Gonadni ciklus školjkaša Dreissena polymorpha (Pallas, 1771) u hidroakumulaciji Dubrava

Babić, Petra

Master's thesis / Diplomski rad

2013

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:217:109498

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-03-29**

Repository / Repozitorij:

Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno – matematički fakultet
Biološki odsjek

Petra Babić

Gonadni ciklus školjkaša *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) u hidroakumulaciji Dubrava

Diplomski rad

Zagreb, 2013. godina

Ovaj rad, izrađen u Zoologijskom zavodu Biološkog odsjeka Prirodoslovno – matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu, pod vodstvom doc. dr. sc. Jasne Lajtner, predan je na ocjenu Biološkom odsjeku Prirodoslovno – matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu radi stjecanja zvanja profesor biologije i kemije.

ZAHVALA

Zahvaljujem mentorici doc. dr. sc. Jasni Lajtner na pomoći i savjetima tijekom izrade ovog rada. Također, hvala asistentici dr. sc. Gordani Gregorović na pomoći pri snimanju preparata. Veliko hvala mojoj obitelji i prijateljima na podršci, što su mi omogućili da studentske dane bezbolno privedem kraju.

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno – matematički fakultet
Biološki odsjek

Diplomski rad

GONADNI CIKLUS ŠKOLJKAŠA *Dreissena polymorpha* (PALLAS, 1771) U HIDROAKUMULACIJI DUBRAVA

Petra Babić

Rooseveltov trg 6, Zagreb

Jednogodišnje istraživanje gonadnog ciklusa školjkaša *Dreissena polymorpha* provedeno je na populaciji iz hidroakumulacijskog jezera Dubrava. Razvojni stadiji gonada analizirani su na preparatima izrađenim klasičnim histološkim tehnikama. Omjer spolova bio je približno 1:1, a dvospolci nisu pronađeni. Gametogeneza započinje tijekom jeseni, a razvoj gameta ubrzava se u proljeće. Do mriještenja dolazi tijekom kasnog proljeća i ljeta. Većina jedinki reproduktivni ciklus završava u srpnju. Najviša prosječna vrijednost indeksa spolne zrelosti utvrđena je u srpnju, a najniža u kolovozu. U sinkronitetu gonadnog ciklusa između spolova postoje razlike tijekom faze mirovanja i gametogeneze, dok su za vrijeme mriještenja mužjaci i ženke sinkronizirani. Utvrđena je i prisutnost metilja *Echinoparyphium recurvatum, Bucephalus polymorphus* i *Aspidogaster* sp., što negativno djeluje na razvoj gonada.

(42 stranice, 24 slike, 2 tablice, 94 literaturnih navoda; jezik izvornika: hrvatski)

Rad je pohranjen u Središnjoj biološkoj knjižnici

Ključne riječi: reproduktivni ciklus, razvojni stadiji gonada, indeks spolne zrelosti, metilji

Voditelj: Dr. sc. Jasna Lajtner, doc.

Ocjenjivači: Dr. sc. Jasna Lajtner, doc.
Dr. sc. Ines Radanović, izv. prof.
Dr. sc. Marina Cindrić, red. prof.

Rad prihvaćen: 16. Siječnja 2013.

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Graduation Thesis

GONADAL CYCLE OF MUSSEL *Dreissena polymorpha* (PALLAS, 1771) IN THE DAM RESERVOIR DUBRAVA

Petra Babić
Rooseveltov trg 6, Zagreb

The one-year study of a gonadal cycle of a mussel *Dreissena polymorpha* was conducted on a population of the dam reservoir Dubrava. Developmental stages of gonads were analyzed on slides made by classic histological techniques. The sex ratio was approximately 1:1, and hermaphrodites were not found. Gametogenesis begins in autumn. The spawning occurs during late spring and summer. Most individuals reproductive cycle ends in July. The highest average value of sexual maturity index were determinated in July, and lowest in August. Differences between two sexes ocurred in the timing of the resting phase and gametogenesis, while during the spawning males and females were synchronized. The presence of endoparasites trematoda *Echinoparyphium recurvatum*, *Bucephalus polymorphus* i *Aspidogaster* sp. was identified, which negatively affects the development of the gonads.

(42 pages, 24 figures, 2 tables, 94 references; original in: croatian)

Thesis deposited in the Central biological library

Key word: reproductive cycle, gonad stages, sexual maturity index, trematoda

Supervisor: Dr. Jasna Lajtner, Asst. Prof.
Reviewers: Dr. Jasna Lajtner, Asst. Prof.
Dr. Ines Radanović, Assoc. Prof.
Dr. Marina Cindrić, Prof.

Thesis accepted: January 16, 2013

SADRŽAJ:

1. UVOD....1
   1.1. OSNOVNA OBILJEŽJA VRSTE *Dreissena polymorpha*....1
      1.1.1. ZOOGEOGRAFIJA VRSTE....1
      1.1.2. VANJSKI IZGLED....2
      1.1.3. UNUTRAŠNJA GRAĐA....3
      1.1.4. EKOLOGIJA VRSTE....7
   1.2. CILJ ISTRAŽIVANJA....12
2. MATERIJAL I METODE....14
   2.1. PODRUČJE ISTRAŽIVANJA....14
   2.2. SAKUPLJANJE UZORAKA ŠKOLJKAŠA....15
   2.3. IZRADA HISTOLOŠKIH PREPARATA....15
   2.4. OBILJEŽJA GONADA....16
      2.4.1. RAZVOJNI STADIJ GONADA....16
      2.4.2. INDEKS SPOLNE ZRELOSTI....17
      2.4.3. PARAZITI....17
   2.5. OBRADA PODATAKA....17
3. REZULTATI....18
   3.1. OMJER SPOLOVA....18
   3.2. OBILJEŽJA GONADA....18
      3.2.1. RAZVOJNI STADIJ GONADA....19
      3.2.2. INDEKS SPOLNE ZRELOSTI....26
   3.3. METILJI....27
      3.3.1. VRSTA *Echinoparyphiuim recurvatum* (Echinostomatidae)....28
      3.3.2. VRSTA *Aspidogaster* sp. (Aspidogastridae)....28
      3.3.3. VRSTA *Bucephalus polymorphus* (Bucephalidae)....30
4. RASPRAVA....32
   4.1. ODNOS SPOLOVA....32
   4.2. OBILJEŽJA GONADA....32
   4.3. METILJI....34
5. ZAKLJUČCI....36
6. LITERATURA....37

1. UVOD

1.1. OSNOVNA OBILJEŽJA VRSTE *Dreissena polymorpha*

Dreissena polymorpha (Pallas, 1771) slatkovodni je školjkaš, vrsta koja je iz mora naselila i vode na kopnu. Jedna je od najdominantnijih vrsta u rijekama i jezerima Europe (Stranczykowska, 1977). Na osnovi brojnih istraživanja, Međunarodni savez za očuvanje prirode (IUCN) proglasio je vrstu *D. polymorpha* jednom od 100 najopasnijih invazivnih vrsta na svijetu (Global Invasive species Database, 2005).

Sistematika vrste prikazana je prema Nutall (1990).

CARSTVO: ANIMALIA

KOLJENO: MOLLUSCA

RAZRED: BIVALVIA Linnaeus, 1758

PODRAZRED: HETERODONTA Neumayr, 1884

RED: VENEROIDA H. & A. Adams, 1856

NATPORODICA: DREISSENOIDEA Gray, 1840

PORODICA: DREISSENIDAE Gray, 1840

ROD: *DREISSENA* Van Beneden, 1835

PODROD: *Dreissena* s. str. Van Beneden, 1835

VRSTA: *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771)

1.1.1. ZOOGEOGRAFIJA VRSTE

U vrijeme pliocena vrsta *D. polymorpha* bila je široko rasprostranjena na području Europe, a nakon zadnjeg ledenog doba zadržala se samo na području Crnog i Azovskog mora te Kaspijskog jezera (Wiktor, 1963). U posljednja dva stoljeća vrsta je ponovo „osvojila“ gotovo cijelu Europu (Morton, 1969). Godine 1985. pojavila se u Sjevernoj Americi, u

Velikim jezerima (Hebert i sur., 1989), te vrlo brzo i u novim područjima svijeta. Uzrok tomu su najvjerojatnije balastne vode prekooceanskih brodova. Današnja rasprostranjenost vrste pokazuje njenu prilagodljivost na ekološke uvjete prostora u kojem se nalazi, ali i agresivnost u odnosu na druge vrste u prostorima u kojima se pojavljuje.

Najstariji podaci o vrsti *D. polymorpha* u Republici Hrvatskoj datiraju još iz 19. st. Dubrovački konhiolog Kuzmić pronašao je sredinom 19. st. na dubrovačkom području prazne ljušture koje su iz rijeke Bojane, koja teče od Skadarskog jezera (Crna Gora i Albanija) i ulijeva se u Jadransko more, morskom strujom dospijele na dubrovačke obale. U rijeci Dunav ova je vrsta zabilježena još u 19. stoljeću (Clessin, 1887), odakle se postepeno proširila i u rijeku Savu. Istraživanja provedena 70-ih godina prošlog stoljeća pokazala su da je najzapadnija točka njenog rasprostranjenja bila ispod ušća rijeke Drine u rijeku Savu (Matoničkin i sur., 1975). Krajem prošlog stoljeća *D. polymorpha* se naglo počela širiti vodotocima Hrvatske. Do danas je pronađena na slijedećim lokalitetima: u rijeci Dravi kod Pitomače (Lajtner i Klobučar, 1996), u akumulacijskom jezeru hidroelektrane Dubrava (kod Preloga) (Mišetić i sur., 1991), u akumulacijskim jezerima hidroelektrana Čakovec i Varaždin (Mrakovčić i sur., 2003), u jezeru Čingi-Lingi kod Koprivnice (Kranjčev, 1996), a 2002. godine otkrivena je i u jezeru Jarun u Zagrebu (Lajtner i sur., 2005). U parku prirode Kopački rit pronađena je 2003. godine (Lajtner i sur., 2005).

1.1.2. VANJSKI IZGLED

Školjka ima oblik trokuta izvedenog na različite načine odakle potječe ime za vrstu *polymorpha* (grčki *poly* – mnogo, *morphe* – oblik), a u hrvatskom jeziku ime vrste je raznolika trokutnjača (Slika 1) (Matoničkin, 1981; Morton, 1969, 1993).

Ljušture su žute do sive boje, a ukrasi (šare) su u obliku cik-cak linija i pruga tamnosmeđe boje što podsjeća na zebrine šare i od tuda potječe englesko ime vrste, zebra mussel.

Ljušture zajedno čine školjku, koja je građena od tri sloja: periostrakum, ostrakum i hipostrakum. Prosječna duljina školjke iznosi 25 – 40 mm, visina 13 – 18 mm, a širina 16 do 23 mm (Pfleger, 1990). Ljušture su tanke, a povezane su elastičnim ligamentom na leđnoj strani.



Slika 1. Vanjski izgled vrste *D. polymorpha* (snimio I. Lajtner).

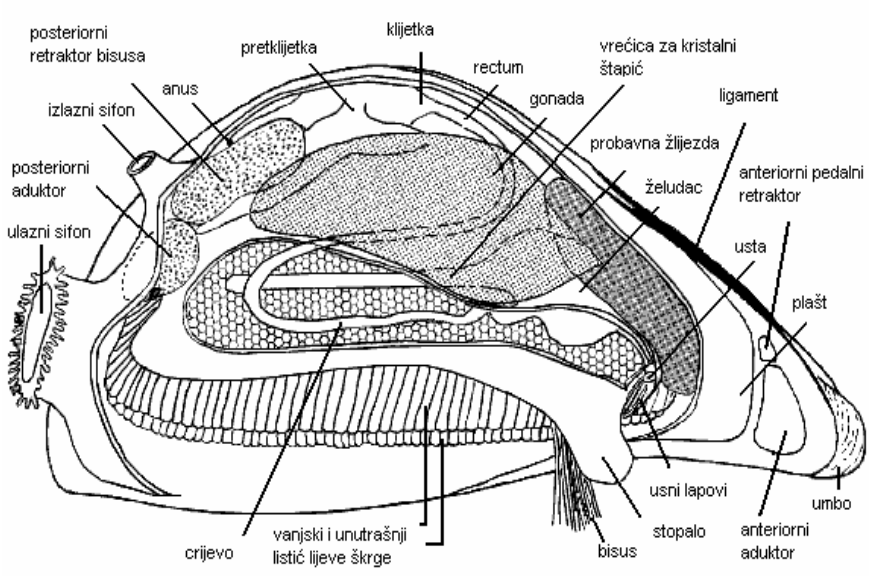
1.1.3. UNUTRAŠNJA GRAĐA

KOŽNI SUSTAV

Tijelo vrste *D. polymorpha* obavijeno je tankim epitelnim plaštem (Morton, 1969a, 1993; Claudi i Mackie, 1994), unutar kojeg je prostor koji čini plaštanu šupljinu s pripadajućim organima. Plašt je građen od vanjskog (ljuštura), srednjeg (osjetni) i unutarnjeg nabora koji je ujedno i najdeblji i građen je od prstenastih i uzdužnih mišića. U posteriornom dijelu tijela plašt je produžen u dvije kratke cijevi, sifone, koje se otvaraju u vanjsku sredinu. Na trbušnoj strani tijela smješteno je stopalo (Morton, 1969a, 1993) pomoću kojeg se životinja kreće. Uz bazu stopala smještena je bisusna žlijezda koja luči sekret koji se u vodi skrutne u dugačka žilava vlakna tzv. bisus (Morton, 1969a, 1993) koji služi životinji za pričvršćivanje za tvrdu podlogu (Slika 2).

MIŠIĆNI SUSTAV

Za ljušture su s unutarnje strane pričvršćeni anteriorni i posteriorni aduktor, anteriorni pedalni retraktor, posteriorni pedalni aduktor te anteriorni i posteriorni retraktor (Yonge i Campbell, 1968). Anteriorni mišići pričvršćeni su za apikalni septum, a posteriorni za udubinu koja se nalazi uz liniju plašta. Između anteriornog pedalnog retraktora i posteriornog



Slika 2. Unutrašnja građa vrste *D. polymorpha* (prilagođeno prema: Claudi i Mackie, 1994).

pedalnog aduktora smješten je pedalni elevator. Zatvaranje školjke događa se kontrakcijom anteriornog i posteriornog aduktora, da bi se prestankom mišićne kontrakcije, uslijed čega se ligamenti zatežu, školjka otvorila (Yonge i Campbell, 1968; Morton, 1969a, 1993). Ligamenti djeluju kao antagonisti mišićima aduktorima.

Kod otvaranja školjke uočavaju se organi plaštane šupljine: plašt, škrge te utrobna vreća koja je izvana trepetiljkava i smještena je između škrga. U utrobnoj vreći smješteni su ostali tjelesni organi (Morton, 1969a, 1993; Claudi i Mackie,1994).

