliui už vandens mėginių nitratų analizę; Jūratei Lesutienei už suteiktą idėją ir padrašinimą mano darbe panaudoti nukleorūgščių santykio analizę. Atskirai noriu padėkoti Antanui Kontautui už visą mano ichtiologinę karjerą Klaipėdos universitete.

Dariui Dauniui ir Sauliui Stakėnui dėkoju už šio darbo juodraščio skaitymą, kalbos pataisymą ir vertingas dalykines pastabas. Nuoširdžiai dėkoju KU Mokslo skyriui, ypač Vitai Jušienei už pagalbą

rengiantis gynomui; doktorantūros komisijos pirmininkui prof. habil. dr. Sergejui Oleninui, Zitai Gasiūnaitei ir kitiems komisijos nariams už pagalbą, pasitikėjimą ir palaikymą; taip pat visiems kolegoms ir bendramoksliams doktorantams už draugišką mokslinę atmosferą ir palaikymą visų mano studijų metu.

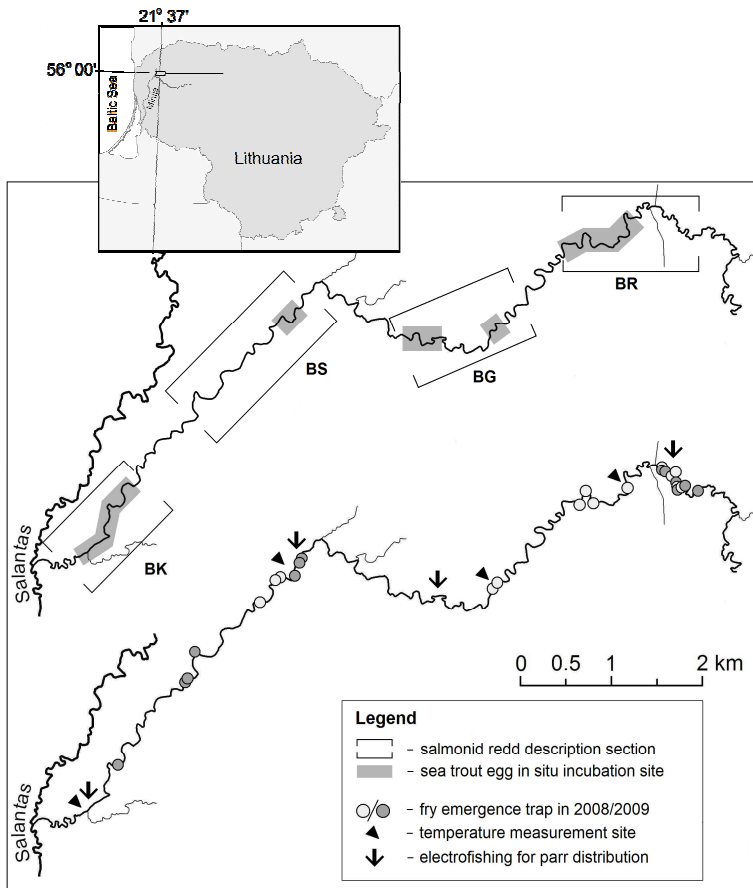
Ir galiausiai pačią didžiausią savo padėką reiškiu žmonai Nijolei už jos supratingumą, nepamatuojamą kantrybę ir mano ilgalaikių nebuvimų namuose toleravimą. Esu labai dėkingas už pagalbą ir nuotaikos praskaidrinimą prie upės, bei tvarkant duomenis. Jos visapusiškas palaikymas, rūpestis ir meilė visus šiuos studijų metus padėjo man tęsti ir pabaigti šį darbą. Šią disertaciją skiriu savo mylimai žmonai.

Darbe buvo panaudoti Lietuvos hidrometeorologijos tarnybos Minijos debito duomenys.

Finansinė parama rengiant darbą buvo suteikta Baltijos pajūrio tyrimų ir planavimo instituto, Šiaurės šalių fondo *Nordic Marine Academy* ir Lietuvos mokslo tarybos.

MEDŽIAGA IR METODAI

Tyrimai buvo atlikti mažame Vakarų Lietuvos lygumų upelyje – Blendžiavoje. Tai 29,2 km ilgio, 85,6 km² baseino ploto ir 0,33% vidutinio išilginio nuolydžio trečios eilės Salanto intakas (Minijos baseinas) (Gailiušis ir kt., 2001). Tai tipinis lašišinis upelis, turintis gausią šlakio *Salmo trutta* L. populiaciją. Remiantis daugiamečiais monitoringo duomenimis (1998–2010 m.), *S. trutta* populiacijos tankis čia kinta nuo 10,0 iki 84,8 ind./100 m² (vidurkis±SN – 32,0±18,9) ir yra vienas didžiausių Lietuvos upėse (Kesminas ir kt., 2000; Kontautas ir kt., 2010). Šlakių nerštaviečių tyrimai buvo vykdyti dviejų neršto sezonų metu: 2007/2008 ir 2008/2009 metais; keturiose pagrindinėse upės atkarpose: BR, BG, BS ir BK, pavadintose pagal artimiausią kaimą (BK – Blendžiava ties Kūlsodžiu; BS – ties Skaudaliais; BG – ties Gaivališke ir BR – ties Requete) (1 pav.).



1 pav. Tyrimų vietų pasikirstymo Blendžiavos upėje 2008 ir 2009 metais, žemėlapis.

Fig. 2. The map of study sites distribution in 2008 and 2009. The four principal stream sections were investigated, which are named according to nearby village: BK – Blendžiava at Kūlsodis; BS – at Skaudaliai; BG – at Gaivališke; and BR – at Reketė. Within these sections were accomplished salmonid redd counts and description; sea trout egg survival experiments; fry emergence study; and juvenile’s electrofishing for dispersal evaluation.

Neršto vietų aprašymas. Nerštavietės kiekviename tyrimų ruože buvo įvertintos priskiriant jas vienam iš geomorfologinių vagos tipų (rėva, sraunuma, sekli ramuma, duobė ir rėvos-duobės tranzitinė zona) ir aprašant jų charakteristikas. Nerštinių lizdų hidraulinės charakteristikos (15 cm substrato gylyje), kaip substrato hidraulinis laidumas (cm val.^{-1}) ir vertikalusis hidraulinis gradientas (VHG), buvo matuojamos modifikuotu Terhune Mark V slėgimo vamzdžiu pagal Barnard ir McBain (1994) bei Baxter ir kt. (2003) metodikas. VHG yra bedimensinis dydis, kurio neigiamą reikšmę rodo paviršinio upelio vandens infiltraciją į dugno gruntą, o teigiama reikšmė rodo vidugruntinio vandens iškrovą į substrato paviršių. Kiekvienoje hidraulinių matavimų vietoje buvo įvertintos ir vidugruntinio vandens charakteristikos: ištirpusio deguonies kiekis (DO , mg l^{-1}), temperatūra (temp), elektrinis laidumas (CND , $\mu\text{S cm}^{-1}$) ir pH.

Gruntinio vandens analizei naudoti ΔCND ($\text{CND}_{\text{porinio vandens}} - \text{CND}_{\text{paviršiaus}}$) ir Δtemp ($\text{temp}_{\text{porinio vandens}} - \text{temp}_{\text{paviršiaus}}$) parametrai. Pagal deguonies koncentracijas, išmatuotas slėgimo vamzdžio viduje ir išorėje, buvo apskaičiuotos porinio vandens „santykinis deguonies prisotinimas“ (RDOS , %) = $\text{DO}_{\text{porinio vandens}} * 100 / \text{DO}_{\text{paviršiaus}}$.

Lizdo substrato mėginiai buvo rinkti pasibaigus mailiaus ritimosi iš lizdų periodui, todėl atspindi sumines ikrų inkubacijos sąlygas. Substrato mėginiai rinkti McNeil tipo gruntotraukiu iš 18 ± 2 cm gylio. Atlikta granulimetrinė mėginių analizė ir apskaičiuoti standartiniai substrato struktūros ir kokybės rodikliai: medianinis diametras D_{50} (mm), vidutinis geometrinis diametras d_g (mm), rūšiuotumo koeficientas S_o , Fredle indeksas F_i , smulkiosios frakcijos (<2 mm ir <0,063) dalis mėginyje (%).

Šlakių ikrų išgyvenamumo *in situ* eksperimentas. Siekiant įvertinti, kokią įtaką naudojamos nerštavietės turi ikrų inkubacijos efektyvumui, buvo atliktas inkubacijos natūraliuose šlakių lizduose eksperimentas. Ikrai inkubuoti eksperimentinėse dėžutėse, kuriose vertintas išgyvenamumas (%) nuo „akutės“ stadijos ikro iki mailiaus ritimosi iš lizdo stadijos.

Mailiaus ritimosi iš natūralių lizdų tyrimas. 2008 ir 2009 metų pavasarį buvo įvertinti mailiaus ritimosi laikas bei dinamika, gaudant

išsiritusių mailių specializuotomis gaudyklėmis (Porter 1973; Dumas ir Marty 2006). Buvo atliekama kasdieninė gaudyklių patikra, ir nustatytas detalus mailiaus ritimosi iš lizdų periodas. Dalis mailiaus mėginių buvo paimta į laboratoriją morfologinei analizei. Išmatuotas mailiaus kūno ilgis (L_T , mm), šlapias (WW_T , mg) ir sausas (DW_T , mg) kūno svoris; apskaičiuotas Fultono kūno būklės koeficientas $K = WW_T * 100 / L_T^3$, nustatytas trynio likutis (% šlapio svorio) ir maitinimosi būklė.

Šioje studijoje naujai panaudotas nukleorūgščių RNR:DNR santykio metodas, siekiant nustatyti išsiritusio šlakių mailiaus kūno somatinę būklę. RNR:DNR santykio analizė mailiaus raumenyse buvo atlikta Stokholmo universiteto Sistemų ekologijos laboratorijoje, kiekybiškai įvertinant nukleorūgščių koncentraciją fluorimetriniu metodu (Gorokhova, 2005).

Jauniklių pasklidimo nuo nerštaviečių vertinimas. 2009 metų birželį, praėjus vienam mėnesiui nuo mailiaus ritimosi pabaigos, 0+ amžiaus jaunikliai buvo gaudomi elektros žūklės metodu 200–700 m ilgio tyrimų ruožuose (1 pav.). Jauniklių pasklidimo mastas buvo vertinamas kaip individų gausumas 20 m ilgio sekcijose, išsidėsčiusiose nuo artimiausio žinomo lizdo.

Nėgių ir šlakių reprodukcinės sąveikos studija. 2008 ir 2009 metų pavasarį buvo vykdyta speciali studija, siekiant nustatyti pavasarį neršiančių upinių ir mažųjų nėgių potencialą perkasti laišišinių žuvų lizdus simpatrinėmis sąlygomis. Tyrimų metu įvertinta, kaip šlakių lizdų charakteristikos persidengia su *Lampetra* genties nėgių nerštaviečių reikalavimais. Analogiškai, kaip ir šlakių mailiaus ritimosi vertinimas, buvo nustatytas nėgių rūšių neršto laikas, siekiant patikrinti hipotezę dėl šitų reprodukcinų procesų persidengimo.

Statistinė duomenų analizė. Vidutinės šlakių nerštaviečių charakteristikos, lizdų substrato struktūros, hidraulinės ir vidugruntinio vandens fizikocheminės charakteristikos, ikrų išgyvenamumo laipsnis buvo lyginami tarp keturių pagrindinių tyrimų ruožų ir tarp pagrindinių geomorfologinių vagos tipų. Priklausomybei tarp skirtingų charakteristikų nustatyti buvo naudojami visi įmanomi duomenys. Prieš analizę buvo patikrinta, kaip duomenys atitinka

normalumo ir dispersijų homogeniškumo sąlygas. Kai sąlygos buvo netenkinamos, duomenys buvo $\log(x)$ transformuojami. Analizei buvo naudoti standartiniai statistiniai parametriniai ir neparametriniai metodai: vienfaktorinė ir dvifaktorinė dispersinė analizė ANOVA, Stjudento t testas nepriklausomoms imtims, Pearson'o tiesinės koreliacijos, paprastos ir daugialypės tiesinės regresijos analizės, neparametriniai Kruskal-Wallis ir Mann-Whitney testai. Daugiamatės statistikos metodai buvo taikomi faktorių tarpusavio priklausomybei nustatyti (PCA) ir mailiaus ritimosi iš lizdo parametrams susieti su aplinkos veiksniais (RDA).

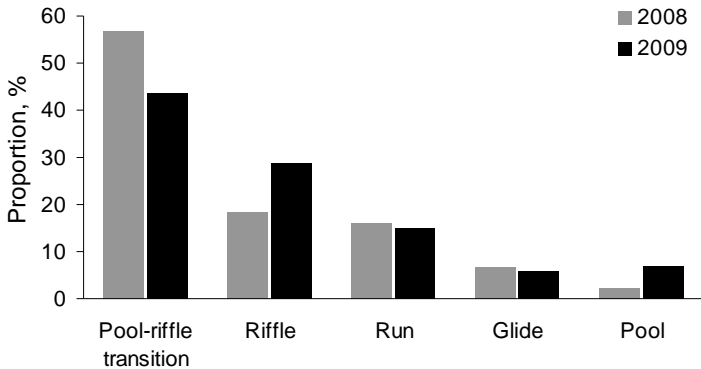
REZULTATAI

Šlakių nerštaviečių pasirinkimas ir charakteristikos.

Gausiausiai šlakių nerštaviečių buvo BR aukštupio tyrimų ruože, o didžiausiu potencialių nerštaviečių kiekiu pasižymintame BK žemupio tyrimų ruože neršto lizdų tankis buvo nedidelis.

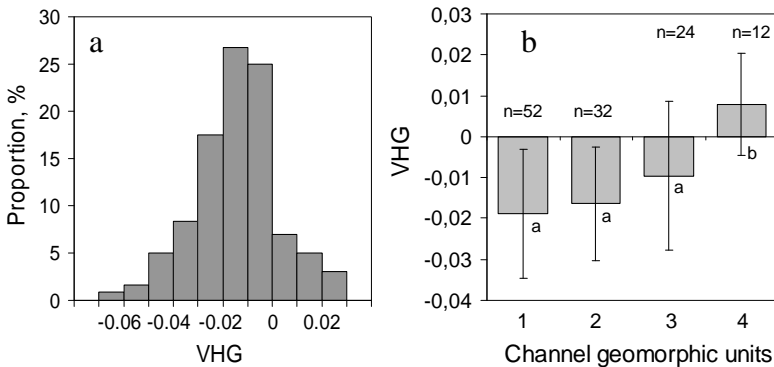
Vertinant neršto vietų pasiskirstymą tarp skirtingų geomorfologinių vagos tipų taip pat nustatytas neproporcingas jų pasirinkimas. Daugiausiai (44–57 %) nerštinių lizdų buvo randama tranzitinėse duobės-rėvos zonose (2 pav.), kai tokio tipo ruožai yra rečiausi upės ilgio atžvilgiu. Intensyviausiai nerštui naudojami rėvų ruožai pasižymėjo tinkamiausiomis neršto (didžiausias kiekis tinkamo žvirgždo) ir vidugruntinėmis ikų inkubacijos sąlygomis.

Neigiamo nuolydžio dugno profilis duobės-rėvos tranzitinėse zonose lemia dominuojančias paviršinio upelio vandens infiltracijos į dugno gruntą sąlygas (neigiamas vertikalusis hidraulinis gradientas) (3a pav.). Neigiamas VHG dominavo intensyviausiai šlakių naudojamose buveinėse (rėvose ir duobės-rėvos zonose – 92–94 %) ir buvo vidutiniškai stipriausias (3b pav.). Šlakių retai naudotose duobės tipo buveinėse (duobės ir seklios ramumos geomorfologiniai vagos tipai toliau buvo analizuojami bendrai) dominavo (75 %) vidugruntinio vandens iškrova (teigiamas VHG) (vienfaktorinė ANOVA, d.f.=3, $P < 0,001$) (3b pav.).



2 pav. Neršto lizdų pasiskirstymas tarp skirtingų geomorfologinių vagos tipų 2008 m. ($n=41$) ir 2009 m. ($n=87$), kur pool-riffle transition – duobės-rėvos tranzitinė zona; riffle – rėva; run – sraunuma; glide – sekli ramuma; pool – duobė.

Fig. 2. Distribution of spawning redds in different stream channel geomorphic units in Blendžiava Stream in 2008 ($n=41$) and 2009 ($n=87$).



3 pav. Šlakių lizdų vidutinio vertikaliojo hidraulinio gradiento (VHG) pasiskirstymas ($n=120$) (a); ir vidutinis ($\pm SN$) šlakių lizdų VHG, esančių skirtingo tipo buveinėse: 1 – duobės-rėvos tranzitinė zona; 2 – rėva; 3 – sraunuma; 4 – duobė. Skirtingos raidės žymi statistiškai reikšmingai skirtingas grupes (Tukey's HSD post hoc daugkartinių lyginimų kriterijus, $P < 0,05$).

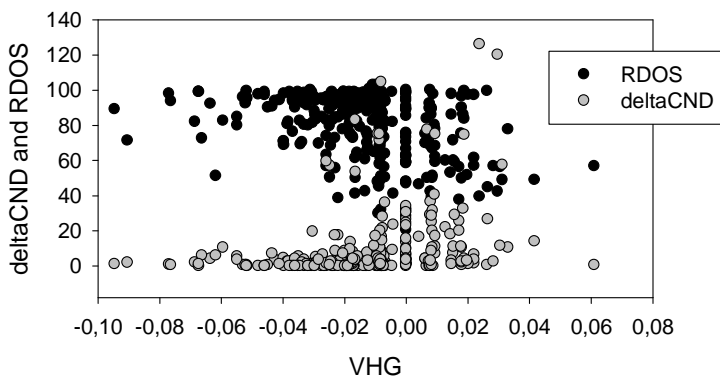
Fig. 3. Frequency distribution of redd's average vertical hydraulic gradient (VHG) ($n=120$) (a); and mean ($\pm SD$) VHG of redds in different channel geomorphic units (CGU): 1 – pool-riffle transition; 2 – riffle; 3 – run; 4 – glide and pool (pooled) (b). Different letters in (b) denote statistically significant difference at $P < 0.05$ (Tukey's HSD post hoc test).

Vidugruntinio vandens iškrovos vietose buvo nustatytas statistiškai reikšmingas visų fizikocheminių porinio vandens charakteristikų skirtumas nuo paviršinio vandens infiltracijos į gruntą vietų (Mann-Whitney U testas, d.f.=317, $P < 0,001$ visiems parametrams) (1 lentelė). Vidugruntinio vandens iškrovos vietose porinis vanduo buvo mažiau prisotintas deguonimi, šaltesnis ir didesnio elektrinio laidumo, o tai rodo, kad teigiamo VHG vietose paprastai išsikrauna didesnės mineralizacijos ir hipoksiniškas gruntinis vanduo (4 pav.), sukurdamas nepalankias inkubacines sąlygas. Stipresnio neigiamo VHG poveikyje lizde dominuoja normoksiniškas paviršinis upelio vanduo ($RDOS > 80\%$ ir $\Delta CND \sim 0$) (4 pav.).

1 lentelė. Šlakių lizdų porinio vandens fizikocheminės charakteristikos (vidurkis $\pm SN$) (ištirpusio deguonies koncentracija (DO), $mg\ l^{-1}$; porinio vandens santykinis deguonies prisotinimas ($RDOS$), %; skirtumas tarp porinio ir paviršinio vandens elektrinio laidumo (ΔCND) ir temperatūros ($\Delta temp$)), paviršinio vandens skverbimosi į gruntą (downwelling) ir vidugruntinio vandens iškrovos (upwelling) vietose ($n=318$).

Table 1. The comparison of physicochemical parameters of interstitial water samples (dissolved oxygen concentration (DO), $mg\ l^{-1}$; relative DO saturation of interstitial to surface water ($RDOS$), %; intrerstitial to surface water difference in electric conductivity (ΔCND) and temperature ($\Delta temp$)) from the downwelling and upwelling (0 and positive VHG) sites. Data from all individual measuring occasions included ($n=318$).

VHG	DO	RDOS	ΔCND	$\Delta temp$
Downwelling (-)	8,0 \pm 1,7	84,4 \pm 15,4	5,7 \pm 13,8	0,2 \pm 0,2
Upwelling (0 and +)	6,1 \pm 2,1	67,9 \pm 21,8	15,5 \pm 23,2	0,6 \pm 1,0



4 pav. RDOS ir Δ CND reikšmių išsibarstymas vertikaliojo hidraulinio gradiento (VHG) atžvilgiu.

Fig. 4. Scatterplot of RDOS and Δ CND versus vertical hydraulic gradient (VHG).

Lizdo hidrauliniams ir porinio vandens fizikocheminiams parametrarns taikyta pagrindinių komponentų analizė (PCA) parodė, kad porinio vandens deguonies santykinis prisotinimas neigiamai koreliuoja su VHG, Δ CND ir Δ temp, bet nepriklauso nuo substrato hidraulinio pralaidumo ($P > 0,05$).

Bendras vidutinis lizdų substrato pralaidumas buvo 3143 ± 2942 cm h^{-1} ($100\text{--}19206$ cm h^{-1} , $n=120$), ir reikšmingai nesiskyrė nei tarp tarp dviejų tyrimų metų, nei tarp skirtingų tyrimų ruožų, nei tarp skirtingų vagos geomorfologinių tipų ($P > 0,05$).

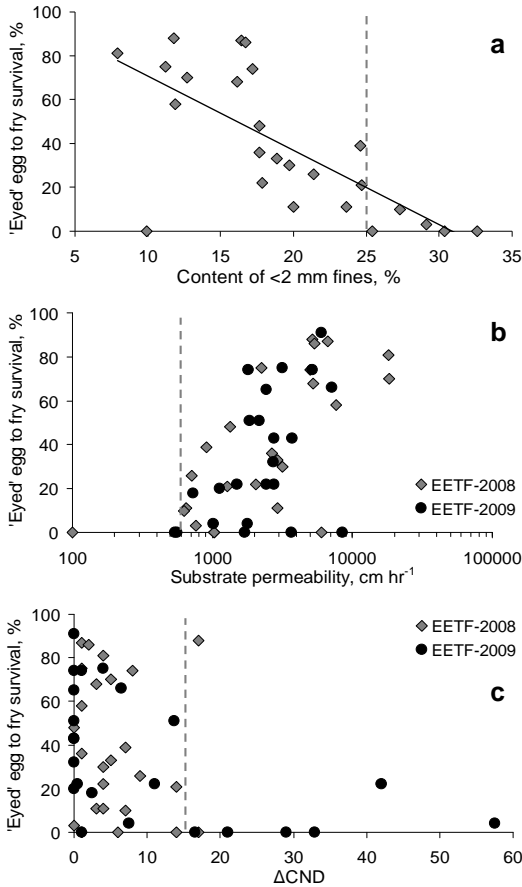
Nerštinio substrato struktūros analizei panaudotas 51 grunto mėginys iš 37 lizdų, tirtų 2008 metais. Vidutinės standartinių nerštinio substrato kokybės rodiklių reikšmės pateiktos 2 lentelėje. Nė vienas substrato struktūros rodiklis nesiskyrė nei tarp skirtingų tyrimo ruožų (2 lentelė); nei tarp skirtingų geomorfologinių vagos tipų (į analizę neįtraukiant duobės tipo, nes iš šio tipo buvo tik vienas mėginys) (vienfaktorinė ANOVA, $P > 0,05$ visiems rodikliams).

2 lentelė. 2008 metų šlakių lizdų substrato struktūros vidutiniai (\pm SD) rodikliai (vidutinis geometrinis diametras d_g , medianinis diametras D_{50} , rūšiavimo koeficientas S_o , Fredle indeksas F_i , smulkiosios frakcijos (<2 mm ir $<0,063$ mm) dalis mėginyje) skirtinguose tyrimų ruožuose.