DIŠNI SUSTAV

Disanje vrste *D. polymorpha* odvija se pomoću parnih trepetiljkavih škrga (ktenidije) koje su velike i pružaju se kroz cijelu plaštanu šupljinu (Morton, 1969a, 1993; Claudi i Mackie, 1994). Velika površina škrga na kojima se nalaze škržna vlakanca i trepetiljke omogućavaju laku izmjenu plinova, a sustavom trepetiljka škrge čine glavne organe za skupljanje hrane filtriranjem. Histološka je karakteristika svih dijelova tijela koji su unutar plaštane šupljine (osim stopala) da su prekriveni trepetljikavim epitelom što je vrlo važno za hranjenje i disanje. Upravo stoga školjkaši se nazivaju filtrirajućim organizmima jer iz vode koja ulazi u njihovu plaštanu šupljinu izdvajaju hranjive tvari te izmjenjuju plinove za disanje.

PROBAVNI SUSTAV

U prednjem dijelu tijela na škrge se nastavljaju dva usna lapa. Građa svakog usnog lapa je od dva listića koji su trepetljikavi te preuzimaju sitne čestice promjera oko 0,05 mm hrane skupljene filtriranjem i provode ih do usta. Čestice tjerane trepetljikama dospijevaju u usta, a zatim u jednjak i želudac. Oni su dio probavila u koje još pripada vrećica za kristalni štapić te srednje i stražnje crijevo (Morton, 1969b, 1993). Veće čestice skupljaju se u uglovima krpastih usisnih nastavaka i povremeno se mišićnim trzajima odbacuju na stijenke plašta. Tvari koje su skupljene filtriranjem pomoću hranidbenih struktura, a nisu ušle u probavilo (pseudofekalije) izbacuju se kroz izlazni sifon u vanjsku okolinu. Hranidbene tvari iz usta kroz kratki jednjak dođu u želudac. Želudac se sastoji od prostrane želučane vreće i cjevastog želučanog nastavka. Šupljina želučanog cjevastog nastavka podijeljena je parnim naborima stijenki na dva kata. Donji kat izgrađuje prolaz prema crijevu, a gornji je bogat žlijezdama i stvara galertasto-enzimski štapić (kristalni štapić). Kristalni štapić svojim okretanjem u smjeru kazaljke na satu pomaže u miješanju sadržaja želuca te potiskuje čestice hrane jer dolazi do mehaničkog pokreta samog želuca. Na želudac se nastavljaju srednje i stražnje crijevo (Morton, 1969b).

Probavna žlijezda (žlijezda srednjeg crijeva) parna je struktura sastavljena od velikog broja kanalića. Kanalići su građeni od dva tipa stanica, trepetljikavih manjih na bočnim dijelovima tubula u grupama po dvije ili tri i većih probavnih stanica koje sadrže velike vakuole s fagocitiranim sadržajem. Proces hranjenja i probave školjkaša najbolje je proučio Morton (1969b, 1993). Hrana se sastoji od fitoplanktona i zooplanktona, bakterija, detritusa i drugih organskih tvari (Maclsaac i sur., 1991, 1992, 1995). Vrsta *D. polymorpha* filtrira i organske i anorganske tvari iz vode. Najveća je iskoristivost hranjivih čestica veličine 5 do 35 mm u promjeru, no ovaj školjkaš može filtrirati bakterije manje od jednog μm.

OPTJECAJNI SUSTAV

Školjkaš *D. polymorpha* je vrsta koja ima otvoreni optjecajni sustav što znači da hemolimfa ne struji samo po krvnim žilama nego se nakon nekog vremena izlijeva u hemolimfne sinuse (hemocel). Trodjelno srce građeno je od dvije pretklijetke i jedne klijetke kao i kod ostalih školjkaša. Smješteno je na dorzalnoj strani tijela (Morton, 1969a). Kroz klijetku prolazi stražnji dio crijeva (rectum). Na stijenci perikarda smještena je perikardijalna

žlijezda. Hemolimfa bogata kisikom, iz škrga i plašta dolazi u pretklijetke a potom i u klijetku. Iz klijetke hemolimfa mrežom žila odlazi prema tijelu. Tu se vrši izmjena dišnih plinova, hranjivih tvari i produkata metabolizma između tjelesnih stanica i hemolimfe. Hemolimfa se nakon toga ponovno skuplja u krvne žile i ide u škrge i plašt gdje se oksigenira.

EKSKRECIJSKI SUSTAV

Vrsta *D. polymorpha* ima dva metanefridija građena kao cijev U-oblika smještena između stražnjeg retraktora bisusa i stražnjeg aduktora. Proksimalni dio nefridija je tanka trepetiljkava cijev koja se otvara u perikard renoperikardijalnim otvorom odakle preuzima primarnu mokraću. U stijenci perikarda smještena je perikardijalna žlijezda koja ima važnu ulogu u ultrafiltraciji hemolimfe te u procesima detoksikacije (Giamberini i Pihan, 1996). Suvišna voda se iz tijela izbacuje putem metanefridija (Morton, 1969b). Proces ekstrakcije započinje filtriranjem hemolimfe kroz perikardijalnu žlijezdu u šupljinu perikarda (Giamberini i Pihan, 1996). Iz perikarda, profiltrirana tekućina (tj. primarna mokraća) ulazi preko perikardijalnog otvora u proksimalni dio metanefridija. Tu se koncentrira i stvara sekundarna mokraća. Mokraća se oslobađa kroz nefridioporu u suprabranhijalni prostor odakle se kroz izlazni sifon izbacuje van iz tijela školjkaša (McMahon, 1991).

ŽIVČANI I OSJETILNI SUSTAV

Vrsta *D. polymorpha* ima vrlo jednostavan i simetričan živčani sustav. Sastoji se od parnih ganglija, konektiva, komisura i perifernih živaca. Središnji dio živčanog sustava čini mali parni cerebralni ganglij koji je srašten s pleuralnim ganglijem. Smješten je u prednjem dijelu tijela, blizu usta. Iz cerebro-pleuralnog ganglija izlaze dvije konektive sa svake strane, od kojih jedna vodi prema pedalnom gangliju, a druga prema stražnjem dijelu ka viscero-parijetalnom gangliju. Cerebro-pleuralni ganglij inervira prednji dio tijela, prednji mišić zatvarač, prednji dio plašta, usne lapove i usta. Viscero-parijetalni ganglij inervira stražnji mišić zatvarač, škrge, stražnji dio plašta i sifone dok pedalni ganglij inervira stopalo (Morton, 1993).

Osjetni sustav čine stanice koje su najbolje razvijene u onim tkivima koja su u direktnom kontaktu s vanjskom okolinom, a to su rub plašta i sifoni (ulaznog i izlaznog otvora). Njihov osjetni sustav može svojim fotoreceptornim stanicama registrirati intenzitet

svijetlosti, dok druge imaju osjetljivost na podražaje u vodi te dovode do zatvaranja školjke (Morton, 1993).

RASPLODNI SUSTAV

Školjkaš *D. polymorpha* je razdvojenog spola. Gonade su parne i smještene u utrobnoj vreći (Morton, 1993a). Jajnici i sjemenici sastoje se od zametnih cjevčica (folikula) u kojima se nalaze razvojni stadiji gameta. Oocite su pričvršćene za zametni epitel dok ne postanu zrele. Zreli spermiji su karakteristično raspoređeni s bičevima usmjerenima prema lumenu folikula. Zrele gamete se izvode kratkim jajovodima i sjemenovodima koji se otvaraju u plaštanu šupljinu i zajedno s vodom izbacuju kroz izlazni (kloakalni) sifon (Morton, 1993).

1.1.4. EKOLOGIJA VRSTE

Vrsta *D. polymorpha* može podnijeti različite promjene u okolišu. Primarno je slatkovodna, ali je pronađena i u bočatim vodama (salinitet do 8 ‰). Može izdržati visoke ili niske temperature, isušivanja, gladovanja, velike razlike u količini otopljenog kisika i kalcija, niža zagađenja, ali je nema u jako zagađenim vodama (Claudi i Mackie, 1994).

ABIOTIČKI EKOLOŠKI UVJETI

Kad se govori o temperaturi, temperaturni prag za rast ove vrste u Europi je od 11 do 12 °C (Waltz, 1978), a za razmnožavanje i razvoj ličinki od 15 do 17 °C (Morton, 1969d; Stanczykowska, 1977). Za razliku od Europe, u Sjevernoj Americi u Velikim jezerima prag za gametogenezu je 10 °C, za rast je 8 do 10 °C, dok je za razvoj ličinke temperaturni prag od 14 do 16 °C (Claudi i Mackie, 1993)

Na pojavu i širenje raznolike trokutnjače također utječe i koncentracija kalcija u vodi. Naime, izrazito niske koncentracije kalcija ovi školjkaši ne mogu preživjeti jer je kalcij važan sastavni dio školjke (Claudi i Mackie, 1993). Utvrđeno je da koncentracija od 28 do 108 mg/L u jezerima osigurava uspješan rast ove vrste (Stanczykowska, 1977).

Vrijednost pH također je od važnosti za preživljavanje školjkaša. Navedene vrijednosti su najniže moguće za preživljavanje, a kreću se od 6,5 za odrasle školjkaše i za ličinke od 6,9

(Claudi i Mackie, 1994). Za razmnožavanje ta vrijednost iznosi 7,4 kao najniža vrijednost, a za pozitivan rast školjkaša vrijednost treba biti iznad 8,3 (Hincks i Mackie, 1997).

Za uspješan razvoj i razmnožavanje vrste *D. polymorpha* važna je i količina otopljenog kisika. U prirodnim staništima vrsta je prisutna u vodama gdje je zasićenost kisikom iznad 90 % (Zhadin, 1946), ali može podnijeti velike razlike u koncentracijama. Nekoliko dana može preživjeti i u anaerobnim uvjetima (Matthews i McMahon, 1999), a mogu podnijeti i zasićenje kisika od samo 25 % (Karatayev i sur., 1998).

Ova vrsta je filtrirajući organizam tako da brzina strujanja vode ima velik utjecaj kako na naseljavanje i pričvršćivanje tako i na sposobnost filtracije. Školjkaši izbjegavaju lokacije s velikom brzinom protjecanja, a ukoliko se i pričvrste mogu se naknadno odvojiti od podloge i preseliti na neke druge, povoljnije lokacije. Brzina strujanja direktno utječe na hranjenje školjkaša (proces filtracije) pa s time utječe i na njihov rast. Schneider i suradnici (1998) navode da velike rijeke s velikom brzinom strujanja voda i velikom količinom suspendiranih anorganskih tvari znatno otežavaju rast i razvoj školjkaša.

Raznolika trokutnjača živi pričvršćena na čvrstim prirodnim podlogama kao što su kamenje, stijene, grane i korijenje drveća te na umjetnim podlogama kao što su plastika, staklo, guma i metal. Isto tako, može biti pričvršćena na vodene makrofite (Karatayev i sur., 1998), pjesak ili mulj te na vodene beskralješnjake (Carlton, 1993). Ova vrsta rijetko pravi kolonije na mekanoj podlozi. Međutim, Berkmann i suradnici (1998) ustvrdili su da školjkaši koloniziraju zrnca pijeska manja od 1 mm i zatim ih svojim bisusnim nitima povezuju skupa stvarajući konglomerate te na taj način „osvajaju“ mekane podloge. Sama ljuštura i bisusne niti idealna su prilagodba na sjedilački način života (Claudi i Mackie, 1993).

Dubina na kojoj se naseljavaju školjkaši ovisi o vrsti podloge, izvoru hrane, izloženosti valovima te smrzavanju tj. zamrzavanju vode. Europska populacija ovog školjkaša pojavljuje se na dubini od 0,1 m (Lewandwski, 1982) do 50 do 60 m (Grim, 1971; Walz, 1973, Dario, 1978).

Prema nekim autorima vrsta *D. polymorpha* može preživjeti od 5 do 6 dana izvan vode (Smirnova, 1983; Shorbatov i sur., 1994). No, Carlton (1993) navodi da u idealnim uvjetima juvenilne jedinke mogu preživjeti 3, a odrasle čak 10 dana.

BIOTIČKI EKOLOŠKI ČIMBENICI

PREDATORI

Vrsta *D. polymorpha*, s visokom nutritivnom vrijednošću (60,7 % proteina, 12 % masti, 19 % ugljikohidrata) (Cleven i Frenzel, 1992), što se i sezonski može mijenjati, važan je plijen ribama, pticama i rakovima.

Ličinkama školjkaša se hrani deset europskih i pet sjevernoameričkih vrsta riba (van der Velde i sur., 1994; Limburg i Ahrend, 1994; Molloy i sur., 1997). Odraslim jedinkama ove vrste hrani se 38 ribljih vrsta. U Sjevernoj Americi najbolje proučen predator je vrsta *Aplodinotus grunniens* (French i Bur, 1993), a u Europi bodorka (*Rutilus rutilus*) (Martyniak i sur., 1987).

Među najbolje istraženim predatorima ove vrste su ptice. Čak 36 vrsta vodenih ptica hrani se odraslim jedinkama ovog školjkaša. Pet vrsta pataka (*Aythya fuligula, A. ferina, A. marila, A. affinis, Bucephala clangula*) i liska (*Fulica atra*) najbolje su istraženi predatori vrste *D. polymorpha* (Molloy i sur., 1997).

Veslonošci, riječni rakovi i rakovice također su poznati kao predatori vrste *D. polymorpha.*

PARAZITI

Najčešći paraziti koje imaju odrasli školjkaši su trepetljikaši i metilji. Priroda odnosa između trepetljikaša i domadara kreće se od komenzalizma do parazitizma (Bradbury, 1994).

Do sada je opisano sedam rodova metilja koji parazitiraju na vrsti *D. polymorpha*: *Bucephalus, Phyllodistomum, Echinoparyphium* i *Echinostoma, Sanguinicola, Leucochloridiomorpha* i *Aspidogaster* (Molloy i sur., 1997). Jedinka inficirana metiljima može imati i do jedne trećine manju suhu težinu od zdrave jedinke, zbog otežanog hranjenja i disanja uzrokovanog prisutnošću sporocista u škrgama (Molloy i sur., 1997). Također, dokazan je i negativan učinak na rasplodni sustav jer su gonade jedno od primarnih mjesta infekcije (Lajtner i sur., 2008).

EKOLOŠKI KOMPETITORI

Kako odrasla jedinka vrste *D. polymorpha* živi pričvršćena na podlogu, glavni ekološki kompetitori su spužve (Spongia), obrubnjaci (Hydrozoa), mahovnjaci (Bryozoa) i drugi školjkaši Navedeni kompetitori su i u kompeticiji za hranu osim za životni prostor (Molloy i sur., 1997).

ŽIVOTNI CIKLUS

Razvoj raznolike trokutnjače ide iz slobodno plivajuće veliger ličinke što je karakteristika morskih školjkaša, čime ova vrsta predstavlja netipičnost među slatkovodnim školjkašima.

Životni ciklus *D. polymorpha* dijeli se u tri stadija: ličinački, juvenilni i adultni (Ackerman i sur., 1994; Claudi i Mackie, 1994). Dok se ličinka veliger razvija u planktonu, juvenilne i adultne jedinke pričvršćene su za podlogu.