Table 4. Mean (\pm SD) redd substrate characteristics (mean geometric diameter d_g , median diameter D_{50} , sorting coefficient S_o , Fredle index F_i , content of fines (<2 mm ir $<0,063$ mm) in a sample) in different study sections, determined from spring 2008 samples. Range of measured values is given in parentheses.

	BK	BS	BG	BR	Total
n	7	3	10	17	37
d_g , mm	7,8 \pm 2,2	9,4 \pm 1,6	10,2 \pm 4,0	11,0 \pm 3,9	10,0 \pm 3,6 (3,9-19,2)
D_{50} , mm	12,1 \pm 2,8	14,1 \pm 3,0	15,6 \pm 6,4	16,1 \pm 5,5	15,0 \pm 5,3 (6,5-29,5)
S_o	3,2 \pm 0,7	3,1 \pm 0,8	3,0 \pm 0,7	2,8 \pm 0,6	3,0 \pm 0,7 (1,9-4,4)
F_i	2,7 \pm 1,1	3,1 \pm 1,1	3,7 \pm 2,1	4,3 \pm 2,2	3,7 \pm 2,0 (0,9-9,0)
Fines %:					
<2mm	22,8 \pm 5,9	20,0 \pm 4,9	19,9 \pm 6,7	17,6 \pm 6,6	19,4 \pm 6,4 (7,9-31,8)
<0,063mm	0,25 \pm 0,22	0,12 \pm 0,09	0,27 \pm 0,26	0,21 \pm 0,17	0,23 \pm 0,20 (0,05-0,87)

Nerštinių lizdų substrato kokybė buvo prasta 2008 metais, smulkiajai <2 mm frakcijai mėginyje siekiant labai didelius kiekius (>15 % laikoma kritiniu laišinių žuvų išgyvenimui (Louhi ir kt. 2008)). Pagrindiniai substrato rodikliai (po logaritminės transformacijos) stipriai priklausė nuo smėlio (<2 mm) dalies mėginyje ($r>0,8$, $P<0,001$). Su <2 mm frakcijos kiekiu stipriai koreliavo substrato hidraulinis pralaidumas ($\log(x)$ transformuoti duomenys, $r=-0,767$, $P<0,01$), todėl hidraulinis substrato pralaidumas darbe yra naudojamas kaip substrato struktūros apytikslis įvertis.



5 pav. Ikrų išgyvenamumas nuo „akutės“ stadijos iki mailiaus priklausomai nuo smulkiosios frakcijos (<2 mm) kiekio 2008 metais (a); substrato hidraulinio pralaidumo (b); ir gruntinio vandens iškrovo stiprumo (ΔCND) (c) 2008 ir 2009. Punktyrinė linija žymi kritinę parametro reikšmę ikrų išgyvenimui.

Fig. 5. 'Eyed' egg to fry survival in relation to content of <2 mm fines (data of 2008) (a); to substrate permeability (b); and groundwater upwelling (ΔCND) (c) in 2008 and 2009. Dashed lines indicate critical (lethal) limit of redd environmental parameters to egg survival.

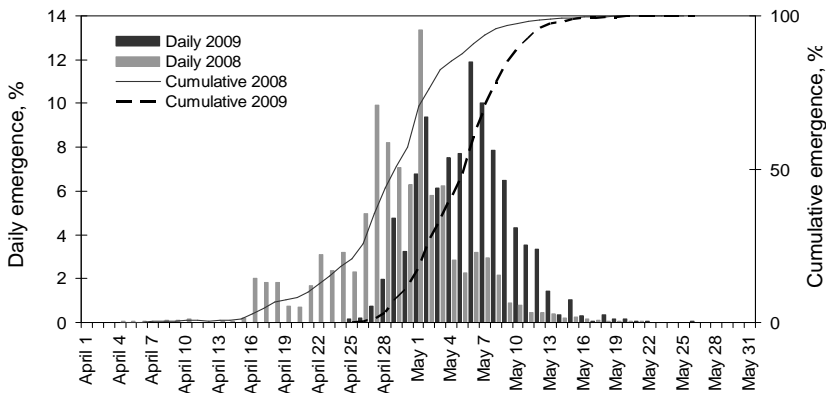
Šlakų ikrų išgyvenamumas nuo „akutės“ stadijos iki mailiaus. 2008 metais nuo „akutės“ stadijos pradžios iki ritimuisi pasiruošusio mailiaus (EETF-2008) išgyveno vidutiniškai (\pm SN) $35,5\pm 30,4$ % ikrų (nuo 0 iki 88 %, $n=23$). 2009 metais (EETF-2009) išgyvenamumas nuo „akutės“ stadijos pabaigos iki išsiritusio mailiaus buvo $33,8\pm 29,6$ % (nuo 0 iki 91 %, $n=23$). Dėl skirtingo eksperimentinių ikrų išsivystymo laipsnio eksperimento pradžioje ir pabaigoje dviejų metų rezultatai negali būti lyginami tarpusavyje tiesiogiai. Didžiausias ikrų išgyvenimas abejais metais buvo stebėtas BR tyrimų ruože, tačiau statistiškai reikšmingo skirtumo tarp tyrimų ruožų nenustatyta (vienfaktorinė ANOVA, $P > 0,05$).

Kad nustatyti eksperimentinių ikrų išgyvenamumo priklausomybę nuo aplinkos faktorių, buvo taikyta daugialypė regresinė analizė atskirai EETF-2008 ir $\log(x+1)$ transformuotiems EETF-2009 išgyvenamumo duomenims. Substrato pralaidumas, smulkiosios frakcijos < 2 mm dalis mėginyje, VHG, RDOS ir gruntinio vandens poveikis (Δ CND) paaiškino 60% EETF-2008 išgyvenamumo variacijos ($P < 0,001$, $n=25$). Smulkiosios frakcijos (< 2 mm) dalis mėginyje buvo pagrindinis veiksnys, neigiamai veikiantis ikrų išgyvenamumą nuo „akutės“ stadijos iki mailiaus ($R^2=0,50$, $P < 0,001$) (5a pav.), tačiau pakankamas išgyvenamumas buvo užfiksuotas prie aukštų sedimentų kiekių (5a pav.).

Substrato pralaidumas, VHG, RDOS ir Δ CND paaiškino 73% $\log((EETF-2009)+1)$ išgyvenamumo ($P < 0,05$, $n=23$). Santykinis porinio vandens prisotinimas deguonimi (RDOS) buvo vienintelis statistiškai patikimas kintamasis modelyje, teigiamai veikiantis ikrų išgyvenimą ($R^2=0,698$, $P < 0,001$). Tuo tarpu RDOS stipriai neigiamai koreliavo su gruntinio vandens iškrova (Δ CND) ($r=-0,73$, $P < 0,001$, $n=23$).

Mailiaus ritimosi iš lizdo ypatumai. 2008 metais 14-oje gaudyklių iš viso buvo sugauta 4124 mailiaus individai (nuo 3 iki 1429 individų lizde); 2009 metais bendras sugavimas buvo 3006 individai (nuo 1 iki 933 individų lizde). Vidutinė apskaičiuota mailiaus išeiga (\pm SE) iš vieno šlakio lizdo Blendžiavoje buvo 299 ± 71 individai.

Bendras mailiaus ritimosi periodas buvo labai ilgas 2008 metais – prasidėjęs balandžio 4 d. ir pasibaigęs gegužės 25 d., truko 52 dienas. Vidutinė ritimosi trukmė atskirame lizde buvo 29 ± 8 dienos (16–41). 2009 metais ritimas prasidėjo žymiai vėliau, buvo trumpesnis (32 dienos) ir labiau koncentruotas (vidutiniškai iš lizdo ritosi 20 ± 6 dienas) (Mann-Whitney U testas, $P < 0,05$).

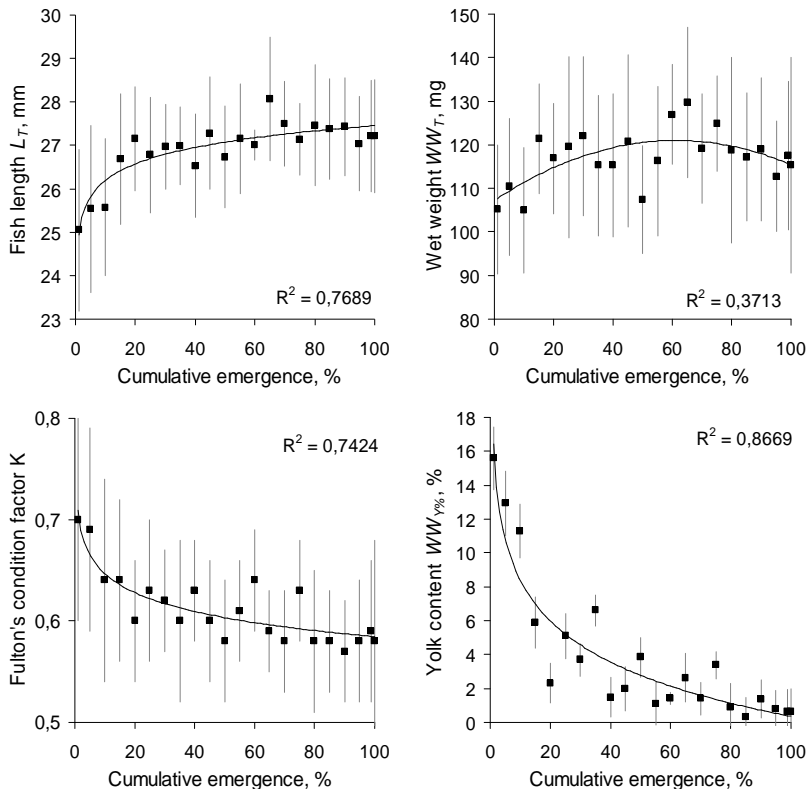


6 pav. Bendras mailiaus ritimosi iš lizdo dažnių (santykinio dienos – daily ir sukaupytasis – cumulative) pasiskirstymas 2008 ($n=14$ lizdų) ir 2009 metais ($n=12$).

Fig. 6. Generalized fry emergence relative (daily) and cumulative distribution in 2008 ($n=14$ redds) and in 2009 ($n=12$).

Vidutinis ($\pm SN$) išsiritusio iš lizdo mailiaus ilgis L_T buvo $26,9 \pm 1,5$ mm (20,3–30,9 mm); šlapias kūno svoris WW_T $116,4 \pm 17,4$ mg (60,1–171,8 mg); ir sausas svoris DW_T $19,7 \pm 3,0$ mg (8,7–28,6 mg) (abejų metų, visi lizdai, $n=1068$). Kūno somatinės buklės Fulton'o koeficientas K buvo žemas: $0,61 \pm 0,08$ (0,34–1,07). Mailius ritosi iš lizdo, kai vidinės trynio atsargos buvo prie pabaigos arba visiškai sunaudotos ir vidutinis trynio šlapio svorio kiekis ($WW_{Y(\%)}$) buvo $3,8 \pm 6,7$ %. Morfologinių rodiklių dinamika ritimosi periodo eigoje turėjo būdingus bruožus: pirmosios (5 %) besiritančios žuvys turėjo dar santykinai daug trynio, kuris vėliau mažėja (7 pav.), ir

vėliausiai besiritančios – trynio nebeturi ir pasižymi žemiausiu kūno būklės indeksu K (7 pav.).



7 pav. Išsiritusio mailiaus kūno ilgio, bendro šlapio svorio, Fulton'o kūno būklės indekso ir trynio kiekio (%) dinamika ritimosi eigoje. Morfologinių ir būklės rodiklių vidutinės reikšmės ($\pm SD$) pateiktos 5% sukauptojo ritimosi dažnio intervalu, su papildomomis 1 ir 99% dažnių vidutinėmis reikšmėmis.

Fig. 7. The changes of emergent fry body length, total wet weight, condition factor K and yolk content in the course of emergence. Mean ($\pm SD$ as whiskers) values are plotted at the 5% intervals (with additional 1 and 99% stages) of cumulative emergence distribution.

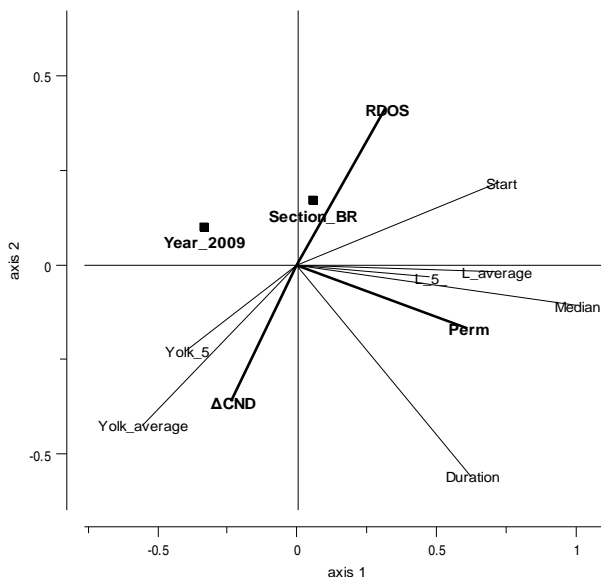
RNR:DNR santykis kaip išsiritusio mailiaus būklės rodiklis.

Hipotezė, kad vėlai besiritantis ir trynio atsargų nebeturintis mailius pradeda badauti, buvo patvirtinta pagal 2009 metais surinktų mailiaus mėginių biocheminę raumenų analizę. Paskutiniai besiritantys individai (>95 % sukauptojo ritimosi dažnio) pasižymėjo reikšmingai žemesne vidutine RNR:DNR santykio reikšme lyginant su pagrindinio ritimosi (<95 %) individais (t testas nepriklausomoms imtims, d.f.=35; P <0,05). RNR:DNR santykis atspindėjo paskutinių besiritančių individų kūno būklės suprastėjimą dėl sunaudoto trynio, kai tuo tarpu morfologiniai rodikliai to neparodė.

Aplinkos faktorių įtaka mailiaus ritimuisi iš lizdo. Ritimosi efektyvumo priklausomybė nuo lizdo vidugruntinių parametrų buvo tikrinta daugialypės regresijos pagalba. Substrato hidraulinis laidumas, vertikalusis hidraulinis gradientas, porinio vandens santykinis deguonies prisotinimas ir gruntinio vandens iškrova (ΔCND) paaiškino 57 % išsiritusio mailiaus kiekio duomenų (po logaritminės transformacijos) variacijos (P <0,001, n=26). Substrato hidraulinis laidumas bei gruntinio vandens iškrova buvo du svarbiausi veiksniai, paaiškinantys didžiąją dalį ritimosi efektyvumo variacijos. Didesnis išsiritusio mailiaus kiekis buvo susijęs su didesniu substrato hidrauliniu laidumu. Neigiamas gruntinio vandens poveikis susijęs su hipoksinėmis inkubacijos sąlygomis, bei padidėjusiu amonio kiekiu, kuris yra toksiškas besivystantiems embrionams.

Lizdo vidugruntiniai parametrai reikšmingai įtakojo ir ritimosi iš lizdo dinamiką (8 pav.). Sumažėjęs deguonies kiekis (kuris buvo stipriai susijęs su gruntinio vandens iškrova) lemia ankstyvą mailiaus ritimąsi. Anksti išsiritę mailius yra mažesnio dydžio ir su didesniu trynio maišeliu. Tuo tarpu esant normoksinėms sąlygoms mailius ritasi vėliau, kai sunaudoja trynį, optimaliu išgyvenimui laiku.

Jauniklių pasklidimas iš nerštaviečių. Dauguma jauniklių per pirmus du mėnesius po lizdo palikimo lieka arti gimtosios nerštavietės (<40 m), jei ten yra gausu jaunikliams tinkamų buveinių. Kai jaunikliams tinkamų buveinių yra mažai, jaunikliai pasklinda daug toliau (pvz. BS tyrimų ruože).

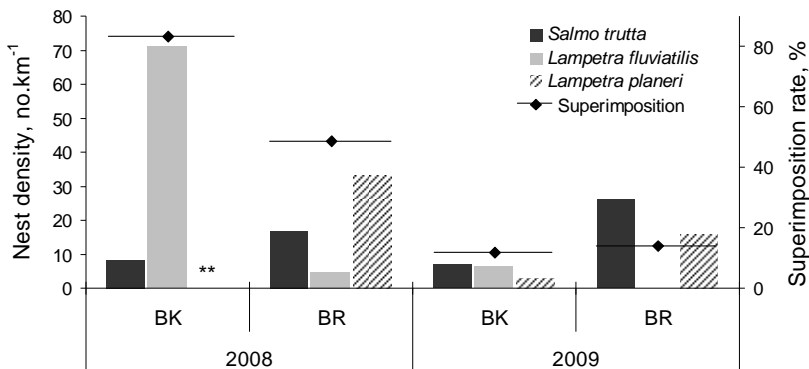


8 pav. Mailiaus ritimosi parametrų (ritimosi periodo trukmė (duration), ritimosi santykinė pradžia ir mediana pagal bendrą užfiksuotą ritimosi pradžių (start ir median), bendras ir pirmų 5% besiritančio mailiaus kūno vidutinis ilgis ir trynio kiekis (L_average, Yolk_average ir L_5 ir Yolk_5 atitinkamai) ryšiai su substrato pralaidumu (Perm), santykiniu deguonies prisotinimu (RDOS) ir ΔCND . Tyrimų ruožas ir metai naudoti kaip kategoriniai kintamieji.

Fig. 8 . RDA biplot for fry emergence characteristics (length of emergence period (duration), relative start and median of emergence, average and of first 5% emergers length and yolk sac amount (L_average, L_5, Yolk_average and Yolk_5) with redd substrate permeability (Perm), interstitial water average RDOS and ΔCND during the emergence period as explanatory variables. Study section and sampling year used as nominal explanatory variables.

Reprodukcinė sąveika tarp nęgių ir šlakių. Žemupio ruože (BK) 2008 metų pavasarį, kur upinių nęgių nerštas buvo intensyviausias, stebėtas žymus šlakių lizdų perkasimas (8 pav.). Aukštupyje ant šlakių lizdų neršė tik mažosios nęgės, panaudodamos

pusę visų šlakių lizdų. Žemo intensyvumo nėgių neršto metu šlakių lizdų perkasimo dažnis buvo nedidelis (8 pav.). Nėgių reproduktorių pažeista šlakių lizdo dalis buvo reikšmingai mažesnė mažosioms nėgėms ($3,3 \pm 1,8$ %) nei upinėms (34 ± 29 %) (Mann-Whitney U testas, d.f.=27, $P < 0,001$). Tačiau mažosios nėgės dažniausiai kasė lizdus labiausiai tikėtinose lašišinių žuvų ikrų dėčių vietose (9 pav.).

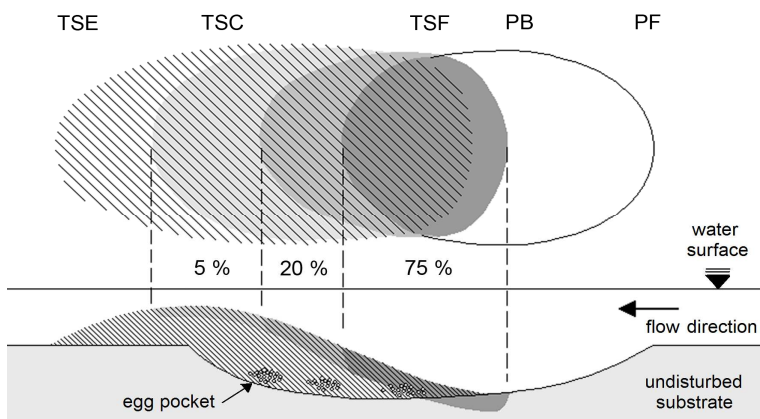


8 pav. Šlakių (*S. trutta*), upinių (*L. fluviatilis*) ir mažųjų nėgių (*L. planeri*) lizdų tankis žemupio (BK) ir aukštupio (BR) tyrimų ruožuose 2008 ir 2009 metais ir šlakių lizdų perkasimo dažnumas bendrai abiejų nėgių rūšių. ** - mažųjų nėgių tankis nebuvo nustatytas.

Fig. 8. Densities of spawning nests of sea trout (*S. trutta*), river (*L. fluviatilis*) and brook lamprey (*L. planeri*) in the downstream (BK) and upstream (BR) study sections in 2008 and 2009 and superimposition rate in a given section by both *Lampetra* species. ** – density of *L. planeri* nests was not evaluated.

Abi *Lampetra* nėgių rūšys pasižymėjo tais pačiais reikalavimais nerštavietėms kaip ir lašišinės žuvis tiek pagal geomorfologinius vagas tipus, tiek mikrobuveinės lygiu (hidraulinės, substrato charakteristikos). Nėgių reproduktoriams esminis neršto vietos pasirinkimo veiksnys yra neigiamas mikrobuveinės dugno nuolydis. Lašišinių žuvų lizdo struktūra sukuria tokią neigiamą dugno nuolydžio mikrobuveinę, kas padidina lizdo perkasimo tikimybę.

Abėjais tyrimų metais nustatytas žymus persidengimas tarp nėgių neršto ir šlakių mailiaus ritimosi periodų ir jų pikų.



9 pav. Tipiško lašišinių žuvų lizdo struktūros schema ir išilginis profilis, su pažymėtomis labiausiai tikėtinomis ikrų dėties pozicijomis (egg pocket) išilginiame profilyje (pagal Chapman (1988) ir Grost ir kt. (1991)). Tamsiai pilka spalva pažymėtas plotas su didžiausia tikimybe aptikti nėgių lizdus, mažėjant tikimybei – pilka spalva šviesėja. Vietos nustatytos pagal mažųjų nėgių lizdų santykinį pasiskirstymą (pažymėtą procentine išraiška, $n=24$) ant panaudotų šlakių lizdų 2008 ir 2009 metais Blendžiavoje.

Fig. 9. The layout of the typical sea trout redd structure in plane (top) and cross-sectional (below) view with its partitioning to the tailspill end (TSE), tailspill crest (TSC), tailspill front (TSF), pit bottom (PB) and pit front (PF) and with the most likely egg pocket sites shown (according to Chapman (1988) and Grost et al. (1991)). High probability spawning places of the brook lamprey are shown as a dark grey area with decreasing occurrence likelihood in the light grey area. These areas are defined by relative distribution (%) of *L. planeri* nest positions on sea trout redds recorded in Blendžiava Stream, in 2008 and 2009 ($n=24$).

REZULTATŲ APTARIMAS

Lašišinių žuvų patelių nerštinė elgsena yra prisitaikymų grandinė siekiant padidinti palikuonių išgyvenimą (Fleming, 1998). Patelės pasirenka lizdo statymo vietas su optimaliomis palikuonių išgyvenimui sąlygomis. Tyrimų metu buvo nustatyta, kad vertikalusis

hidraulinis gradientas (VHG) tarp upelio dugno yra vienas esminių veiksnių, apsprendžiančių neršto mikrobuveinės pasirinkimą. Paviršinio vandens infiltracija į dugno substratą buvo pagrindinė neršto vietų sąlygė (3 pav.). Tokios hidraulinės sąlygos yra esminis tranzitinių duobės-rėvos zonų bruožas, kurios buvo pirmenybinės vietos šlaklių nerštui. Šios zonos yra svarbios ir daugelio kitų lašišinių žuvų nerštui (Bjornn ir Reiser, 1991; Louhi ir kt., 2008). Tuo tarpu šlakiai vengė kasti lizdus duobės tipo vagos ruožuose, kurie, šalia tokių negiamų sąvybių kaip mažas srovės greitis ir sedimentų akumuliacija, pasižymėjo ir žymia hipoksinio gruntinio vandens iškrova. Išsikraunantis mažos deguonies koncentracijos gruntinis vanduo lėmė nepalankias inkubacines sąlygas ir reikšmingai sumažino ikrų išgyvenamumą. Vis dėlto 12% tirtų šlaklių lizdų buvo aptikti tokiuose duobės tipo vagos ruožuose. Gruntinio vandens iškrovos vietų naudojimas nerštui buvo nustatytas skirtingoms lašišinių žuvų rūšims: margiesiems upėtakiams (Hansen, 1975; Brabrand ir kt., 2002), vaivorykštiniais upėtakiams (Sowden ir Power, 1985), palijoms *Salvelinus* (Curry ir kt., 1995; Baxter ir McPhail, 1999); Ramiojo vandenyno lašišoms (Lorenz ir Eiler, 1989; Geist ir kt., 2002).