Adultne jedinke su spolno zrele već tijekom prve godine života, kad su prosječno duge 8 do 10 mm (Mackie i sur., 1989). Proces gametogeneze počinje u kasnu jesen, a u proljeće dolazi do naglog rasta jajnih stanica (oocita) i spermija (Pathy, 1994).

Jako visok fekunditet jedna je od glavnih prednosti ove vrste. Naime, ženka godišnje može proizvesti i do 1 500 000 jaja (Borcherding, 1991; Neumann i sur., 1993, Lajtner, 2005), dok se broj spermija koje proizvodu mužjaci kreće oko deset bilijuna (Sprung, 1991). Idealna temperatura za mrijest je od 15 do 17 ºC (Pathy, 1994; Claudi i Mackie, 1994) iako se jaja i spermiji počinju oslobađati već kad temperatura vode prijeđe 12 °C (Borcherding, 1991). Početak mrijesta u direktnoj je vezi s količinom hranjivih tvari (Gist i sur., 1997; Wacker i Von Alert, 2003) što se obično događa tijekom svibnja i lipnja, no ima i iznimaka. U jezeru Erie (Velika jezera) mrijest počinje u svibnju i traje do kasnog listopada, ovisno o temperaturi vode (Ackerman i sur., 1994).

Oplodnja je vanjska, a kao glavni čimbenik koji dovodi do otpuštanja gameta navodi se temperatura iznad 12 °C (Nichols, 1996). Embrionalni razvoj oplođene jajne stanice uključuje spiralno brazdanje, blastulaciju i gastrulaciju (Ackerman i sur., 1994). Ovisno o temperaturi vode, iz gastrule se kroz 6 do 20 sati razvija slobodno plivajuća ličinka trohofora

koja prelazi u veliger ličinku. Razvoj dalje ide u smjeru pediveliger ličinke koja se počinje spuštati prema dnu gdje se bisusnim nitima pričvršćuje za čvrste podloge. Daljnjim procesom preobrazbe nastaje postveliger ličinka koja je prelazni oblik prema juvenilnim školjkašima. Ovisno o temperaturi vode, razvoj od oplođenog jajeta do juvenilne jedinke može trajati od 8 do 240 dana (Ackerman i sur., 1994).

Životni prosjek ovog školjkaša u Europi iznosi 4 do 5 godina no može živjeti i do 7 godina (Stanczykowska, 1977). U Sjevernoj Americi živi prosječno 1,5 do 2 godine (Mackie i sur., 1989). Najgušće populacije školjkaša u jezerima smještene su u litoralnoj i sublitoralnoj zoni na dubini od 2 do 12 m (Stanczykowska, 1977). U Štetinskom jezeru (Poljska) utvrđena je gustoća od 114.000/m^2 (Wiktor, 1963). Na umjetno postavljenim betonskim podlogama u akumulacijskom jezeru Dubrava, na dubini od 5 metara, zabilježena je gustoća od 164.408 jedinki/m^2, dok je na dubini od 10 metara gustoća iznosila 80.741 jedinki/m^2 (Erben i sur., 2000).

MEHANIZMI ŠIRENJA

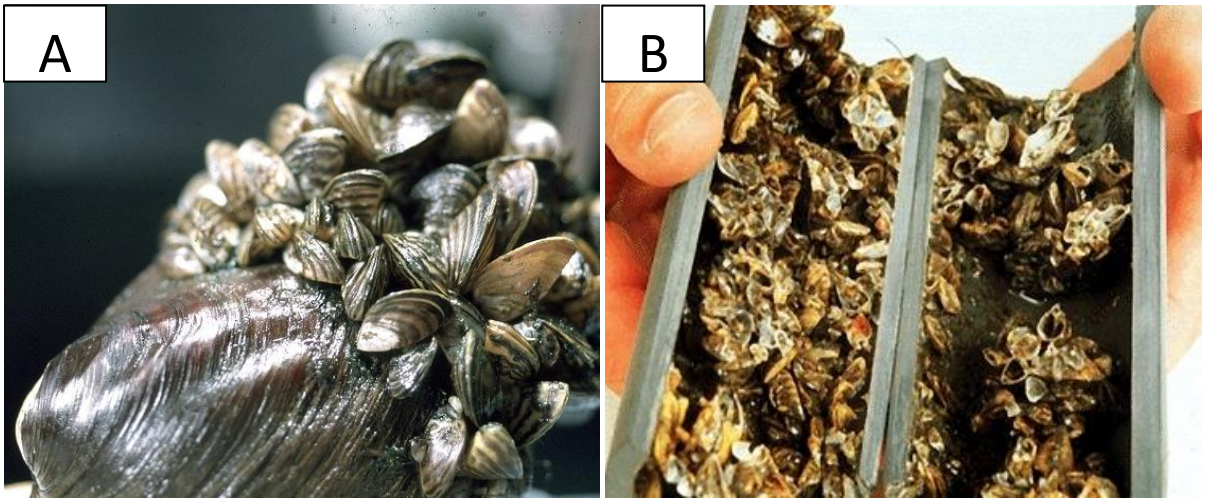
Opisana su 23 potencijalna mehanizma širenja ove vrste. Od toga su samo tri prirodna, a odnose se na vodene struje, ptice i druge vodene organizme, dok su ostali mehanizmi vezani uz aktivnost čovjeka (Carlton, 1993). Tu je najznačajniji mehanizam širenja pomoću balastnih voda. Na taj su se način jedinke najvjerojatnije proširile iz Europe u Sjevernu Ameriku (Mackie, 1999). U ostale mehanizme ubrajaju se ribarski brodovi i ribarenje te umjetni vodeni putevi, sustavi za navodnjavanje, umjetne akumulacije i slično koji također pogoduju širenju ove vrste.

UTJECAJI VRSTE

Osim što je izuzetno uspješna invazivna vrsta koja brzo postaje dominantna u novom prostoru, *D. polymorpha* učinkovito mijenja okoliš koji zauzme. Na taj način mijenja, direktno ili indirektno, dostupnost resursa drugim organizmima uzrokujući tako fizičke promjene stanja biotičkih i abiotičkih čimbenika okoliša (Jones i sur., 1994). Uzimajući velike količine fitoplanktona iz vode, raznolika trokutnjača na ovaj način zapravo oduzima hranu zooplanktonu (Leach, 1993; Nichols i Hopkins, 1993; Fahnenstiel i sur., 1995a, b; Karatayev i

sur., 1997; Bastviken i sur., 1998), a filtracijom povećava prozirnost vode i smanjuje količinu planktonskih algi (Mellina i sur. 1995). Također, obrasta i bentičke kralješnjake i druge školjkaše (Slika 3A) čime onesposobljuje njihove normalne aktivnosti hranjenja i kretanja (Mackie, 1991).

Od velikog je značaja i socio-ekonomski utjecaj *D. polymorpha* jer se svojim bisusnim nitima pričvršćuje na brodove, motore, ribarske mreže, dokove. Osim toga, utječe na snabdijevanje vodom jer začepljujući cjevovode smanjuje njihov volumen (Slika 3B), uzrokuje koroziju cijevi, a svojim metaboličkim procesima i odumiranjem stvara neugodan miris i okus vode (Claudi i Mackie, 1993).



Slika 3. A i B. Obraštaj vrste *D. polymorpha* A. na školjkašu (preuzeto sa: http://www.forestryimages.org/images/768x512/1299199.jpg)
B. Unutar vodovodnih cijevi (preuzeto sa: http://www.seagrant.sunysb.edu/Images/Uploads/ArticleDefault/zmpipe.jpg)

1.2 CILJ ISTRAŽIVANJA

Ovaj slatkovodni školjkaš jedan je od najagresivnijih invazivnih vrsta koji naseljava rijeke i jezera Europe i posebno Sjeverne Amerike.

Raznolika trokutnjača ima godišnji ciklus sazrijevanja gonada koji uvelike ovisi o nizu abiotičkih (npr. temperatura vode, dubina, vrsta supstrata) i biotičkih čimbenika okoliša (npr. količina raspoložive hrane), a slobodno plivajuća ličinka veliger omogućuje invaziju i dominaciju u novom prostoru.

U Hrvatskoj je *D. polymorpha* zabilježena još u 19. stoljeću, a danas je prisutna u cijelom toku hrvatskog dijela Drave i Dunava. Svojom aktivnošću istiskuje autohotne vrste školjkaša, smanjuje količinu hrane te mijenja sastav i strukturu zajednice riječnog dna. Početkom devedesetih godina 20. stoljeća *D. polymorpha* prvi je put bila pronađena u akumulacijskom jezeru HE Dubrava (Mišetić i sur., 1991). Gustoćom svojih populacija u međuvremenu je u potpunosti prekrile betonske i metalne dijelove brane te asfaltirane obale hidroakumulacijskog jezera, a pojavila se i u postrojenjima strojarnice uzrokujući velike probleme u protjecanju vode (Erben i sur., 2000).

Za istraživanje gonadnog ciklusa vrste *D. polymorpha* u hidroakumulaciji Dubrava postavljeni su slijedeći ciljevi istraživanja:

1. Utvrditi spol jedinki te njihov omjer

2. Procijeniti razvojne stadije gonada i utvrditi u kojoj je mjeri reproduktivni ciklus sinkroniziran kod mužjaka i ženki

3. Izračunati indeks spolne zrelosti

4. Utvrditi prisutnost endoparazita (prvenstveno metilja) te njihov utjecaj na reproduktivni ciklus školjkaša

2. MATERIJAL I METODE

2.1. PODRUČJE ISTRAŽIVANJA

Drava je srednjoeuropska rijeka ukupne slivne površine od 42.238 km^2 koja izvire u južnom Tirolu u Italiji, nastavljajući svoj put prema istoku kroz Austriju, Sloveniju, Hrvatsku, djelomično pojasom hrvatsko-mađarske granice te se konačno kod Aljmaša, na granici Hrvatske sa Srbijom ulijeva u Dunav. Ukupna dužina Drave je 724 km, a duž njezinog toka izgrađene su ukupno 22 hidroelektrane, od toga jedanaest u Austriji, osam u Sloveniji. Na svom toku kroz Hrvatsku, Drava je uzvodno od rijeke Mure pregrađena tri puta: HE Varaždin (u pogonu od 1975.), HE Čakovec (u pogonu od 1982.) i HE Dubrava (u pogonu od 1989.) (Slika 4).



Slika 4. Hidroelektrane na rijeci Dravi.

(preuzeto sa: http://www.nationsonline.org/oneworld/map/google_map_croatia.htm)

HE Dubrava je višenamjenska protočno derivacijska hidroelektrana dravskog sliva te predstavlja posljednju stepenicu na dionici Drave od granice Slovenije do utoka Mure, a sastoji se od akumulacijskog jezera, obodnih kanala, brane, dovodnog kanala, strojarnice i odvodnog kanala.

Vrsta *D. polymorpha* se u akumulacijskom jezeru HE Dubrava pojavila krajem osamdestih i početkom devedesetih godina prošlog stoljeća (Mišetić i sur., 1991).

2.2. SAKUPLJANJE UZORAKA ŠKOLJKAŠA

Prikupljanje odraslih školjkaša provedeno je od siječnja do prosinca 2000. godine (siječanj, ožujak, travanj, lipanj, srpanj, kolovoz, listopad, prosinac), u prosjeku svakih 35 do 40 dana. Primjerci su uzeti u akumulacijskom jezeru hidroelektrane Dubrava s dubine od 3 m. Primjerci su do laboratorija preneseni u plastičnim, 20-litarskim posudama koje su bile ispunjene jezerskom odnosno riječnom vodom.

2.3. IZRADA HISTOLOŠKIH PREPARATA

Dolaskom u laboratorij, životinje su stavljene u dva protočna akvarija, volumena 100 litara, s dekloriranom vodom. U narednih 24 sata životinje se nije hranilo, nakon čega se pristupilo daljnjoj analizi. Za histološku analizu uzeto je 10 jedinki, ukupno 80 školjkaša u vremenu istraživanja. Nakon provedbe morfometrijskih mjerenja (duljina, širina, visina), školjke su pažljivo otvorene. U tu svrhu bilo je potrebno odvojiti utrobnu vreću (u kojoj su smješteni gonada, želudac, crijevo, probavna žlijeza, bisusna žlijezda, stopalo i dio mišića aduktora) od ostalih tkiva (škrge, plašt, srce, bubreg, dio mišića aduktora). Za histološku analizu uzorci su fiksirani 24 sata u Bouinovom fiksativu, nakon čega je slijedilo ispiranje u 75 %-tnom etanolu u slijedeća 24 sata. Slijedila je dehidracija uzoraka tkiva kroz niz alkohola rastućih koncentacija: 80 %, 96 %, 96 %, 100 %, 100 %-tni etanol. U svakom alkoholu tkivo je stajalo jedan sat nakon čega je prebačeno u kloroform i ostavljeno preko noći. Slijedećeg dana uzorci su uklopljeni u Paraplast Plus (točka tališta 56 °C). Preparati su rezani na mikrotomu, model Reichert. Po životinji je izrezano 20 preparata. Rezovi su bili debljine 10 μm, a tijekom rezanja mjerena je dužina utrobne vreće. Preparati su deparafinirani u ksilolu, nizu alkohola padajućih koncentracija i destiliranoj vodi, nakon čega su bojani standardnim metodama za histomorfološku analizu, hemalaun – eozin bojanje (Romeis, 1968). Poslije bojenja preparati su dehidrirani kroz niz alkohola rastućih koncentracija i ksilol, nakon čega su uklopljeni u kanada balzam.

2.4. OBILJEŽJA GONADA

2.4.1 RAZVOJNI STADIJ GONADA

Preparati su pregledani na mikroskopu Olympus CX21, uz ukupno povećanje mikroskopa od 40, 100, 200 i 400x. Ukupno je analizirano 800 preparata (10 po jedinki), procijenjeno je stanje gonada te je zabilježena prisutnost metilja. Također je utvrđen omjer mužjaka i ženki.

Za procjenu razvojnih stadija gonada odabran je kriterij prema Gist i sur. (1997), gdje je 0 – stadij mirovanja; 1 – gametogeneza; 2 – stadij pred mriještenje; 3 – stadij poslije mriještenja (Tablica 1).

Tablica 1. Kriteriji za određivanje razvojnih stadija gonada školjkaša *D. polymorpha* (Gist i sur., 1997).

STANJE	SJEMENIK	JAJNIK
0 **Mirovanje**	Atrofirani i prazni tubuli; nekoliko manjih spermatogonija s malo citoplazme na rubu tubula.	Atrofirani i prazni tubuli; nekoliko oogonija (većih od spermatogonija) prisutno na rubu folikula zajedno s folikularnim stanicama.
1 **Gametogeneza**	Tubuli ispunjeni nediferenciranim, homogenim stanicama kružno raspoređenim od centra ili vakuoliziranim.	Male (<40 µm) oocite pričvršćene za stijenku tubula. Velike oocite (>40 µm) nisu prisutne.
2 **Pred mriještenje**	Spermatide, združene u strukture slične resicama, pružaju se u lumen tubula; spermatocite smještene na rubu tubula; prisutne neke mejotičke figure.	Velike (>40 µm), nepričvršćene oocite u lumenu tubula brojnije su od malih oocita pričvršćenih za stijenku tubula; jezgra povećana.
3 **Poslije mriještenja**	Spermiji, s repićima, pričvršćeni u resicama slične strukture i slobodni u lumenu, resice odvojene od donjeg zametnog sloja; nisu prisutne mejotičke figure.	Povećani tubuli sadrže mnogo malih (<40 µm) pričvršćenih oocita (reduciranih ili ih nema na kraju sezone); nekoliko velikih (>40 µm) slobodnih oocita u lumenu tubula.

2.4.2 INDEKS SPOLNE ZRELOSTI

Indeks spolne zrelosti izračunat je za svaki spol pojedinačno kao srednja vrijednost procijenjenog stadija gonada.

2.4.3. PARAZITI

Na histološkim preparatima analizirana je prisutnost parazita, prvenstveno metilja. Određivanje vrsta provedeno je na osnovu slijedećih radova: Laruelle i sur. (2002) i Lajtner i sur. (2008).

2.5. OBRADA PODATAKA

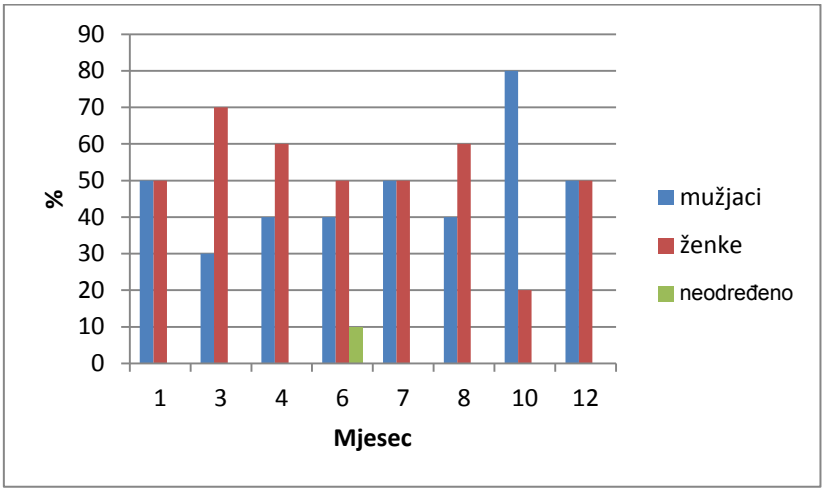
Nakon provedene analize uslijedila je obrada dobivenih podataka. Svi podaci uneseni su u računalo, u bazu podataka programa Microsoft Excel 2007. Grafički prikazi također su izrađeni u programu Microsoft Excel 2007.

3. REZULTATI

Analiza histoloških preparata obuhvatila je ukupno 80 jedinki vrste *D. polymorpha* iz hidroakumulacije Dubrava, tj. po 10 jedinki mjesečno u razdoblju od siječnja do prosinca 2000. godine.

3.1. OMJER SPOLOVA

Od 80 ukupno obrađenih jedinki, bilo je prisutno 38 mužjaka (47,5 %), 41 ženka (51,3 %), a jedan je školjkaš ostao neodređen jer zbog prisutnosti metilja nije bilo moguće pronaći niti jedan gonadni folikul (Slika 5). Omjer spolova mužjaka i ženki bio je 1,00:1,08. Dvospolci nisu pronađeni.



Slika 5. Omjer spolova školjkaša *D. polymorpha* po mjesecima.

3.2. OBILJEŽJA GONADA

Na 800 obrađenih histoloških preparata, 10 po svakoj jedinki, utvrđeni su razvojni stadiji jedniki te indeks spolne zrelosti.

3.2.1. RAZVOJNI STADIJI GONADA

Gonadni ciklus *D. polymorpha* proučavan je kroz osam mjeseci (siječanj, ožujak, travanj, lipanj, srpanj, kolovoz, listopad, prosinac) (Slike 6 do 16). U Tablici 1. su opisani kriteriji za određivanje gonadnog stadija.

Gonadni stadij 1, proces gametogeneze, kod mužjaka je okarakteriziran tubulima ispunjenim nediferenciranim, homogenim stanicama kružno raspoređenim oko centra ili vakoliziranim dok su kod ženki prisutne male (< 40 μm) oocite koje su pričvršćene za stijenku tubula.

Završetkom gametogeneze, gonade prelaze u gonadni stadij 2, stadij pred mriještenje. U ženki, velike (> 40 μm) i brojne oocite, smještene u lumenu tubula, brojnije su od malih oocita pričvršćenih za stijenku tubula. Spermatide kod mužjaka združene su u strukture slične resicama te se pružaju u lumen tubula dok su spermatocite smještene na rubu tubula.

Gonadni stadij 3, stadij poslije mriještenja, kod ženki je okarakteriziran povećanim tubulima s mnogo malih (< 40 μm) pričvršćenih oocita i nekoliko velikih (> 40 μm) slobodnih oocita u lumenu tubula. Kod mužjaka su spermiji, s repićima, pričvršćeni u strukture slične resicama i slobodni u lumenu dok su resice odvojene od donjeg zametnog sloja.

Gonadni stadij 0, stadij mirovanja, značajan je za kraj razdoblja mriještenja. U gonadama su prisutni atrofirani i prazni tubuli što u pojedinim slučajevima onemogućava prepoznavanje spola, zbog nedostatka oocita i spermija.

U siječnju su svi mužjaci bili u stadiju 1, gametogenezi (Slika 6), dok je kod ženki stadij 1 bio zastupljen u 80 % jedinki, a 10 % ih je bilo u stadiju mirovanja, stadij 0.

U ožujku su sve jedinke bile u stadiju gametogeneze (Slika 12).

Mjesec travanj je obilježen s 50 % muških jedinki koje su u stadiju pred mriještenje i 50 % njih koji su već u stadiju poslije mriještenja dok su sve ženske jedinke u stadiju pred mriještenje (Slike 7, 9, 13 i 14).

U lipnju je 100 % mužjaka bilo u gonadnom stadiju 2, pred mrijest (Slika 8). Najveći dio ženki, njih 60 % također se nalazilo u stadiju pred mrijest, dok se 40 % njih već

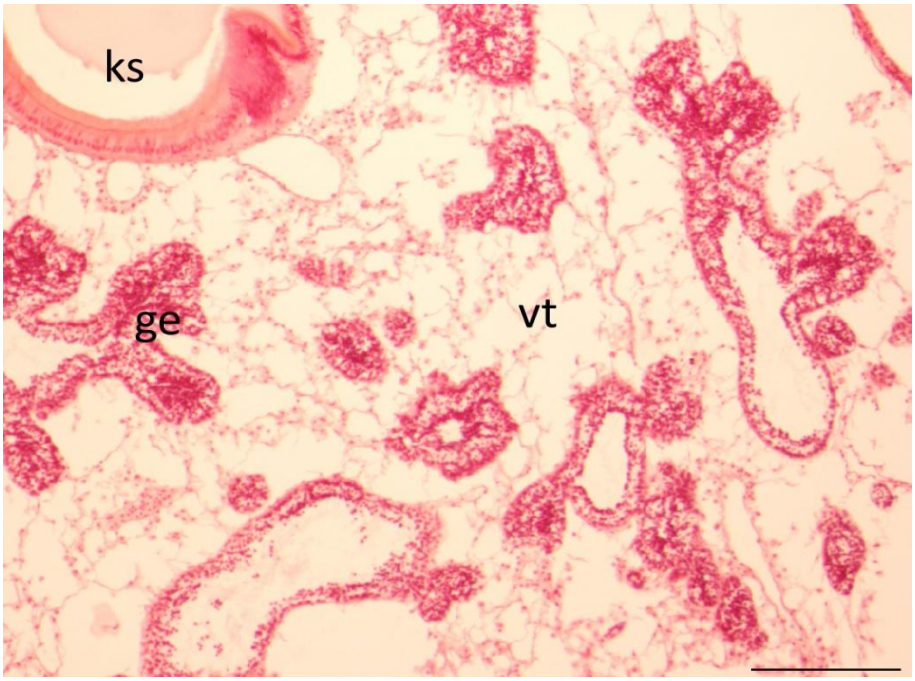
izmrijestilo i nalazilo se u gonadnom stadiju 3, poslije mrijesta (Slika 15). Jednoj jedinki spol nije identificiran uslijed potpune zaraženosti metiljom (Slika 24).

U srpnju je svega 10 % muških jedinki bilo u stadiju poslije mrijesta (Slika 10), većina, 90 %, ih je bila u stadiju pred mrijest. Sve ženske jedinke su bile u gonadnom stadiju 3, poslije mriješćenja.

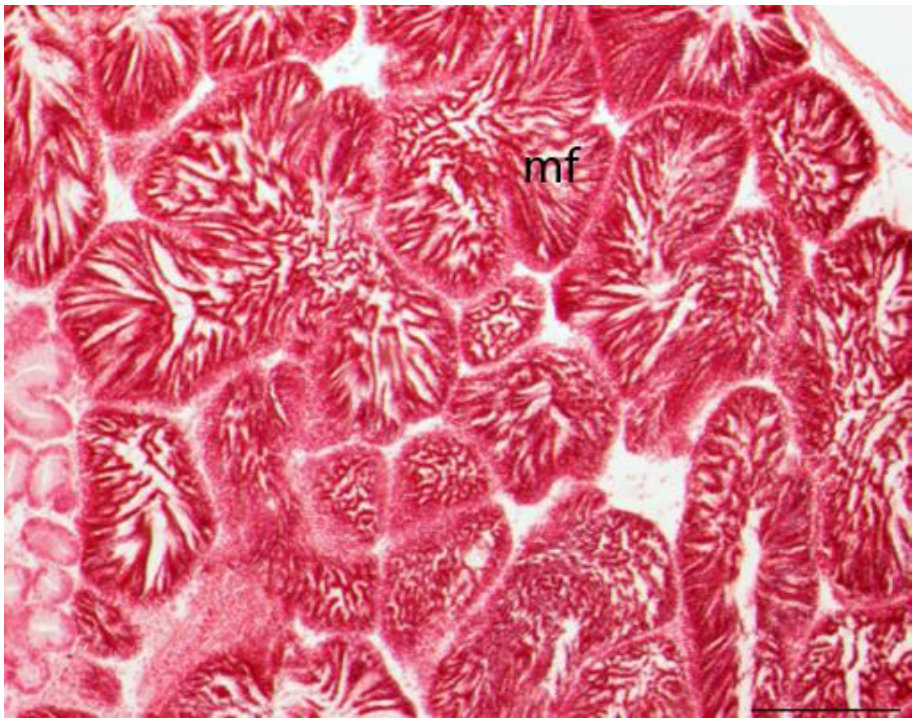
U kolovozu su sve jednike već bile u stadiju 0, stadiju mirovanja (Slika 16).

U listopadu je 100 % mužjaka bilo u gonadnom stadiju mirovanja (Slika 11), kao i 50 % ženki, dok je drugih 50 % ženki već bilo u stadiju gametogeneze.

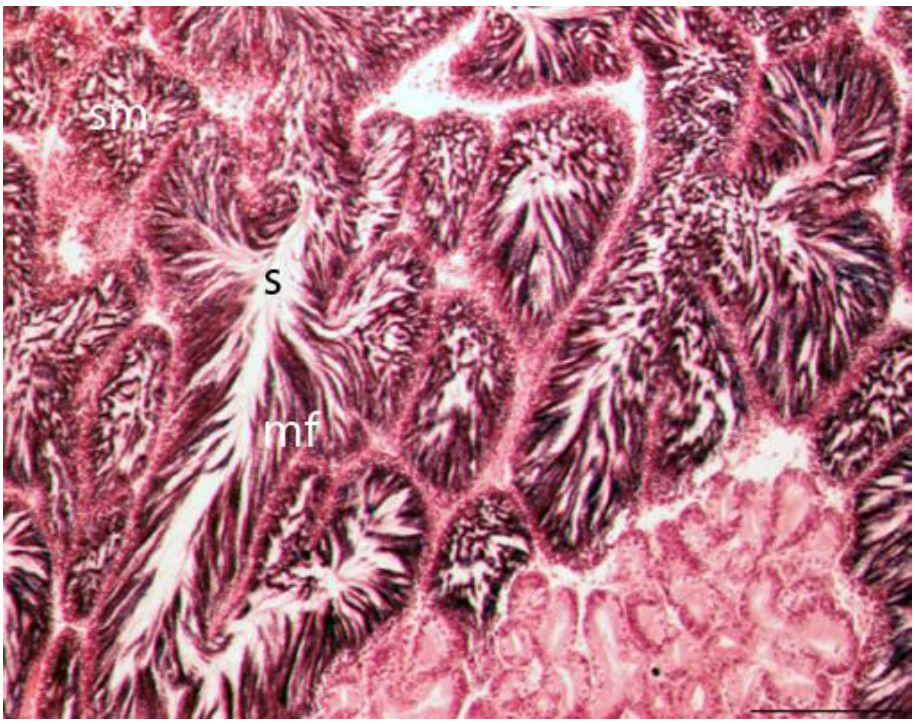
Prosinac je obilježen s mužjacima u gonadnom stadiju mirovanja, zajedno s 20 % ženki, dok je većina od 80 % ženki bila u stadiju gametogeneze.



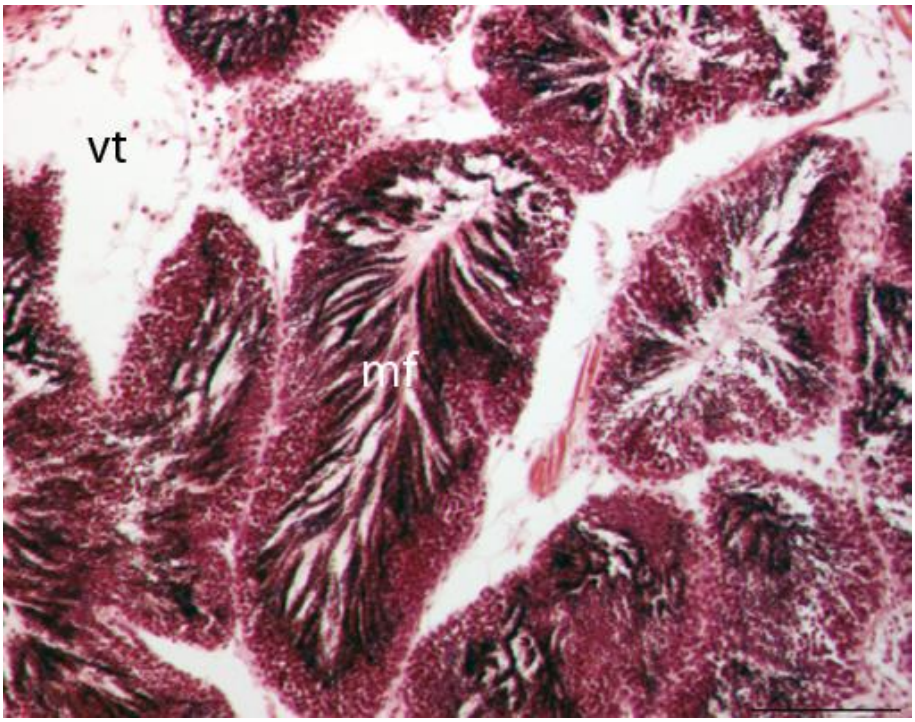
Slika 6. Razvojni stadiji sjemenika vrste *D. polymorpha*. **Gonadni stadij 1-** rana gametogeneza; siječanj. Objašnjenje oznaka: ge-germinativni epitel, vt-vezivno tkivo, ks-kristalni štapić. Stupić je 200 μm.