Pirmenybės teikimas gruntinio vandens iškrovos vietoms yra susijęs su palankesniu temperatūriniu režimu lizdo viduje (aukštesnė ir stabilesnė temperatūra nei upės vandens). Lizdų hidraulinių ir vandens fizikocheminių charakteristikų matavimai buvo atliekami gegužės–rugpjūčio mėnesiais, kai vandens lygis vakarų Lietuvos upėse yra žemiausias. Upės nuotėkyje tuomet dominuoja gruntinio vandens dalis (Gailiūšis ir kt., 2001) ir tai galėjo turėti įtakos pakankamai dažnam jo aptikimui tiriamų lizdų vidugruntiniame vandenyje. Vertikaliojo hidraulinio gradiento ir gruntinio vandens iškrovos sezoninė dinamika tirtame upelyje, deja, yra nežinoma, tačiau kitur buvo nustatyta, kad vertikalusis hidraulinis gradientas ir gruntinio vandens iškrova kinta priklausomai nuo upės debito (Malcolm ir kt., 2004). Šlaklių neršto metu vandens lygis upėse būna aukštas ir tokiomis hidrologinėmis sąlygomis gruntinis vanduo yra atskiedžiamas deguonimi prisotinto paviršinio vandens. Vėliau, žiemos nuosėkio metu, vandens lygis

upėse žymiai nukrinta ir tampa panašus į vasaros vandens lygį ir gruntinio vandens iškrova gali vėl suintensyvėti ir lemti ikų mirtingumo padidėjimą. Todėl tikėtina, kad šlakių patelės pakilusio vandens metu klaidingai pasirenka gruntinio vandens iškrovos vietas dėl palankesnio temperatūrinio režimo.

Gruntinio vandens svarbos pripažinimas ir jo ekologinio vaidmens supratimas pastaruoju metu vis didėja (Geist ir kt., 2002; Malcolm ir kt., 2004). Akivaizdu, kad gruntinio vandens poveikis yra kompleksinis, rūšiai specifinis ir dažnai sunkiai įvertinamas, todėl lašišinių žuvų reprodukcijos tyrimuose būtina atsižvelgti į galimą jo poveikį. Tai turėtų būti ypač svarbu upėse su žymiu gruntinio vandens maitinimu, pavyzdžiui, Rytų Lietuvoje.

Be aiškių neršto vietos pasirinkimo dėsningumų mikrobiuvinės ir vagos geomorfologinio tipo atžvilgiu, šlakių neršto pasiskirstymas taip pat turėjo būdingus bruožus ir upelio gradiento atžvilgiu. Blendžiavos upelyje didžiausia nerštinių lizdų koncentracija buvo aptinkama aukštupio ruožuose, kai tuo tarpu žemupio BK tyrimų ruože, kur potencialių nerštaviečių prieinamumas buvo didžiausias, šlakių neršto intensyvumas buvo žemas.

Tinkamo nerštinio substrato pasiskirstymas ir prieinamumas yra esminė sąlyga, apsprendžianti lašišinių žuvų neršto potencialą upėje (Armstrong ir kt., 2003). Žvirgždo substratas aiškiai dominuoja BK tyrimų ruože. Tačiau keletą pastarųjų metų tiriant upelį, šiame žemupio tyrimų ruože buvo stebėtas stipriai išreikštas dugno struktūros, vagos ir krantų nestabilumas ir erozija potvynių metu. Dugno pažeidimai reikšmingai sutampa su lašišinių žuvų ikų inkubacijos periodu ir yra potencialiai pražūtingi ikrams ir lervoms. Nerštinių lizdų nuplovimas arba užnešimas nauju sedimentų sluoksniu yra laikomas vienu svarbiausių lašišinių žuvų ankstyvąjį išgyvenimą lemiančių veiksnių (Montgomery ir kt., 1996; Peterson ir Quinn, 1996). Tuo tarpu aukštupio BR tyrimų ruožas pasižymėjo pastovia vagos struktūra ir dugno stabilumu, kas leidžia spėti apie reikšmingai mažesnę besivystančių ikų žuvimą dėl aukšto vandens lygio.

Egzistuoja daug patvirtintų įrodymų, kad anadrominės lašišinės žuvis pasižymi specifiniu, itin tikslu homingu, kai reproduktoriai

grįžta neršti į tas pačias vietas, kur išsiritu kaip jaunikliai (Fleming, 1998). Susiejant lokalaus homingo faktą ir kohortos stiprumo skirtinguose upės ruožuose skirtumus dėl potencialiai skirtingo lizdų pažeidimo per potvynius, ilgalaikėje perspektyvoje į aukštupy grįš neršti vis daugiau reproduktorių.

Vienas iš darbo tikslų buvo pabandyti įvertinti šlakių reprodukcijos efektyvumą. Tai yra paremta natūralios mailiaus išeigos iš lizdo ir eksperimentinių šlakių „akutės“ stadijos ikrų išgyvenamumo matavimais. Nustatytas vidutinis „akutės“ stadijos ikrų išgyvenimas iki mailiaus inkubacinėse dėžutėse siekė 34–36 %. Deja, bet išgyvenamums nuo apvaisinto ikro nebuvo tiriamas, ir negalima įvertinti natūralios inkubacijos efektyvumo pagal nepilnos inkubacijos eksperimentą. Pilno inkubacijos eksperimento metu, inkubuojant šlakių ikrus panašiose eksperimentinėse dėžutėse buvo nustatyta, kad apvaisintų ikrų išgyvenimas iki „akutės“ stadijos buvo aukštas (Rubin, 1996). Vienintelė išvada, ekstrapoliuojant eksperimentinių ikrų išgyvenamumo laipsnį natūraliai inkubacijai, gali būti ta, kad natūralios inkubacijos efektyvumas Blendžiavoje nebus aukštesnis nei 30%. Tuo tarpu nustatyta natūrali išeiga iš vidutinio lizdo buvo apie 300 išsiritusių individų, ir tai yra pakankamai reikšmingas skaičius lygumų upeliui. Nustatytas nedidelis 0+ amžiaus jauniklių tankis tyrimų ruožuose (4,9-8,4 ind. 100 m⁻²) iki dviejų mėnesių po išsiritimo iš lizdo leidžia manyti, kad po lizdo palikimo pasireiškia aukštas mailiaus mirtingumas ankstyvuju kritiniu periodu (Elliott, 1994)

Darbe buvo nustatyta reikšminga reprodukcinė sąveika tarp simpatrinių šlakių ir *Lampetra* genties nėgių, pastarosioms žymiai perkasant šlakių lizdus pavasarį. Nėgių neršto laikas stipriai persidengė su šlakių mailiaus ritimusi iš lizdo, todėl mailiaus pozicijos prieš išsiritimą yra pažeidžiamos net ir sekliai lizdus kasančių mažųjų nėgių. Reikalingi tolesni detalesni tyrimai, kad nustatyti galimas šitos naujai aprašytos sąveikos ekologines pasekmes. Perkasant besiritančio mailiaus pozicijas, nėgės gali palengvinti mailiaus ritimąsi iš sedimentais apnešto lizdo. Iš kitos pusės, lizdus kasančios nėgės gali sužeisti lervas ir mailių energingai purenant substratą arba lemti priešlaikinį išsiritimą, kas toliau turi neigiamas ekologines pasekmes.

Panašių tarprūšinių reprodukcinų sąveikų priežasčių ir pasekmių supratimas įgauna vis didesnę svarbą valdant ir apsaugant žuvų išteklius. Keičiant upių ekosistemas, perkeltiant nevietines rūšis į naujus arealus tarprūšinių sąveikų tikimybė ir stiprumas gali reikšmingai išaugti.

IŠVADOS

1. Šlakių patelės pasirinktinai neršė rėvos tipo vagos ruožuose, intensyviausiai naudojant tranzitines duobės–rėvos zonas (44–57 %), su dominuojančiomis paviršinio vandens infiltracijos į gruntą sąlygomis. Žuvis vengė neršti duobės tipo vagos ruožuose (9–13%), kur dominuoja gruntinio vandens iškrova. Vertikalusis hidraulinis gradientas buvo svarbus veiksnys, lemiantis neršto mikrobuveinės pasirinkimą.
2. Hipoksinio gruntinio vandens iškrova neigiamai veikė ikrų inkubacijos sąlygas. Santykinis porinio vandens prisotinimas deguonimi neigiamai koreliavo su gruntinio vandens indikatoriumi ΔCND .
3. Eksperimentinėse dėžutėse natūraliuose lizduose inkubuotų „akutės“ stadijos ikrų išgyvenimas iki mailiaus stadijos siekė $35,5 \pm 30,4$ % 2008 metais ir $33,8 \pm 29,6$ % 2009 metais. Natūralios pilnos ikrų inkubacijos efektyvumas bus mažesnis nei 30 %. Natūrali mailiaus išeiga iš vidutinio šlakių lizdo (apie 2 m²) Bledžiavoje yra 299 ± 71 ($\pm\text{SE}$) individai.
4. Mailiaus ritimasis iš lizdo pasižymėjo būdingais bruožais: pirmieji 5% besiritančio mailiaus yra mažiausio kūno dydžio ir su didžiausiu trynio kiekiu; piko metu (25–75%) besiritantys individai pasižymi optimaliais kūno rodikliais (didelis kūno ilgis, didžiausias svoris ir pakankama trynio atsarga); o vėlai besiritantiems individams (>75%) būdinga sunaudotas trynys, mažėjantis kūno svoris ir žemiausias kūno buklės indeksas. Paskutiniai besiritantys (>95%) individai patiria trumpalaikį

badavimą, kuris reikšmingai atsispindėjo kūno biocheminiuose pokyčiuose.

5. Dvi aplinkos veiksnių grupės nepriklausomai įtakojo ikrų inkubacijos efektyvumą ir mailiaus ritimąsi iš lizdo. Pirmajai grupei priskirtinas lizdo substrato struktūrą atspindintis hidraulinis pralaidumas, kuris teigiamai koreliavo su eksperimentinių ikrų išgyvenamumu, mailiaus ritimosi efektyvumu ir eiga. Antrajai veiksnių grupei priklauso lizdo vidugruntinio vandens fizikocheminiai parametrai, susiję su neigiamu gruntinio vandens poveikiu. Hipoksinė gruntinio vandens aplinka lėmė sumažėjusį eksperimentinių ikrų išgyvenamumą ir mailiaus ritimosi efektyvumą bei priešlaikinių lervų ritimąsi.
6. Jauniklių pasklidimas nuo nerštaviečių per pirmus du mėnesius nuo išsiritimo buvo nedidelis; didžioji dalis sugautų individų aptikta arti nerštaviečių (iki 40 m). Pasklidimo atstumas didėja, kai jaunikliams tinkamų buveinių sutinkamumas arti nerštaviečių mažėja.
7. Nustatytas reikšmingas pavasarį neršiančių nėgių ir rudenį neršiančių lašišinių žuvų reprodukcinį procesų erdvinis ir laiko persidengimas simpatrinėmis sąlygomis. Aukštas šlakių lizdų perkasimo dažnis nustatytas upinių nėgių neršto metu (83%) bei mažųjų nėgių neršto metu (48%), kai nėgių nešto intensyvas buvo didelis. Šio reiškinio priežastis yra žymus reikalavimų nerštavietėms persidengimas tarp visų trijų rūšių. Dėl žymaus nėgių neršto ir šlakių mailiaus ritimosi iš lizdo laiko persidengimo, lizdų perkasimas gali turėti ekologinį poveikį besiritančiam šlakių mailiui.