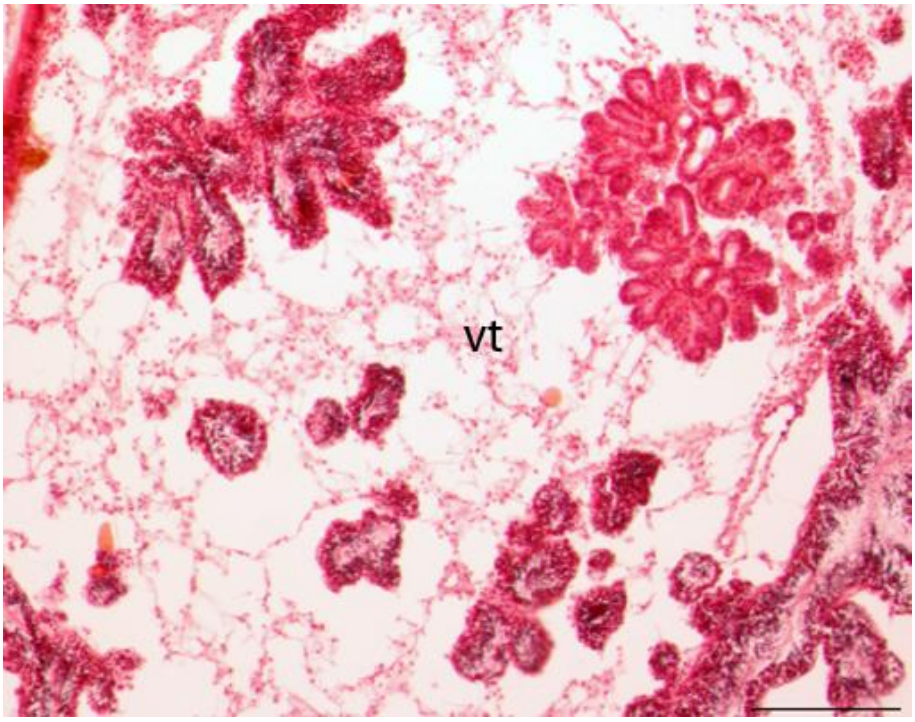
Slika 7. Razvojni stadiji sjemenika vrste *D. polymorpha*. **Gonadni stadij 2-** pred mriještenje; travanj. Objašnjenje oznaka: mf-muški folikul. Stupić je 200 μm.



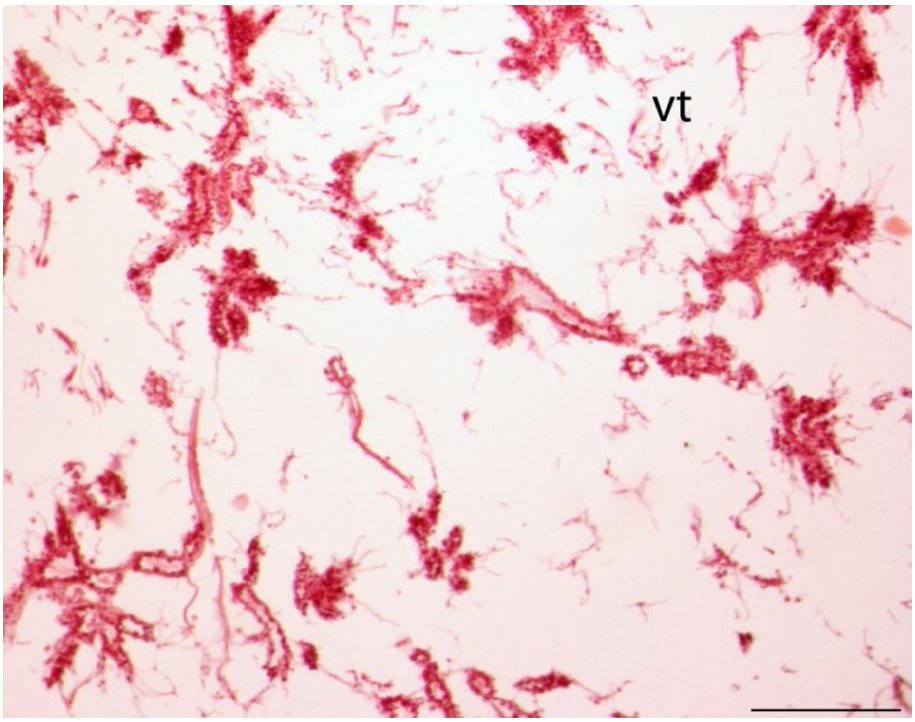
Slika 8. Razvojni stadiji sjemenika vrste *D. polymorpha*. **Gonadni stadij 2-** pred mriještenje; lipanj; Objašnjenje oznaka: mf-muški folikul, s-spermiji. Stupić je 200 μm.



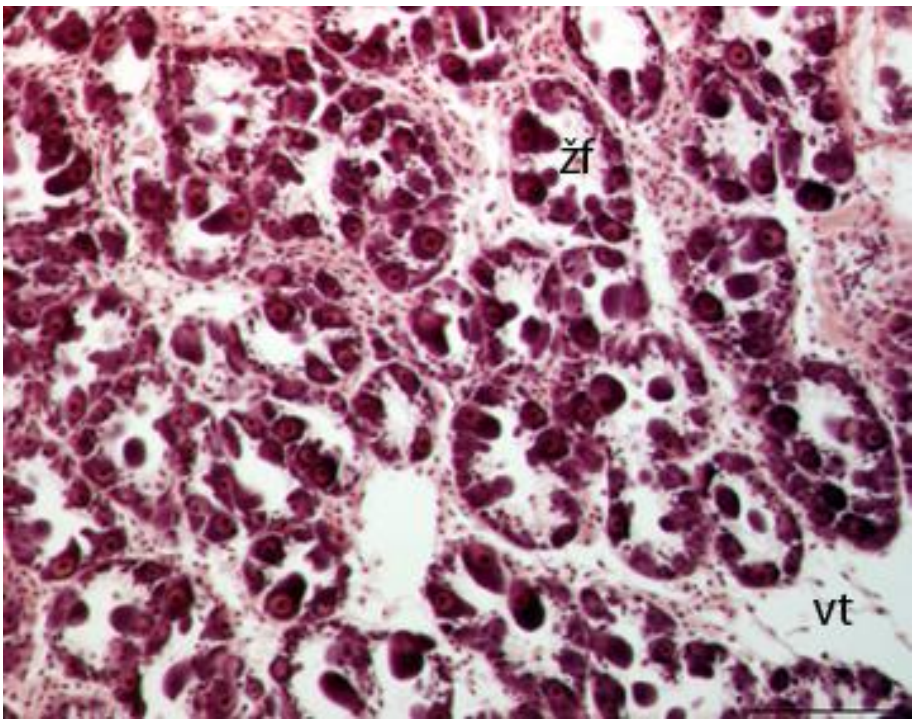
Slika 9. Razvojni stadiji sjemenika vrste *D. polymorpha*. **Gonadni stadij 3-** poslije mriještenja; travanj; Objašnjenje oznaka: mf-muški folikul, vt-vezivno tkivo. Stupić je 150 µm.



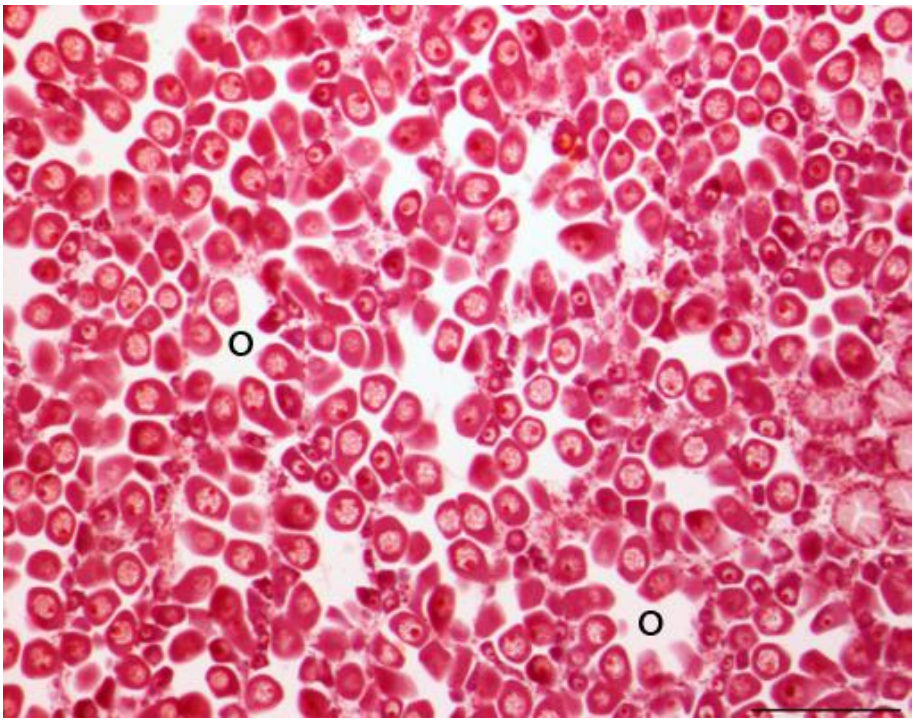
Slika 10. Razvojni stadiji sjemenika vrste *D. polymorpha*. **Gonadni stadij 3-** poslije mriještenja; srpanj; Objašnjenje oznaka: vt-vezivno tkivo. Stupić je 200 µm.



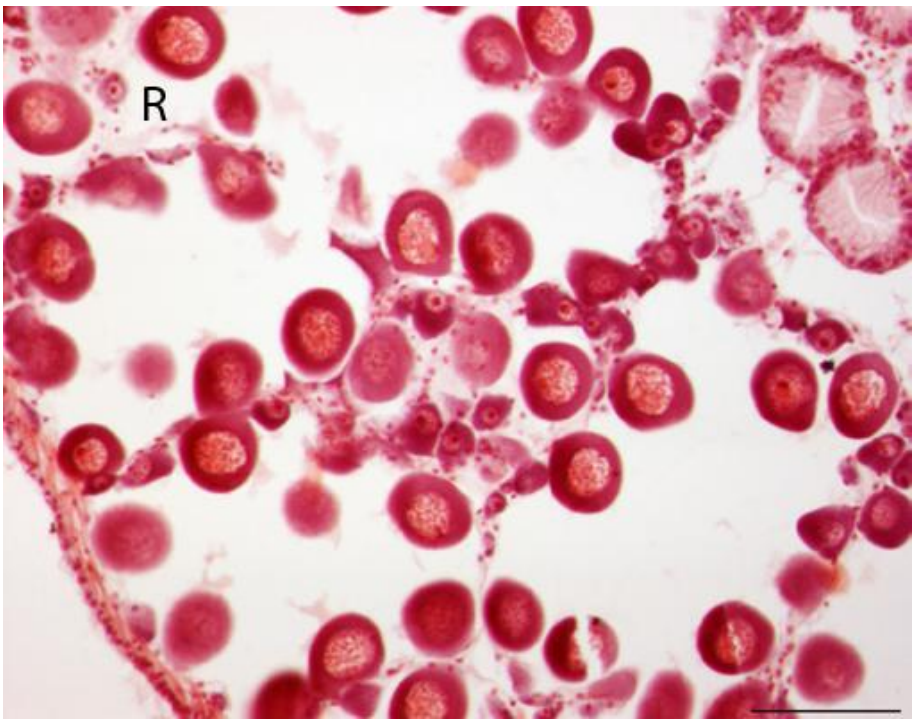
Slika 11. Razvojni stadiji sjemenika vrste *D. polymorpha*. **Gonadni stadij 0-** stadij mirovanja; listopad; Objašnjenja oznaka: vt-vezivno tkivo. Stupić je 100 µm.



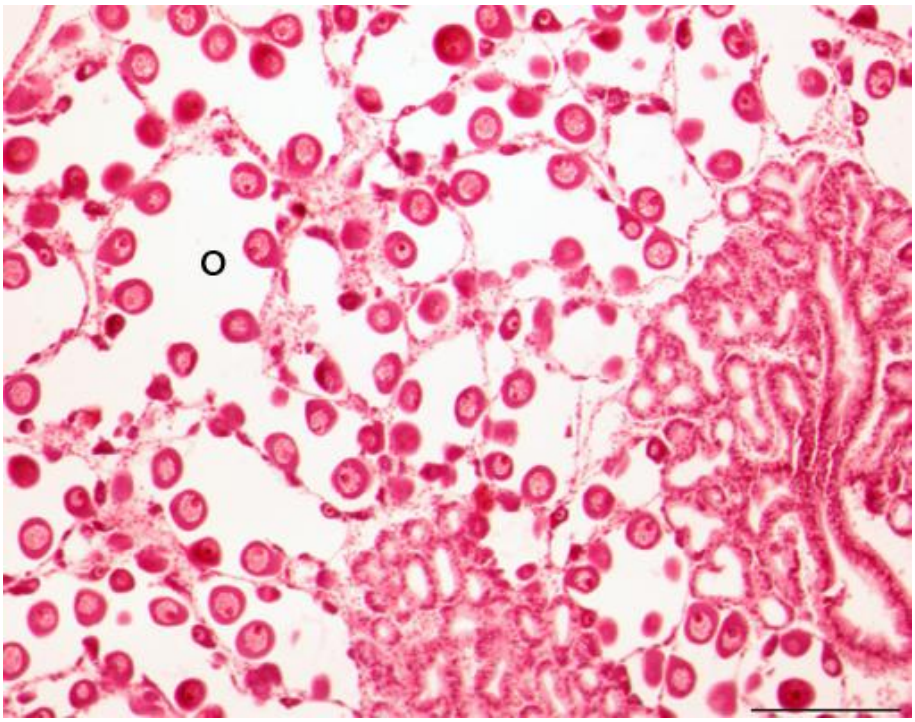
Slika 12. Razvojni stadiji jajnika vrste *D. polymorpha.* **Gonadni stadij 1-** gametogeneza; ožujak; Objašnjenje oznaka: žf-ženski folikul, vt-vezivno tkivo. Stupić je 100 µm.