NERIJUS NIKA: GYVENIMO APRAŠYMAS

- Gimimo data ir vieta:** 1981 m. birželio 1 d., Telšiai, Lietuva
- Išsilavinimas:** 2005–2010 m. doktorantūros studijos Klaipėdos universitete
2003–2005 m. magistro studijos Klaipėdos universiteto Gamtos ir matematikos mokslų fakultete: ekologijos ir aplinkotyros magistro kvalifikacinis laipsnis
1999–2003 m. bakalauro studijos Klaipėdos universiteto Gamtos ir matematikos mokslų fakultete: ekologijos ir aplinkotyros bakalauro kvalifikacinis laipsnis
- Profesinė patirtis:** 2008 m.–dabar asistentas, Biologijos katedra, Gamtos ir matematikos mokslų fakultetas, Klaipėdos universitetas;
2005 m.–dabar jaunesnysis mokslo darbuotojas, Baltijos pajūrio aplinkos tyrimų ir planavimo institutas, Klaipėdos universitetas;
2004–2005 m. laborantas, Baltijos pajūrio aplinkos tyrimų ir planavimo institutas, Klaipėdos universitetas.

INTRODUCTION

Scope of the study. Reproduction is a critical period of salmonid fish life history. All members of *Salmoninae* subfamily lay their eggs in the streambed gravel nests. Eggs incubate under the gravel for a long period (about half a year in temperate regions), and therefore are vulnerable to changes in incubation conditions, which are rather unstable in the fluvial ecosystems, especially under increasing anthropogenic pressure (Crisp, 1989, Soulsby et al., 2001). Spawning success, therefore, largely depends on the spawning site selection and nest quality during the incubation period. Substantial mortality may occur during egg-to-fry undergravel stage (Chapman 1988; Fleming 1998; Armstrong et al. 2003). Other severe survival bottleneck for salmonid populations is considered to be the early critical period (ECP) that starts right after fry emerge from the gravel to the stream surface and initiate exogenous feeding. The timing and patterns of emergence substantially determine the ECP survival and growth (Armstrong & Nislow, 2006) and in turn the strength of population recruitment and stocks of salmonid fishes (Armstrong et al., 2003).

As these early stages of development are particularly sensitive to biotic and abiotic constraints, studying this early life period in terms of survival is essential in salmonid population ecology, stocks management, conservation and restoration. *Salmonidae* is among the best studied fish families in the world. One of the most studied species in this subject is the brown trout *Salmo trutta* L. which is very polyphyletic, with two most common forms: stream-dwelling brown trout *S. trutta fario* and anadromous sea trout *S. trutta trutta* (Elliott 1994). The spawning ecology of the sea trout and its relationship to that of brown trout has received little attention though. There are also large geographical gaps in salmonid exploration, as the vast majority of studies were accomplished in the North America, Scandinavia, UK, France; and mainly in mountain or highland rivers. Literature search revealed a surprising absence of information on this subject in the southeastern and eastern Baltic region and quite a few studies dealt with salmonids reproductive ecology in Poland (Radtke, 2005; 2008).

Many natural self-reproducing brown trout (stream-dwelling and anadromous) and some Baltic salmon *Salmo salar* L. populations occur in Lithuanian rivers (Kesminas et al., 2000), which significantly contribute to the salmonid fish stocks in the Baltic. Since 1998, national monitoring program on salmonid population status in rivers is being implemented and in some most important rivers spawning intensity of anadromous salmonids is being monitored routinely. However, no characterization of salmonids spawning habitats on scientific basis has been made to date. This study is the first attempt to fill this gap in studies of Lithuanian rivers. Coherent study on reproductive ecology of anadromous sea trout, from spawning site selection to fry emergence, was accomplished in a typical sea trout spawning stream – Blendžiava. This stream soundly represents salmonid reproductive areas in a whole Minija River basin, which is considered to be a reference river for sea trout in Lithuania. The results of this study are also applicable to other lowland type rivers of temperate regions.

Aim and objectives of the study. The aim of this work was to assess sea trout spawning sites characteristics and to estimate their effects on reproductive success in a typical lowland salmonid stream.

The main objectives of the study were:

1. to assess sea trout spawning sites selection and characteristics at different spatial scales;
2. to estimate survival rate of sea trout eggs from ‘eyed’ stage to fry emergence in natural redds;
3. to evaluate fry emergence efficiency, timing and patterns;
4. to assess effects of redd intragravel parameters to the success of egg incubation and fry emergence;
5. to determine dispersal extent of juveniles after emergence.

Novelty of the study. This study is the first comprehensive description of salmonids reproductive ecology in the rivers of eastern Baltic region (Baltic Province ecoregion). It also provides integrated analysis of all main reproductive stages of the sea trout reproductive

ecology in lowland rivers. Complex and significant effect of groundwater to different stages of reproductive process support increasing awareness of this factor ecological significance. Assessment of conditional status of salmonid fry at emergence was supported by novel approach based on analysis of RNA:DNA ratio in emergent fry. Significant reproductive interaction in terms of sea trout redd superimposition by spring-spawning *Lampetra* lampreys was described for the first time, suggesting likely ecological effect on pre-emergent and emerging trout fry.

Scientific and practical significance of the results. Results of the study supplement our understanding of complex ecology of early life stages of salmonids and organization of ecosystems of salmonid rivers. Present findings may delineate baselines for the future researches of salmonid spawning and early life history in Lithuanian rivers. Particular attention should be taken to significance of groundwater-stream water exchange patterns on incubation success, especially in rivers with considerable groundwater supply. The results of spawning conditions studies of salmonids have huge practical significance. The information about structure and functioning of natural spawning habitats is of crucial importance for river restoration projects which focus on channel complexity and spawning habitat restoration. Nucleic acid ratio analysis revealed that advanced biochemical methods could be a sound technique to investigate complex early life stages during the transition from maternal provisioning to an independent foraging in salmonids.

Defensive statements

1. Spawning site selection by sea trout in Blendžiava Stream has specific patterns at the stream-, reach- and microhabitat scale, and was related with optimal conditions for egg survival.
2. Vertical hydraulic gradient of hyporheic flow is essential factor, which determines spawning microhabitat selection and affects intragravel physico-chemical conditions.

3. Upwelling groundwater significantly negatively affects egg incubation efficiency and fry emergence.
4. ‘Eyed‘ egg to fry survival negatively depended on the structure of spawning substrate, but survival persisted at the relatively high sedimentation extent.
5. The end of fry emergence period is critical for body condition of emergent fish.
6. Spring-spawning lampreys considerably superimpose the redds of sea trouts what may have likely ecological effect on pre-emergent and emerging stages of salmonids.
7. Initial dispersal of juveniles was associated with the native spawning site, while dispersal extent increases with decreasing availability of suitable juvenile rearing habitats.

Scientific approval. The material of this work was presented in 7 international and 2 national conferences and seminars: 2nd and 3rd Regional Student Conferences „Biodiversity and Functioning of Aquatic Ecosystems in the Baltic Sea Region”, October 2006, Klaipėda and 2008, Juodkrantė, respectively, Lithuania; Nordic Workshop for PhD students on *Salmo salar* and *Salmo trutta* Research (NoWPaS), March 22–25, 2007, Jyväskylä, Finland; 12th European Congress of Ichthyology, September 9–13, 2007, Cavtat (Dubrovnik), Croatia; European Workshop for PhD Students on *Salmo salar* and *Salmo trutta* Research, February 14–17, 2008, Roskilde, Denmark; NoWPaS Workshop, March 19–22, 2009, Southampton, England; 13th European Congress of Ichthyology, September 6–12, 2009, Klaipėda, Lithuania. National Conferences of Young Hydroecologists, October 2005, Anykščiai and 2007, Molėtai, Lithuania.

Two papers were published on the dissertation topic.

Volume and structure of the theses. The dissertation is presented in the following chapters: *Introduction, Literature Review, Study Area, Materials and Methods, Results, Discussion, Conclusions* and *References*. References include 213 sources. The dissertation contains 15 tables and 36 figures. The volume of the dissertation is 136 pages. It is written in English with Lithuanian summary.

Acknowledgements

Firstly, I thank my supervisor dr. Tomas Virbickas for allowing me freely choose the study objects and ideas, for trust, encouragement and positive attitude at tough moments; also for the possibility to employ in my work a nucleic acid ratio analysis. Intensive daily sampling during the two years would not be possible without long-term accommodation beside the study area, which was kindly provided by Stonkai family. For warm prolonged stay at their nice place and all support I send my deepest gratitude to Stonkai and Matuliai families. I sincerely acknowledge my parents and my uncle Arvydas for their help and patience with production and repairing of most of the experimental material.

Thereafter my special thanks go to many people, which in different ways significantly contributed to my work: friends and colleagues Tomas Ruginis, Kasparas Bagdonas, Kęstutis Matiukas, Antanas Kontautas, Antanas Kubilius and Antanas Mikuckis, Ignas Kazlauskas, Pavel Kulikov for their willingness and courage to help in the field works under freezing water conditions; Jonas Dyglys for the help with collection and handling of experimental sea trout eggs and provided valuable knowledge; Antanas Vaznys and Rolandas Morkūnas for the experimental sea trout eggs; Artur Zaiko and 'Garant' crew for production and repairing of McNeil sampler and Terhune standpipe; Elena Gorokhova and Hedvig Hogfors for kind permission to use laboratory facilities and help with RNA:DNA analysis; Petras Rupšys for production of installer pipes; Večiaslav Jurkin for preparing the maps and GIS analysis; Janina Baršienė for provided Dewar flask; Žilvinas from 'Gaschema' for the dry ice; director of EPA Marine Research Department Algirdas Stankevičius and others workers for provided storage of fry samples in a deep

freezer and automatic sieve shaker facilities, for multifold calibration of water parameters meters; Jukka and John for plenty of copies of required papers; Mindaugas Žilius for nitrogen nutrients analysis; Jūratė Lesutienė for introduction with RNA:DNA method and encouragement to apply it in my study.

My special thanks go to Antanas Kontautas for my whole ichthyologic career at the Klaipėda University.

I am grateful to Darius Daunys and Saulius Stakėnas for the critical reading of the first draft of my work and for valuable constructive remarks and language revision. I very appreciate Vita Jušienė (KU Science Department) help in preparation for the defense. I largely appreciate the trust, support and encouragement of chairman of doctoral committee prof. habil. dr. Sergej Olenin, also Zita Gasiūnaitė and other committee members. I heartily thank to all my colleagues, PhD students for support and warm scientific atmosphere.

And finally, most of all I would like to express my deepest gratitude to my wife Nijolė for understanding of my choice, immeasurable patience and tolerance to my long absences at home during months of intensive sampling. I appreciate her help in the field works and data arrangement. Her love, care and support during all these long study years is what kept me going. I dedicate this thesis to my beloved wife.

In the work were used Minija's discharge data from Lithuanian Hydrometeorological Service.

Financial support was provided by Coastal Research and Planning Institute, Nordic Marine Academy and Research Council of Lithuania.

MATERIALS AND METHODS

Study area. The study was carried out in a small lowland stream Blendžiava, situated in western Lithuania (Fig. 1). This is a 29.2 km length, 85.6 km² catchment's area lowland stream with an average channel slope of 0.33 %. This third order stream discharges into the downstream of Salantas River (Minija basin) (Gailiušis et al., 2001). Blendžiava is a typical salmonid stream with abundant anadromous

brown trout *Salmo trutta* L. population. According to a long-term monitoring data (1998-2010) *Salmo trutta* population density ranged from 10.0 to 84.8 ind. 100 m⁻² (average \pm SD: 32.0 \pm 18.9) and is one of the highest in Lithuanian rivers (Kesminas et al., 2000; Kontautas et al., 2010).

The study was carried out in two spawning seasons: 2007/2008 and 2008/2009 and in 4 principal study sections: BR, BG, BS and BK (Fig. 1).

Characterization of spawning sites. The density of redds was estimated in four study sections as a number of redds per one kilometer of stream (no. km⁻¹). At the reach-scale, spawning sites were assigned to one of the stream channel geomorphic units (CGU): riffle, run, glide, pool or pool-riffle transitional zone. The intragravel hydraulic conditions of the redd: the substrate permeability (cm hr⁻¹) and vertical hydraulic gradient (VHG) were evaluated with modified Terhune Mark V standpipe, according to Barnard and McBain (1994) and Baxter et al. (2003). At each standpipe site were evaluated interstitial and surface water physico-chemical characteristics: dissolved oxygen (DO, mg l⁻¹), electric conductivity (CND, μ S cm⁻¹), temperature and pH.