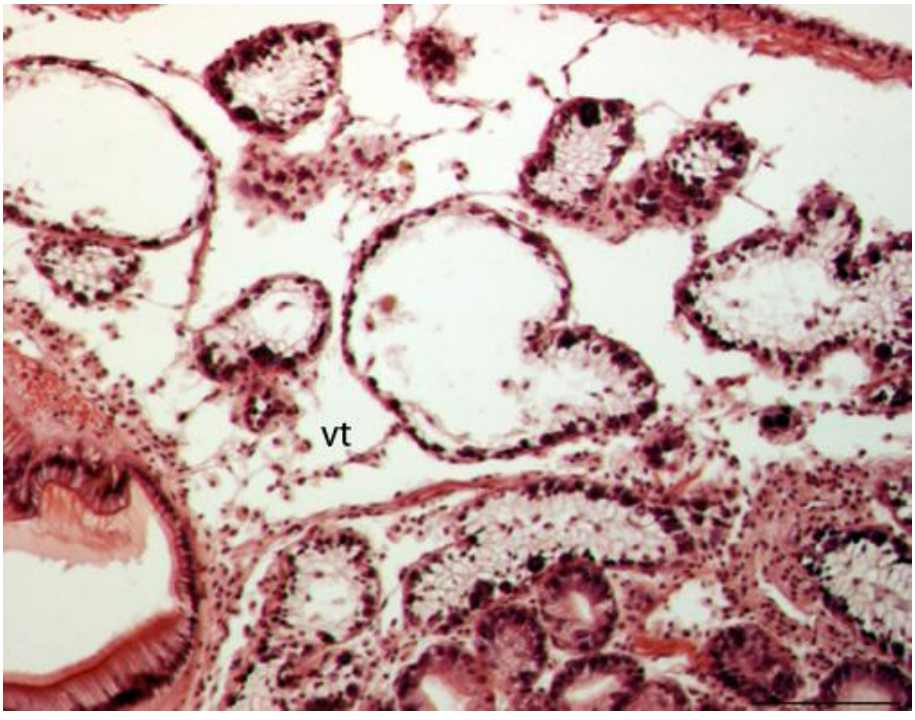
Slika 13. Razvojni stadiji jajnika vrste *D. polymorpha.* **Gonadni stadij 2**- pred mriještenje; travanj; Objašnjenje oznaka: o-oocite. Stupić je 200 µm.



Slika 14. Razvojni stadiji jajnika vrste *D. polymorpha.* **Gonadni stadij 2-** pred mriještenje; travanj; Objašnjenje oznaka: R-razgradnja oocita. Stupić je 100 µm.

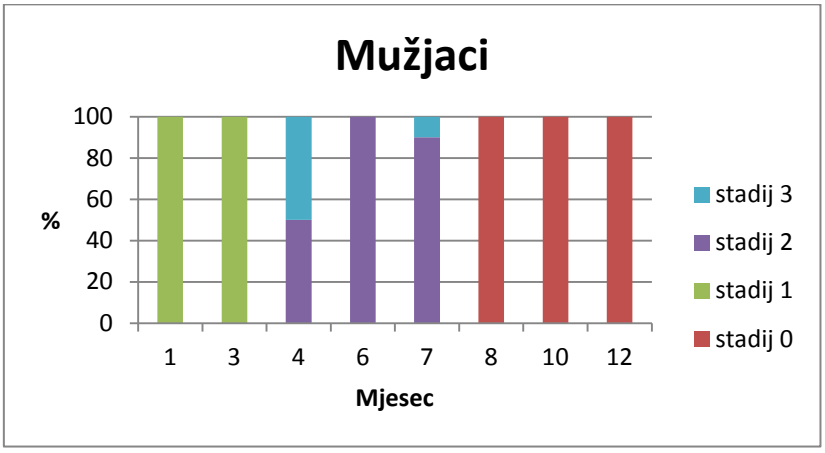


Slika 15. Razvojni stadiji jajnika vrste *D. polymorpha.* **Gonadni stadij 3-** poslije mriještenja; lipanj; Objašnjenje oznaka: o-oocite. Stupić je 200 µm.

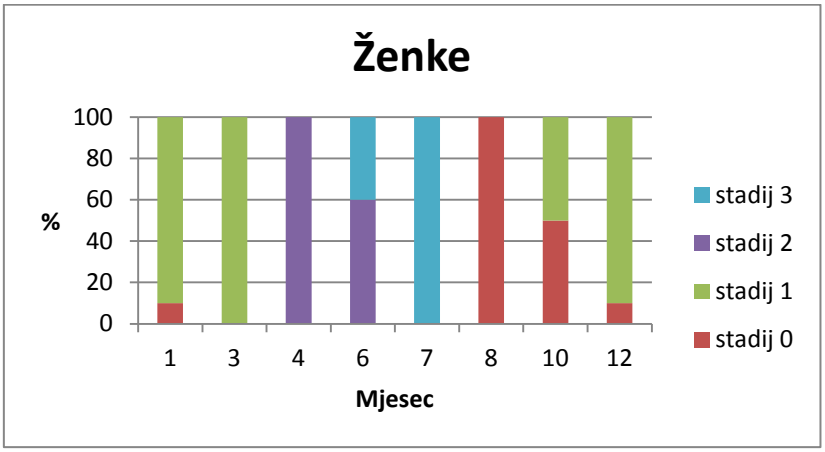


Slika 16. Razvojni stadiji jajnika vrste *D. polymorpha.* **Gonadni stadij 0-** stadij mirovanja; kolovoz; Objašnjenje oznaka: vt-vezivno tkivo. Stupić je 150 µm.

Slike 17. i 18. prikazuju relativne frekvencije gonadnih stadija školjkaša prema spolovima i prema mjesecima.



Slika 17. Relativna frekvencija gonadnih stadija mužjaka školjkaša *D. polymorpha* po mjesecima.



Slika 18. Relativna frekvencija gonadnih stadija ženki školjkaša *D. polymorpha* po mjesecima.

3.2.2. INDEKS SPOLNE ZRELOSTI

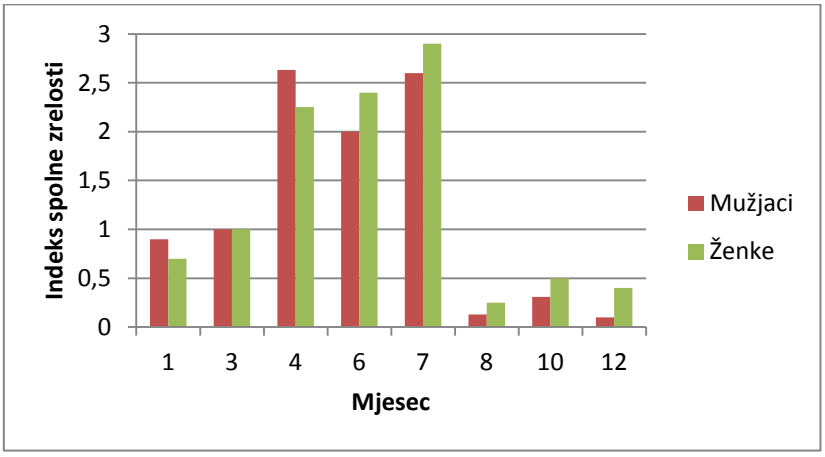
Tablica 2. prikazuje prosječne vrijednosti indeksa spolne zrelosti po mjesecima. Iz nje je vidljivo da je najviša prosječna vrijednost indeksa spolne zrelosti utvrđena u mjesecu srpnju te iznosi 2,75 kad je većina jedinki bila u stadiju poslije mriještenja. Za mjesec kolovoz je utvrđena najmanja prosječna vrijednost koja je iznosila 0,20 jer su jedinke tada bile u stadiju mirovanja.

Tablica 2. Srednje vrijednosti indeksa spolne zrelosti vrste *D. polymorpha* po mjesecima.

Mjesec	N	Sr.vr.	St. dev.
Siječanj	10	0,8	0,35
Ožujak	10	1	0
Travanj	10	2,4	0,39
Lipanj	9	2,22	0,44
Srpanj	10	2,75	0,26
Kolovoz	10	0,2	0,26
Listopad	10	0,35	0,34
Prosinac	10	0,25	0,26

Za mužjake je najviša vrijednost indeksa spolne zrelosti određena za travanj te je iznosila 2,63. Vrijednost od 0,1, kao najmanja, utvrđena je u prosincu kada su svi mužjaci bili u stadiju mirovanja.

Ženke su najvišu vrijednost imale u srpnju i ona je iznosila 2,90. Sve su ženke tada bile u stadiju nakon mriještenja. Najniža vrijednost zabilježena je u kolovozu kada su ženke bile u stadiju mirovanja. Vrijednost indeksa spolne zrelosti iznosila je 0,25. Grafički prikaz usporedbe indeksa spolne zrelosti mužjaka i ženki po mjesecima prikazan je na Slici 19.

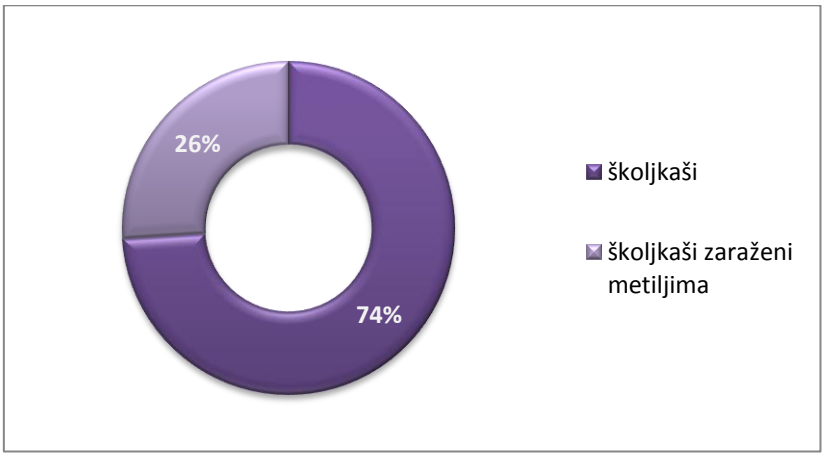


Slika 19. Usporedba indeksa spolne zrelosti mužjaka i ženki vrste *D. polymorpha* po mjesecima.

3.3. METILJI

Između 80 obrađenih jedinki školjkaša, njih 21 je bilo zaraženo metiljima (Slika 20).

Najveći broj jedinki među njima, njih 10, zaraženo je metiljem *Echinoparyphiuim recurvatum* iz porodice Echinostomatidae, 8 jedinki je zaraženo metiljem *Aspidogaster* sp. iz porodice Aspidogastridae, a u četiri jedinke je pronađen metilj vrste *Bucephalus polymorphus,* porodica Bucephalidae. Gledano po spolovima, zaraženo je 9 mužjaka (45 %) i 11 ženki (55 %) dok jednoj jedinki nije bilo moguće odrediti spol upravo zbog prisutnosti brojnih metilja. Dvospolaca nije bilo.



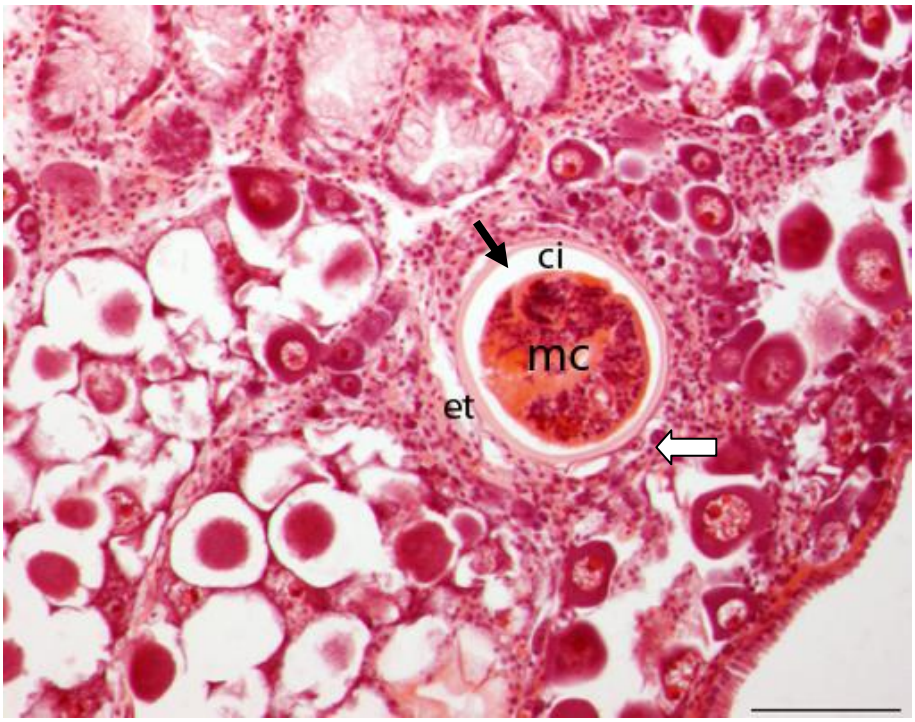
Slika 20. Zastupljenost metilja u istraživanoj populaciji vrste *D. polymorpha.*

3.3.1. VRSTA *Echinoparyphium recurvatum* (Echinostomatidae)

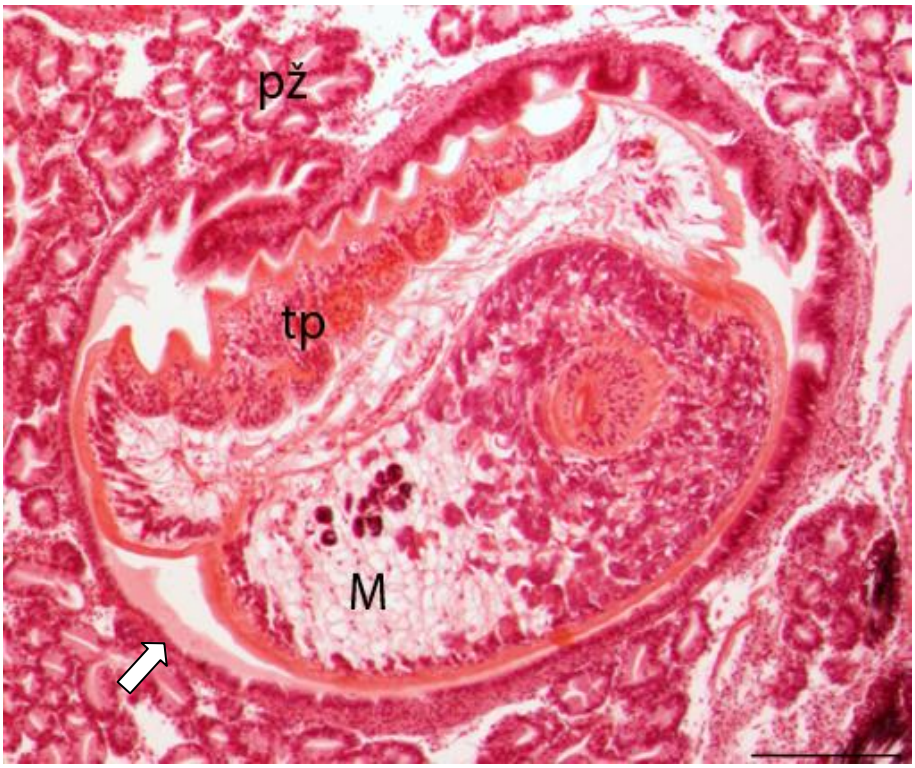
Među 10 jedinki zaraženih metiljem *E. recurvatum*, sedam je ženki, a tri su mužjaka. Najveći broj zaraženih jedinki metiljom ove vrste uzorkovano je u travnju (tri ženke i dva mužjaka) te u kolovozu (četiri ženke), a u srpnju je pronađen jedan zaraženi mužjak (Slika 21).