Δ CND and Δ temp, as $CND_{interstitial} - CND_{surface}$ and $temp_{interstitial} - temp_{surface}$ were calculated and used in analysis, as indices of groundwater. Dissolved oxygen measurements taken inside and outside the standpipe were used to calculate the 'relative interstitial water DO saturation' (RDOS, %), as $DO_{interstitial} * 100 / DO_{surface}$.

Redd substrate was sampled after the emergence have been completed, to represent cumulative conditions of egg incubation. Redd substrate samples were taken with McNeil bulk-core sampler from a depth of 18 \pm 2 cm. After air drying, the sample was sieved through the series of standard square-meshed sieves: 64, 32, 16, 8, 5, 2, 1, 0.5, 0.25, 0.125 and 0.063 mm. Standard gravel quality indices were calculated: mean geometric diameter d_g (mm), median diameter D_{50} (mm), sorting coefficient S_o , Fredle index F_i , amount (%) of <2 mm and <0.063 mm fines (Lotspeich & Everest, 1981; Bunte & Abt, 2001).

***In situ* experiments on survival of sea trout eggs.** To determine how used spawning sites affect egg incubation success, the *in situ* incubation experiments were conducted in 2008 and 2009, in 23 natural sea trout redds each year. The ‘eyed’ eggs were incubated in experimental incubation boxes, in which survival rate (%) from ‘eyed’ stage to fry (emergence) (EETF) was estimated.

Study of fry emergence from natural redds. Sea trout fry emergence timing and patterns (frequency distribution and morphological features of emergent fry) were determined in April-May 2008 and 2009 by trapping emerging fry from natural redds capped with individual fry traps. Fry traps, described by Porter (1973) and Dumas & Marty (2006) with some modifications, have been used for this purpose. Daily inspection of the traps was conducted and detailed emergence distribution was evaluated. The samples of fry were taken to the laboratory for morphological evaluation. Total body length (L_T , mm), total wet weight (WW_T , mg), total dry weight (DW_T , mg) were measured; Fulton’s condition factor K calculated as $WW_T * 100 / L_T^3$; yolk-sac amount (% of total wet weight) and nourishment status were determined.

For conditional status assesment, RNA:DNA ratio analysis were applied on muscle of emergent fry samples. Analysis was performed in the laboratory of System Ecology Department, Stockholm University. Nucleic acids concentrations were quantified fluorometrically using methods described in Gorokhova (2005). The main objective was to compare RNA:DNA ratios of the two hypothesized emergence groups: mainstream emergers (up to 95% of cumulative emergence) and the last (5%) emergers.

Evaluation of dispersal of juveniles after emergence. The dispersal rate of juveniles was observed in 2009 June, one-two months after the emergence period. Electric fishing was pursued and juveniles of age 0+ were caught in four 400-700 m length study sections. Sections were divided into 10-20 m length subsections and the number of fishes were estimated within these subsections. Relative positions of the subsections to the redd were determined.

Characterization of sea trout redd superimposition by spawning lampreys. In spring 2008 and 2009 the study was conducted to test potential of the river lamprey and brook lamprey to superimpose the redds of sea trout under sympatric conditions. Lamprey spawning sites were characterized simultaneously with sea trout redds to test, how the redd site features correspond to the requirements of lamprey for nesting sites. Concomitantly with sea trout fry emergence evaluation, the timing of the spawning of both lamprey species was evaluated, to test the hypothesis, that these reproductive processes overlap, suggesting a potential effect of redd superimposition on pre-emergent or emerging salmonid fry.

Data analysis. The average characteristics of redds were compared between four principal study sections and different CGU types. To determine relationships between the redd and emergent fry variables, all available data sets (every single measurement site) were used. All data before analysis were tested for normality and homogeneity of the variances. If needed, logarithmic transformation was applied to meet the parametric test assumptions. Standard statistical methods were used in the study (one-way and two-way ANOVA, non-parametric Kruskal-Wallis ANOVA, two-tailed t-test and nonparametric Mann-Whitney U test, Pearson correlation analysis, linear regression and multiple linear regression analysis). Multivariate principal component analysis (PCA) and redundancy analysis (RDA) were applied for determination of inter-correlations between parameters and linking fry emergence parameters to environmental variables of the redd.

RESULTS

Spawning sites selection and redd intragravel characteristics. According to the results of redd counts in 2007/2008 and 2008/2009, the highest number of sea trout spawning redds was recorded in the upper Blendžiava Stream part, particularly in BR section. Meantime in the downstream BK section spawning intensity was low.

Disproportional to availability spawning site selection was recorded and at the reach-scale. Most of the redds were associated with riffle type channels, and particularly with transitional pool-riffle zones (44–57 % of redds) (Fig. 2). In these intensively used channel units, the negative streambed profile governs the downwelling of the stream water into the streambed, as revealed by negative vertical hydraulic gradient (VHG) measurements. Downwelling conditions dominated among redd-sites (Fig. 3a). Meantime, in the redds of avoided glide-pool type channel units dominated upwelling conditions (positive VHG, 75 % of redd in these habitats). VHG in different channel geomorphic unit types were significantly different (one-way ANOVA, d.f.=3, $P < 0.001$) (Fig. 3b).

Highly significant differences were found in interstitial water physico-chemical characteristics between the downwelling and upwelling sites (Mann-Whitney U test, d.f.=317, $P < 0.001$ for all parameters) (Table 1). As revealed by principal component analysis, relative dissolved oxygen saturation of interstitial water (RDOS) was negatively related to the upwelling groundwater (positive VHG), which was usually characterized by increased electric conductivity (ΔCND) and decreased temperature in comparison to the surface water. This indicates that in the upwelling sites discharges the hypoxic groundwater of increased mineralization (Fig. 4). Under stronger negative VHG, the normoxic surface water dominates in the redd (RDOS > 80 % and $\Delta\text{CND} \sim 0$), meantime supply of groundwater increases and vary more when downwelling decreases. RDOS did not correlate with the substrate permeability ($P > 0.05$, $n=313$).

The average redd substrate permeability was $3143 \pm 2942 \text{ cm hr}^{-1}$ ($100\text{--}19206 \text{ cm hr}^{-1}$, $n=120$), and did not differ in the two years, different stream sections, and in four channel geomorphic units ($P > 0.05$).

Description of spawning substrate in different study sections was based on the data, collected in spring 2008 from 37 redds (overall 51 sample) (Table 2). Applying one-way ANOVA, no statistically significant differences were found for all redd substrate characteristics when comparing redds between different study sections and between

different channel geomorphic units (excluding glide-pool unit, as only one redd was sampled for substrate from this CGU) ($P > 0.05$). The central measures of particle size distribution d_g and D_{50} were conditionally low. The mean sea trout embryo incubation conditions in terms of redd substratum Fredle index F_i was from low to moderate. The particle sorting was very poor ($S_o > 3$), indicating spaces in the matrix gravel being filled with finer sediments. The amount of fine sediment (< 2 mm) was critically high, in all study sections averaging above 15 % of sample weight.

All log-transformed spawning substrate indices were highly correlated ($r > 0.8$; $P < 0.001$), and the quality of substrate, in terms of mean geometric diameter d_g and Fredle index F_i , was strongly negatively related to the content of < 2 mm fines ($r = -0.93$ and -0.96 , $P < 0.001$, respectively). Strong negative correlation ($r = -0.77$, $P < 0.001$) between log-transformed content of < 2 mm fines and permeability was determined for the redd substrate samples of 2008, therefore the substrate permeability was used as a crude proxy for its structure.

Sea trout egg survival *in situ* experiment results. In 2008 survival from the start of 'eyed' egg stage to the pre-emergent fry (EETF-2008) was 35.5 ± 30.4 % (0–88 %, $n = 23$). In 2009, survival from the end of 'eyed' egg stage to fry emergence was 33.8 ± 29.6 % (0–91 %, $n = 23$ redds). Because of the different developmental stages of eggs at the time of insertion and retrieval of the boxes in 2008 and 2009, the results of survival from the two years are not directly comparable. The highest mean EETF-2008 and EETF-2009 survival was recorded in redds of BR section, while no statistically significant difference between the mean survival in different study sections was detected (one-way ANOVA, $P > 0.05$)

To define environmental redd parameters responsible for 'eyed' egg to fry survival, multiple linear regression was applied for EETF-2008 and $\log(x+1)$ transformed EETF-2009 survival. After stepwise backward selection of model's variables, content of < 2 mm fines was found to be the only variable significantly contributing to the EETF-2008 survival ($R^2 = 0.50$, $P < 0.001$) (Fig. 5a). High amounts of fine

sediments (<2 mm) at the end of intragravel period negatively affected survival, however it was still significant at relatively high sediment amounts (Fig. 5a).

Multiple regression model for $\log((EETF-2009)+1)$ survival followed by stepwise backward selection procedure revealed, that RDOS was the only variable, significantly contributing to the regression model of log-transformed survival ($R^2=0.698$, $P < 0.001$). Survival was not related to the substrate quality, in terms of its permeability ($P > 0.05$). Strong negative correlation was found between RDOS and the presence of groundwater (Δ CND) ($r=-0.73$, $P < 0.001$, $n=23$). Additionally the groundwater may be related with increased ammonia concentrations, which is toxic for incubating embryos. In turn, increased Δ CND was responsible for decrease in EETF-2009 survival (Fig. 5c).

Fry emergence from the redd patterns. In spring 2008 from 14 trapped redds were caught 4124 emerging fry individuals (3-1429 fry redd⁻¹) averaging 336 ± 114 (\pm SE) fry redd⁻¹; and in 2009 the total catch was 3006 fry (1-933 fry redd⁻¹) averaging 255 ± 83 (\pm SE) fry redd⁻¹. In 2008, fry emergence in Blendžiava Stream started on 4 April and finished on 25 May, with an overall duration of 52 days, while the duration of emergence from individual redds was on average 29 ± 8 days (16-41 days). In 2009, fry emergence period was similar to that of previous year (Fig. 6), but the start and the median emergence from the individual redds was significantly later in 2009 than in 2008 (Mann-Whitney U test, d.f.=20, $P < 0.05$). Total emergence duration in 2009 was 32 days (20 ± 6 days for individual redds), and lasted significantly shorter if compared to 2008 (Mann-Whitney U test, d.f.=20, $P < 0.05$).

The average size of newly emergent fry (both years, all redds, $n=1068$) was 26.9 ± 1.5 mm for L_T (ranging from 20.3 to 30.9 mm) and 116.4 ± 17.4 mg for WW_T (ranging from 60.1 to 171.8 mg). Mean Fulton's body condition factor K for sea trout fry was low: 0.61 ± 0.08 (range: 0.34–1.07). Most of fry emerged when their yolk sac reserves were nearly or fully absorbed. The average yolk content of newly emerged fry constituted 3.8 ± 6.7 % of total wet weight.

Temporal changes of morphological, conditional and nutritional traits of emergent fry were observed during the course of emergence, and the patterns of these changes, are shown in Fig.7. The first 5% of emergers have relatively high amount of yolk-sac left, which decreases as emergence progresses (Fig. 7). During the peak emergence (25-75% of cumulative emergence) fry still have yolk reserves, however it is nearly exhausted. The yolk-sac below 5% of WW_T seems to be the trigger for emergence. The last emergers (>75% cumulative emergence) had less than 1% of yolk reserves left and this was reflected by decreased body weight, and in turn, in conditional status of fry individuals.

Conditional status of emergent fry assessed by RNA:DNA ratio. Decrease in body condition status of the last emerging fry was soundly represented by biochemical index RNA:DNA, what was not detected by the traditional morphological and conditional measures. Average RNA:DNA ratio of the last emergers (>95% of cumulative emergence) was statistically significantly lower, than that of the mainstream group (<95%) (t-test; d.f.=35; $P < 0.05$).

Factors influencing fry emergence efficiency and patterns. The number of emergent fry varied greatly between redds. 57% of log-transformed fry number redd⁻¹ variation (not accounting for the redd size) was explained by VHG, RDOS, CND and log-transformed permeability ($P < 0.001$, $n=26$). Stepwise backward selection revealed that log-transformed permeability and presence of groundwater were the two most important factors contributing to the model ($R^2=0.54$).