3.3.2. VRSTA *Aspidogaster* sp. (Aspidogastridae)

Od osam zaraženih jedinki, 50 % je mužjaka, 50 % je ženki. Zaraženi školjkaši uzorkovani su u ožujku, lipnju, srpnju, kolovozu i listopadu. Zastupljeni su svi gonadni stadiji (gametogeneza, pred mrijest, poslije mrijesta, mirovanje). Metiljima su bile zahvaćene šupljina želuca školjkaša ili probavna žlijezda (Slika 22).



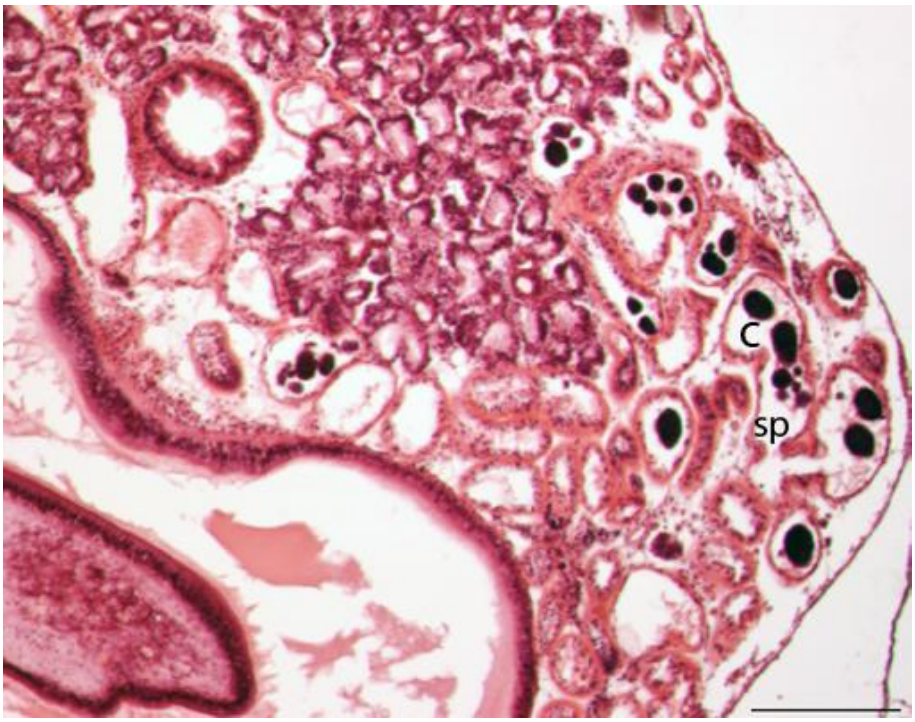
Slika 21. Metacerkarija metilja *Echinoparyphium recurvatum.* Objašnjenje oznaka: mc-metacerkarija, ci-cista, et-epitelno tkivo, bijela strelica-ovoj oko ciste od vezivnih stanica školjkaša, crna strelica-unutarnji ovoj ciste. Stupić je 100 µm.



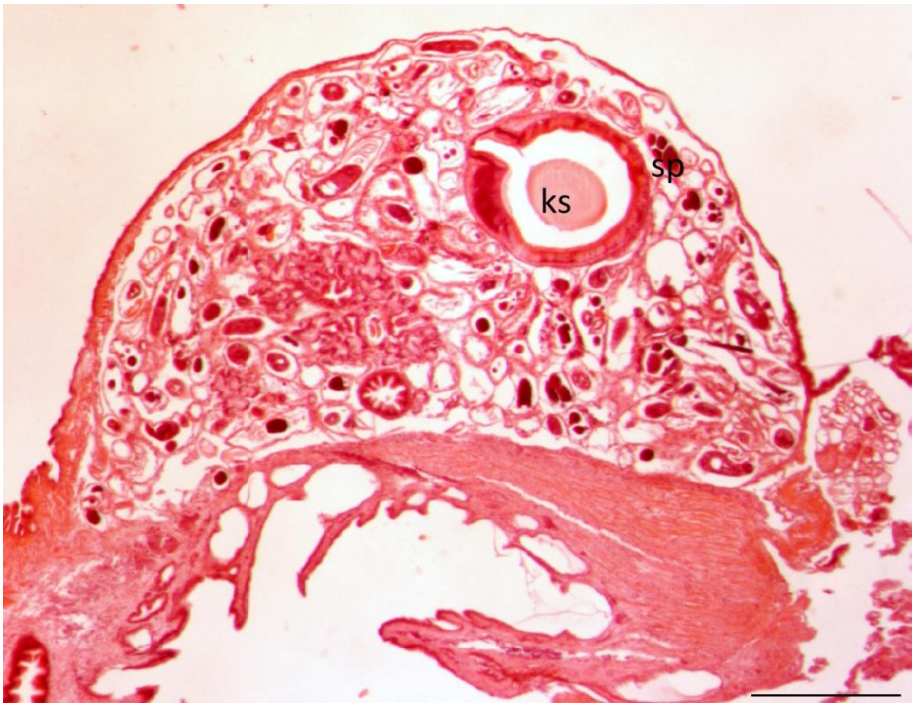
Slika 22. Metilj *Aspidogaster* sp. u probavnoj žlijezdi školjkaša. Objašnjenje oznaka: M-metilj, tp-trbušna prijanjalka, pž-probavna žlijezda, bijela strelica-vezivna čahura. Stupić je 200 µm.

3.3.3. VRSTA *Bucephalus polymorphus* (Bucephalidae)

Metiljom vrste *B. polymorphus* zaražene su ukupno četiri jedinke, od toga dva mužjaka, jedna ženka, dok jednoj jedinki nije bilo moguće odrediti spol zbog zaraze koja se prošila na čitav volumen životinje koji bi inače pripadao gonadama (Slike 23 i 24). Jedinke su uzorkovane u ožujku, lipnju, listopadu i prosincu.



Slika 23. Metilj *Bucephalus polymorphus* u gonadama školjkaša *D. polymorpha*. Objašnjenje oznaka: sp-sporocista, c-cerkarija. Stupić je 100 µm.



Slika 24. Jedinka zaražena metiljom *B. polymorphus,* spol neidentificiran. Objašnjenje oznaka: sp-sporocista, ks-kristalni štapić. Stupić je 400 µm.

4. RASPRAVA

4.1 ODNOS SPOLOVA

Prema Stanczykowskoj (1977), Nicholsu i Kollaru (1991) te Ramu i sur. (1996a) omjer spolova za vrstu *D. polymorpha* je 1:1. Između 80 jedinki školjkaša koje sam histološki obradila, 47,5 % je mužjaka i 51,3 % je ženki. Jedna jedinka je ostala neidentificirana s obzirom na spol uslijed infekcije metiljom. Stoga je omjer spolova 1,00:1,08. Dvospolci nisu pronađeni. Lajtner (2005) je na hidroakumulaciji Dubrava na Dravi pronašla 45,6 % mužjaka, 51,9 % ženki i 2,5 % dvospolaca, stoga omjer spolova iznosi 1,00:1,10:0,05.

Prema navodima Juhel i sur. (2003) populacija *D. polymorpha* u Irskoj, u jezeru Lough Derg pokazuje sezonski različit omjer spolova što je objašnjeno osjetljivošću mužjaka na promjene u okolišu, primjerice temperature, dok u vrijeme reproduktivne sezone veći „reproduktivni napor“ uzrokuje veću smrtnost ženki. Lajtner (2005) također navodi da je u periodu nakon mriještenja primijetila manji broj ženki u odnosu na mužjake. U ovom radu nisam takvo što primjetila jer je broj ženki tijekom cijele godine bio veći ili jednak broju mužjaka. Međutim, primjetila sam da od stadija gametogeneze u proljeće pa do stadija poslije mrijesta tijekom ljeta broj ženki opada.

4.2. OBILJEŽJA GONADA

Dva su osnovna oblika reproduktivnog ciklusa poznata kod mekušaca. Za godišnji ciklus karakteristično je mriješćenje koje se odvija u proljeće i ljeto dok je za drugi oblik ciklusa karakteristično da se životinje mrijeste tijekom cijele godine bez neke pravilnosti (Sastry, 1979; Mackie, 1984). Poznato je da vrsta *D. polymorpha* ima godišnji reproduktivni ciklus (Antheunisse, 1963; Walz, 1978; Bocherding, 1991; Neuman i sur., 1993). Rezultati mojih istraživanja potvrđuju ove literaturne navode.

U uzorcima koje sam obrađivala gametogeneza počinje u mjesecu listopadu za ženke, znači tijekom jeseni, dok je za mužjake početak gametogeneze u zimskim mjesecima, počevši od siječnja. Period zime obilježava i porast indeksa spolne zrelosti s 0,25 u prosincu na 0,8 u siječnju. Ovakav trend u razvoju gonada vrste *D. polymorpha* primjetila je i Lajtner (2005) također na hidroakumulaciji Dubrava te Borcherding (1991) na Fühlinger See.

U ožujku su i muške i ženske jedinke bile u stadiju gametogeneze. Kroz proljeće se uočava daljnji razvoj gonada. U travnju, kada započinje mrijest, indeks spolne zrelosti je iznosio 2,4 dok je u prethodnom mjesecu iznosio 1. Mriještenje se nastavlja tijekom lipnja i srpnja, s tim da su ženske jedinke već uvelike ušle u gonadni stadij 3, poslije mrijesta, što je kod mužjaka manje izraženo. Indeks spolne zrelosti iznosi 2,75 i najviši je. Kao glavni čimbenici koji utječu na početak mriještenja navode se temperatura vode i dovoljna količina hrane (Borchering, 1991; Haag i Garton, 1992). Osim prethodno navedenih čimbenika na sazrijevanje gonada utječu i neki unutarnji čimbenici koji uključuju i neurotransmiter serotonin (Ram i sur., 1992). U kolovozu i muške i ženske jedinke nalaze se u stadiju mirovanja što kod većine traje do siječnja. U kolovozu sam također zabilježila i najmanju vrijednost indeksa spolne zrelosti koja je iznosila 0,2. Prema Lajtner (2005) najveći broj školjkaša u stadiju mirovanja bio je u listopadu što je također u skladu s indeksom spolne zrelosti, koja je najniža upravo za mjesec listopad, iako je jedinke u stadiju mirovanja zabilježila već u srpnju. Prema Gistu i sur. (1997) koji su vršili istraživanje na jedinkama u rijeci Ohio i u usporedbi s jezerom Erie, pronađeno je da ženske jedinke ulaze u stadij mirovanja tijekom rujna i listopada, dok muške jedinke zapravo nikad niti ne uđu u ovaj stadij u potpunosti. Bochering (1991) navodi kako početak stadija mirovanja kod jedinki započinje u kolovozu te traje do listopada.

Vrsta *D. polymorpha* ima sinkroniziran reproduktivni ciklus. U provedenom istraživanju dolazi do preklapanja različitih gonadnih stadija osim u ožujku kada su sve analizirane jedinke bile u stadiju gametogeneze te u kolovozu kada su jedinke bile u stadiju mirovanja. I prema drugim autorima dolazi do preklapanja u stadijima (Borcherding, 1992; Haag i Garton, 1992; Bacchetta i sur., 2001; Juhel i sur., 2003; Mantecca i sur., 2003a). Prema Bacchetta i sur. (2001) mužjaci i ženke su izrazito sinkronizirani u periodu razmnožavanja dok se razlike pojavljuju u stadiju mirovanja i razvoju gameta. Većina je ženki na kraju reproduktivnog ciklusa s malim oocitama koje će sazrijeti tijekom zime dok kod mužjaka neaktivni period može trajati i do četiri mjeseca. Moje istraživanje potvrđuje ove navode i rezultate. Lipanj i srpanj obilježeni su mriještenjem ženki dok su u kolovozu sve ženke već bile u stadiju mirovanja. U zimskim mjesecima, dio ženki je bio u stadiju gametogeneze. Za razliku od ženki, svi istraživani mužjaci, od kolovoza do prosinca, što predstavlja vremenski period od pet mjeseci, bili su u stadiju mirovanja te gametogeneza kod njih započinje u siječnju.

4.3. METILJI

Do sada je opisano sedam rodova metilja koji parazitiraju u vrsti *D. polymorpha:* *Bucephalus* (Digenea: Bucephalidae), *Phyllodistomum* (Digenea: Gorgoderidae), *Echinoparyphium* i *Echinostoma* (Digenea: Echinostomatidae), *Sanguinicola* (Digenea: Sanguinicolidae), *Leucochloridiomorpha* (Digenea: Brachylameidae) i *Aspidogaster* (Aspidogastrea: Aspidogastridae). Od ukupno 80 analiziranih školjkaša, njih 21 je bilo zaraženo metiljima (26,3 %). Od toga je 10 jedinki bilo zaraženo metiljem *Echinoparyphium recurvatum* (12,5 %), 8 jedinki je bilo zaraženo metiljem *Aspidogaster* sp. (10 %), a u četiri jedinke pronađen je metilj vrste *Buchephalus polymorphus* (5 %). Prema literaturnim navodima, najveću infekciju izaziva vrsta *B. polymorphus.* U rijeci Seni, Francuska, zabilježena je stopa infekcije veća od 73 % (Wallet i Lambert, 1986), ali te vrijednosti mogu biti i znatno niže, na primjer 1 % (Kuperman i sur., 1994) ili 9 % (Mollay i sur., 1996). Stopa infekcije za vrstu *E. recurvatum* je znatno niža, obično u rasponu od <1 % (Mollay i sur., 1997) do 8,7 % (Kochnev, 1977). Za rod *Aspidogaster* vrijednosti se kreću u rasponu od 0,1 % (Nagibina i Timofeevea, 1971) do 3,8 % (Kuperman i sur., 1994).

Metilji iz porodice Echinostomatide školjkaše koriste kao sekundarnog međudomadara. Razvijene cerkarije ulaze u tijelo školjkaša, gdje se začahure i preobražavaju u metacerkarije. U ovom istraživanju od 10 jedinki zaraženih metiljem *E. recurvatum,* 7 je ženki, a tri su mužjaci. Ove su jedinke uzorkovane u travnju, srpnju i kolovozu. Laruelle i sur. (2002) prvi su pronašli ciste ovih metilja u školjkašima iz prirode. Mjesta infekcije koja su u tom radu uočena slična su onima kod drugih međudomadara: epitel plašta, vezivno tkivo utrobne vreće, a u manjoj mjeri metanefridiji, hemolimfni sinusi, perikardijalna šupljina, suprabranhijalna šupljina, lumen probavila i gonade (Adam i Lewis, 1992). Utjecaj ove vrste metilja na školjkaše čini se benigan, što je prema Laruelle i sur. (2002) i inače karakteristika infekcije metiljima iz porodice Echinostomatidae.