The redundancy (RDA) analysis showed that redd substrate permeability, relative dissolved oxygen saturation, groundwater supply and year with section as nominal variables explained 50% of variation in fry emergence patterns, and 86% of this were represented by the first two axes (72% and 14% first and second axis respectively) (Fig. 8). The forward selection and permutation tests indicated that all variables, except ΔCND , were significant ($P < 0.05$). ΔCND was highly negatively correlated with RDOS and these two explanatory variables correlated with the relative start of emergence. When oxygen

regime in the redd is unfavorable, fry tended to emerge earlier, having more yolk-sac reserves left. On the contrary, when oxygen amount in the interstitial water is considerable, fry stay longer within redd, absorb the yolk and emerge at the optimal time and body condition.

Dispersal of juveniles after emergence. The results indicated that most of juveniles (50-70%) caught in the study sections were distributed close (<40 m) to the redd-sites, if there were enough of suitable rearing areas. If it was not the case, juveniles dispersed more widely during the first two months after emergence.

Reproductive interaction between salmonids and lampreys. When spawning intensity of river and brook lampreys was high, the superimposition rate of sea trout was significant (Fig. 9). With low lamprey spawning intensity in 2009, the superimposition frequency was considerably lower (Fig. 9). The extent to which lampreys were able to superimpose sea trout redds was significantly lower for brook lamprey (3.3 ± 1.8 %) comparing with river lamprey (34 ± 29 %) (Mann-Whitney U test, d.f.=27, $P < 0.001$). The nest sites of brook lamprey, however, were well-directed to the upstream edge of the redd tailspill, where egg and pre-emergent fry positions are most likely (Fig. 10).

The high rate of superimposition was the result of the overlap in the spawning habitat preferences at the reach-scale and at the microhabitat scale for the three species. The structure of the salmonid redd creates a considerable negative microhabitat slope essential for lamprey spawning, which put the redds under a higher susceptibility to be superimposed. The timing of lamprey spawning overlapped closely with the emergence of trout fry, coinciding the overall periods and the peaks of these reproductive processes.

DISCUSSION

Female breeding behaviour in salmonid species appears to be shaped, to a large extent, by natural selection for offspring survival (Fleming, 1998), and one of the adaptations is selection of spawning site with optimal egg incubation conditions. Presently evaluated

vertical hydraulic gradient (VHG) of hyporheic flow was proven to be one of the essential factors in determining spawning microhabitat selection. The downwelling of surface water into the streambed was principal feature of spawning sites (Fig. 3). Such conditions are essential trait for pool-riffle transitional zone, which was mostly preferred channel geomorphic type for sea trout spawning. These habitats are known to play a significant role in the spawning site selection for most salmonids (Bjornn & Reiser, 1991; Louhi et al., 2008). On the contrary, sea trout avoided pool type channel units, which, additionally to such adverse conditions as low water velocity and accumulation of sediments, were characterized by upwelling hypoxic groundwater. Seeping groundwater of low oxygen concentration caused adverse incubation conditions and considerably reduced egg to fry survival. Despite this, 12% of investigated redds were found in the pool type channel units. The use of groundwater upwelling sites was reported in different salmonid species as: brown trout (Hansen, 1975; Brabrand et al., 2002), rainbow trout (Sowden & Power, 1985), charrs *Salvelinus* (Curry et al., 1995; Baxter & McPhail, 1999); Pacific salmon (Lorenz & Eiler, 1989; Geist et al., 2002). Preference for groundwater sites is generally related to the favourable (higher and less fluctuating than that of stream surface water) temperature within redds. Present measurements were made in late spring and summer, when groundwater supply increases under low water level (Gailiušis et al., 2000). Unfortunately, temporal variation of vertical hydraulic gradient and groundwater upwelling is not known, but it was demonstrated elsewhere, that VHG and groundwater supply vary with changing stream discharge (Malcolm et al., 2004). Sea trout spawned under considerably higher water level in the end of autumn, when rainwater predominates in the runoff, and the groundwater is diluted with oxygenated surface water. In rivers of western Lithuania low water level is usually observed later in the winter (January-February), and groundwater supply to hyporheic zone may be similar to that of summer. Therefore, sea trout females may fail to select spawning site at higher water level, when groundwater

sites are selected in favour of more advantageous temperature within substrate.

Recognition of the importance of groundwater and knowledge of its role in ecology is growing (Geist et al., 2002; Malcolm et al., 2004). It is obviously, that the effect of groundwater is complex, species-specific and often difficult to evaluate. Measurements of only standard microhabitat variables may not sufficiently explain spawning site selection patterns and success of egg survival. Therefore it should be considered in future researches of salmonid reproductive ecology.

Sea trout showed distinct distribution of spawning intensity along the stream gradient. The highest density of spawning redds was found in the upper part of the stream, while the downstream section with the highest availability of suitable spawning grounds, was characterized by low spawning intensity. The availability and distribution of suitable spawning gravel is of fundamental importance in determining the reproductive potential of salmonids (Armstrong et al., 2003). Streambed structure of the downstream BK section was considerably dominated by the gravel substratum. During the several years of stream observation, high instability and erosion of the streambed and stream banks during floods was observed. These streambed disturbances coincide with the intragravel period of salmonids (October-March). Displacement by high stream flows that scour the streambed is considered one of the major factors affecting salmonid survival during intragravel period (Peterson and Quinn, 1996, Montgomery et al., 1996). On the contrary, high stability and consistent structuring of the stream channel was characteristic to the upstream BR section, suggesting less disturbance of incubating salmonid during high water events. There is circumstantial evidence of local homing by anadromous salmonid to specific locations within rivers where they had resided as juveniles (Fleming, 1998). Coupling the local homing and differences in cohorts' strength in different stream parts due to redd disturbance in the long-term perspective, more fishes will eventually return to spawn in the upper reaches.

One of the present work tasks was to estimate reproductive success of sea trout. This is based on the measurements of natural

emergence efficiency and survival rate of experimental 'eyed' sea trout eggs in natural redds. Estimated mean survival from 'eyed' egg to fry in experimental boxes reached 34-36%. Unfortunately, there was not determined complete incubation from egg fertilization. It is not possible, therefore, to judge about natural incubation success from the incomplete experimental incubation. Survival rate from fertilized to 'eyed' sea trout eggs was found to be generally high, when incubated in similar experimental boxes (Rubin, 1996). There only could be inferred from present incubation experiments results that, the natural incubation success in the stream definitely will be below the estimated survival rate (<30%). Meantime, estimated natural yield from an average redd was c. 300 emergent fry individuals, and this is satisfactory number for lowland stream. Considering low density of 0+ age juveniles (4.9-8.4 ind. 100 m⁻²) determined one-two months later in study sections, high post-emergence mortality likely occurs during early critical period (Elliott, 1994). This makes it more difficult to predict the size of population recruitment from the density of redds.

Significant reproductive interaction between sympatric sea trout and *Lampetra* lampreys, in terms of considerable superimposition of sea trout redds by *L. fluviatilis* and *L. planeri* was observed. The spawning of lampreys coincided with the emergence of sea trout fry, therefore pre-emergent fry positions were susceptible to the scouring, even by relatively shallow digging brook lamprey. Further more specific research is needed to evaluate ecological implications that may result from this newly described aspect of reproductive interaction. Superimposition of emerging salmonids positions may facilitate the emergence of fry from gravel clogged with excessive fines, which entrap emerging fry. On the other hand, the nesting lampreys can injure the alevins and pre-emergent fry by vigorously stirring the substratum, or may cause premature emergence, which subsequently has potential ecological disadvantages.

Understanding the causes and consequences of interspecific reproductive interactions becomes more important for management and conservational purposes. Modifications to river systems, naturally or through artificially expanding ranges of closely related species,

may increase the likelihood and ecological significance of the superimposition phenomenon.

CONCLUSIONS

1. Sea trout preferred riffle-type geomorphic channel units, with the most intensively used transitional pool-riffle zones (44–57 %), where downwelling of surface water into the streambed dominated. Fishes avoided pool-type channel units (9–13 %), where upwelling of groundwater among redds dominated. The vertical hydraulic gradient was significant factor, determining spawning microhabitat selection.
2. Egg incubation conditions were negatively affected by the upwelling of long-residence hypoxic groundwater. Relative dissolved oxygen saturation negatively correlated with the groundwater presence (increased ΔCND) in interstitial water ($P < 0.001$).
3. Estimated mean ‘eyed’ egg to fry survival in experimental boxes was 35.5 ± 30.4 % in 2008 and 33.8 ± 29.6 % in 2009, while the success of natural egg incubation will be lower ($< 30\%$). Mean ($\pm\text{SE}$) estimated natural yield of average redd (*c.* 2 m²) in Blendžiava Stream is 299 ± 71 emergent fry.
4. Specific fry emergence patterns were observed: first 5% smallest premature fry with high amount of yolk-sac, peak emergers (25–75%) having optimal body parameters (large body size, largest weight and still some reserves of yolk), and the late ($> 75\%$) emergers with depleted yolk reserves, decreasing body weight and the lowest body conditional status. The very last emergers ($> 95\%$) experience starving conditions, as revealed by RNA:DNA ratio analysis.
5. Two groups of independently acting factors were responsible for success of egg incubation and fry emergence. The first group

include redd substrate structure and permeability, which affected 'eyed' egg to fry survival, and emergence efficiency and patterns. The second group include physico-chemical parameters of interstitial water, related to the presence of hypoxic groundwater. Hypoxic intragravel conditions reduced egg to fry survival, and modified emergence timing, causing premature emergence.

6. Dispersal rate of juveniles during the first two months after emergence was in general low, most caught 0+ age juveniles dwelling close to the redd-sites (up to 40 m). The dispersal distance increased with decreasing availability of suitable juveniles rearing habitats close to the spawning sites.
7. Considerable spatial and temporal overlap of reproductive processes between spring-spawning *Lampetra* lampreys and autumn-spawning salmonids was observed under sympatric conditions. High superimposition rate of sea trout redds by both river lamprey (up to 83%) and brook lamprey (up to 48%) was found, when the spawning intensity of *Lampetra* spp. was high. The occurrence of this phenomenon was the result of the considerable overlap in the spawning habitat preferences for the three species. Closely overlapped timing of lampreys spawning with the emergence of sea trout fry, suggests a probable ecological effect of superimposition on sea trout in the pre-emergent and emerging stages.

PUBLIKACIJŲ SĄRAŠAS/ LIST OF PUBLICATIONS

1. Nika N. and Virbickas T., 2010. Brown trout *Salmo trutta* redd superimposition by spawning *Lampetra* species in a lowland stream. *Journal of Fish Biology*, 77: 2358–2372 .
2. Nika N., Virbickas T. and Kontautas A., 2011. Spawning site selection and redd gravel characteristics of sea trout *Salmo trutta* in the lowland streams of Lithuania. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 40: 46–56.

NERIJUS NIKA: CIRRICULUM VITAE

- Date and place of birth:** 1 June, 1981, Telšiai, Lithuania
- Education:** 2005-2010 PhD studies at Klaipėda University;
2003-2005 Master's Degree in Ecology and Environmental studies at Faculty of Natural Sciences and Mathematics, Klaipėda University;
1999-2003 Bachelor's Degree in Ecology and Environmental studies at Faculty of Natural Sciences and Mathematics, Klaipėda University
- Professional experience:** 2008-present Assistant, Department of Biology, Faculty of Natural Sciences and Mathematics, Klaipėda University;
2005-present Research assistant, Coastal Research and Planning Institute, Klaipėda University
2004-2005 Technician, Coastal Research and Planning Institute, Klaipėda University

Klaipėdos universiteto leidykla

Nerijus Nika

ŠLAKIŲ *SALMO TRUTTA* L. REPRODUKCIJOS EKOLOGIJA IR
EFEKTYVUMAS MAŽAME LYGUMŲ UPELYJE VAKARŲ IETUVOJE
Daktaro disertacijos santrauka

REPRODUCTIVE ECOLOGY AND SUCCESS OF SEA TROUT *SALMO*
TRUTTA L. IN A SMALL LOWLAND STREAM OF WESTERN
LITHUANIA

Summary of doctoral dissertation

Klaipėda, 2011