Do sada opisane dvije vrste iz porodice Aspidogastridae koje parazitiraju u školjkašu *D. polymorpha* su *Aspidogaster conchicola* i *A. limacoides* (Molloy i sur., 1997). Ovi metilji svoj životni ciklus završavaju u samo jednom domadaru. Vrsta *A. conchicola* karakteristično je smještena u perikardijalnoj i metanefridijskoj šupljini (Bakker i Davids, 1973). Vrsta *A. limacoides* pronađena je u gonadama i perikardijalnoj šupljini (Kuperman i sur., 1994), u vanjskom epitelu utrobne vreće i u gonadama vrste *D. polymorpha* (Molloy i sur., 1996), te u probavnoj žlijezdi i želucu školjkaša *D. polymorpha* (Laruelle i sur., 2002). U mom

istraživanju metilji su u zaraženim primjercima bili smješteni unutar probavne žlijezde kod četiri jedinke, te u želucu kod tri jedinke, dok je jedna jedinka uzorkovana u kolovozu bila zaražena s dva metilja iz ove porodice, od kojih je jedan bio smješten u želucu, a drugi u probavnoj žlijezdi. Polovica zaraženih školjkaša bili su mužjaci, druga polovica ženke. Zaraza metiljima iz ove porodice izaziva kod školjkaša *D. polymorpha* redukciju svih tkiva.

Metiljem vrste *B. polymorphus* bile su zaražene četiri jedinke, od toga dva mužjaka, jedna ženka, a jednoj jedinki nije bilo moguće odrediti spol zbog zaraze te nije uopće bilo produkcije gonada. Jaka infekcija metiljima iz porodice Bucephalidae može dovesti do potpune kastracije odnosno steriliteta domadara, kao i do pojave dvospolnosti (Tripp, 1973; Laruelle i sur., 2002). U svom istraživanju nisam naišla niti na jednog dvospolca, za razliku od Lajtner (2005) koja je na rijeci Dravi u provedenom istraživanju utvrdila 2,5 % dvospolaca, i gotovo svi su bili zaraženi metiljem *B. polymorphus*. Analiza histoloških preparata pokazala je da su upravo gonade organi koji su najviše zahvaćeni infekcijom, što je i inače karakteristično za ovu vrstu metilja (Laruelle i sur., 2002).

5. ZAKLJUČCI

1. U ovom radu histološki je ukupno obrađeno 80 jedinki školjkaša *Dreissena polymorpha*. Utvrđeno je 38 mužjaka (47,5 %), 41 ženka (51,3 %), a jedan školjkaš ostao je neodređen jer je cijeli prostor gonade bio ispunjen sporocistama metilja. Dvospolci nisu pronađeni. Omjer spolova bio je 1,00:1,08.

2. Gametogeneza započinje tijekom jeseni, a prve ženke u tom stadiju gonadnog ciklusa pronađene su u mjesecu listopadu. Kod ženki se gametogeneza nastavlja tijekom cijele zime, dok su mužjaci od kolovoza do prosinca u stadiju mirovanja, a gametogeneza započinje u siječnju. Razvoj gameta ubrzan je u proljeće. Do samog procesa mriještenja dolazi u travnju kod mužjaka, odnosno u lipnju kod ženki. Većina jedinki reproduktivni ciklus završava u srpnju, a već u kolovozu započinje stadij mirovanja.

3. Najviša prosječna vrijednost indeksa spolne zrelosti utvrđena je za srpanj, kada je većina jedinki bila u stadiju nakon mriještenja. Najmanja prosječna vrijednost utvrđena je za kolovoz kada su jedinke bile u stanju mirovanja. Najviša vrijednost indeksa spolne zrelosti za mužjake određena je u travnju, a najniža u prosincu kada su svi mužjaci bili u stanju mirovanja. Najviša vrijednost indeksa spolne zrelosti za ženke zabilježena je u srpnju, kada su sve ženke bile u stadiju nakon mriještenja, a najniža vrijednost u kolovozu kada su sve ženke bile u stadiju mirovanja.

4. Od ukupno 80 analiziranih školjkaša njih 21 bilo je zaraženo metiljima (26,3 %). Metiljem *Echinoparyphium recurvatum* zaraženo je 10 jedinki (12,5 %), 8 jedinki zaraženo je metiljem *Aspidogaster sp*. (10 %), a u četiri jedinke pronađen je metilj vrste *Bucephalus polymorphus* (5 %).

6. LITERATURA

ACKERMAN JD, SIM B, NICHOLS SJ, CLAUDI R (1994) A review of the early life history of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): comparisons with marine bivalves. Can J Zool 72: 1169-1179

ADAM ME, LEWIS JW (1992) Sites of encystment by the metacercariae of *Echinoparyphium recurvatum* in *Lymnaea peregra*. J Helminthol 66: 96-99

ANTHEUNISSE LJ (1963) Neurosecratory phenomena in zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), Arch Néerl Zool 15: 237-314

BACCHETTA R, MANTECCA P, VAILATI G (2001) Reproductive behaviour of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* in Italy: A comparison between two populations. Arch Hydrobiol 151: 247-262

BAKKER KE, DAVIDS C (1973) Notes on the life history of *Aspidogaster conchicola* Baer, 1826 (Trematoda: Aspidogastridae). J Helminthol 47: 269-276

BASTVIKEN DTE, CARACO NF, COLE JJ (1998) Experimental measurements of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) impacts on phytoplankton community composition. Freshwat Biol 39: 375-386

BERKMANN PA, HALTUCH MA, TICHICH E,GARTON DW, KENNEDY GW, GANNON JE, MACKEY SD, FULLER JA, LIEBENTHAL DL (1998.) Zebra mussel invade lake Erie muds. Nature 393: 27-28

BORCHERDING J (1991) The annual reproductive cycle of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* Pallas in lakes. Oecologia 87: 208-218

BORCHERDING J (1992) Morphometric changes in relation to annual reproductive cycle in *Dreissena polymorpha* - a prerequisite for biomonitoring studies with zebra musses. U: NEUMANN D, JENNER HA (eds.): The Zebra Mussel *Dreissena polymorpha*: Ecology, Biological Monitoring and First Applications in the Water Quality Management. Limnologie Aktuell, vol 4, Gustav Fischer, Stuttgart. 87-99

BRADBURY PC (1994) Parasitic protozoa of molluscs and crustacea. U: Kreier JP (ed): Parasitic Protozoa (vol 8, 2nd ed). Academic Press, San Diego, 139-263

CARLTON JT (1993) Dispersal mechanisms fo the zebra mussel. U: NALEPA TF, SCHLOESSER DW (eds.): Zebra mussels: Biology, Impacts, and Control. Lewis Publishers, Boca Raton, 677-697

CLAUDI R, MACKIE GL (1993) Practical manual for zebra mussel monitoring and control. Lewis Publishers, Boca Raton, 227

CLAUDI R, MACKIE GL (1994) Practical manual for zebra mussel monitoring and control. Lewis Publishers, Boca Raton, 227

CLESSIN S (1887) Molluskenfauna Oesterreich-Ungarns und der Scheweiz. Verlag Bauer & Raspe, Nürnberg. 860

CLEVEN E, FRENZEL P (1992) Population dynamics and production of *Dreissena polymorpha* in the River Seerhein, the outlet of Lake Constance. U: NEUMANN D, JENNER HA (eds.): The Zebra Mussel *Dreissena polymorpha*, Gustav Fischer Verlag, New York str. 45-47

DARIO DA (1978) Distribuzione verticale di *Dreissena polymorpha* (Pallas) nel lago di Garda. Bull Zool 45: 257-260

ERBEN R, LAJTNER J, LUCIĆ A, MAGUIRE I, KLOBUČAR GIV (2000) Attachment of the zebra mussel on the artificial substrates in the reservoir Dubrava (River Drava, Croatia). Limnological reports, 33rd Conference, Osijek, Croatia. Internat Assoc Danube Res 33: 225-231

FAHNENSTIEL GL, BRIDGEMAN TB, LANG GA, MCCORMICK MJ, NALEPA TF (1995a) Phytoplankton productivity in Saginaw Bay, Lake Huron: Effects of Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) colonization. J. Great Lakes Res. 21: 465-475.

FAHNENSTIEL GL, LANG GA, NALEPA TF, JOHENGEN TH (1995b) Effects of Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) colonization on water quality parameters in Saginaw Bay, Lake Huron. J Great Lakes Res 21: 435-448

FRENCH JRP, BUR MT (1993) Predation of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) by freshwater drum in western Lake Erie. U: NALEPA TF, SCHLOESSER DW (eds.): Zebra mussels: Biology, Impacts, and Control. Lewis Publishers, Boca Raton. 453-464

GIAMBERINI L, PIHAN J-C (1996) The pericardial glands of the zebra mussel: Ultrastructure and implication in lead detoxification process. Bio Cell 86: 59-65

GIST DH, MILLER MC, BRENCE WA (1997) Annual reproductive cycle of the zebra mussel in the Ohio River: A comparison with Lake Erie. Arch Hydrobiol 138: 365-379

GLOBAL INVASIVE SPECIES DATABASE (2005) *Dreissena polymorpha*, postavljeno 1. 9. 2005. http://www.issg.org/database/species/ecology.asp?si=50&fr=1&sts=⟨ pristupljeno 15. 3. 2012.

GRIM J (1971) Tiefenverteilung der Ddreikantmuschel *Dreissena polymorpha* (Pallas) im Bodensee. AWE, Wasser Abwasser 112: 437-441

HAAG WR, GARTON DW (1992) Synchronous spawning in a recently established population of mussel, *Dreissena polymorpha*, in western Lake Erie, USA. Hydrobiologia 234: 103-110

HEBERT PDN, MUNCASTER BW, MACKIE GL (1989) Ecological and genetic studies on *Dreissena polymorpha* (Pallas): a new mollusc in the Great Lakes. Can J Fish Aquat Sci 46: 1587-1591

HINCKS SS, MACKIE GL (1997) Effects of pH, calcium, alkalinity, hardness, and chlorophyll on the survival, growth, and reproductive success of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in Ontario lakes. Can J Fish Aquat Sci 54: 2049-57

JONES CG, LAWTON JH, SHACHAK M (1994) Organisms as ecosystem engineers. Oikos 69: 373-386

JUHEL G, CULLOTY SC, O'RIORDAN RM, O'CONNOR JO, DE FAOITE L, MCNAMARA R (2003) A histological study of the gametogenic cycle of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) in Lough Derg, Ireland. J Moll Stud 69: 365-373

KARATAYEV AY, BURLAKOVA LE, PADILLA DK (1997) The effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on aquatic communities in eastern Europe. J Shell Res 16: 187-203

KARATAYEV AY, BURLAKOVA LE, PADILLA DK (1998) Physical factors that limit the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* (Pall.). J Shell Res 17: 1219-1235

KOCHNEV SA (1977) Infection with trematode metacercarie of *Dreissena polymorpha* in a reservoir warmed by waters of the thermo-electric station. Ekol Gel 5: 46-52

KRANJČEV R (1996) Trokutnjača - školjka koja upozorava i prijeti. Koprivničke novine 11

KUPERMAN BI, ZHOCHOV AE, POPOVA LB (1994) Parasites of *Dreissena polymorpha* (Pallas) molluscs of the Volga basin. Parazitologiya (Leningrad) 28: 396-402

LAJTNER J (2005) Reproduktivni ciklus školjkaša *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) u rijeci Dravi. Doktorska disertacija. Prirodoslovno matematički fakultet. Sveučilište u Zagrebu, 134

LAJTNER J, KLOBUČAR GIV (1996) *Dreissena polymorpha* Pallas - najljepši i najproblematičniji školjkaš voda na kopnu. III. Paleozoologija i zoogeografija vrste. Priroda 86 (823): 25-26

LAJTNER J, KLOBUČAR GIV, MAGUIRE I, LUCIĆ A, ŠTAMBUK A, ERBEN R (2005) They came from the Danube River – History and present status of *Dreissena polymorpha* and

Orconectes limosus in Croatia. Abstract volume. International Workshop Biological Invasions in Inland Waters. Firenca. 46

LAJTNER J, LUCIĆ A, MARUŠIĆ M, ERBEN R (2008) The effects of trematode *Bucephalus polymorphus* on the reproductive cycle of zebra mussel *Dreissena polymorpha* in the Drava river. Acta Parasitol 53: 85-92

LARUELLE F, MOLLOY DP, ROITMAN VA (2002) Histological analysis of trematodes in *Dreissena polymorpha*: their location, pathogenicity, and distinguishing morphological characteristics. J Parasitol 88: 856-863

LEACH JH (1993) Impacts of the Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) on water quality and fish spawning reefs in western Lake Erie. U: NALEPA TF, SCHLOESSER DW (eds.): Zebra mussels: Biology, Impacts, and Control. Lewis Publishers, Boca Raton. 381-397

LEWANDOWSKI K (1982) The role of early developmental stages in the dynamics of *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia) populations in lakes. II. Settling of larvae and the dynamics of numbers of settled individuals. Ekol Pol 30: 223-286

LIMBURG KE, AHREND K (1994) Zebra mussel veligers observed in larval fish guts. *Dreissena*, Zebra Mussel Information Clearinghouse Newsl, Brockport, 5: 4

MACISAAC HJ, SPRULES WG, LEACH JH (1991) Ingestion of small-bodied zooplankton by zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): Can cannibalism on larvae influence population dynamics? Can J Fish Aquat Sci 48: 2051-2060

MACISAAC HJ, SPRULES WG, JOHANNSON OE, LEACH JH (1992) Filtering impacts of larval and sessile zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in western Lake Erie. Oecologia 92: 30-39

MACISAAC HJ, LONNEE CJ, LEACH JH (1995) Suppression of microzooplankton by zebra mussels: Importance of mussel size. Freshwater Biol 34: 379-387

MACKIE GL (1984) Bivalves. U: WILBUR KM (ed): The Mollusca Vol 7. Reproduction. Academic Press, 351-418

MACKIE GL (1991) Biology of the exotic zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in relation to native bivalves and its potential impact in Lake St. Clair. Hydrobiologia 219: 251-268

MACKIE, GL (1999) Ballast Water Introductions of Mollusca. U: CLAUDI R, LEACH JH (eds): Nonindigenous Freshwater Organisms: Vectors, Biology, and Impacts. Lewis Publishers, Boca Ratton. 19-254

MACKIE GL, GIBBON B, MUNCASTER B, GRAY I (1989) Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): A synthesis of European experiences and preview for North America. BAR Environmental, Queens Printer for Ontario.

MANTECCA P, VAILATI G, BACCHETTA R (2003a) Histological studies on the zebra mussel *Dreissena polymorpha* reproduction from a DDT contaminated area in Lake Maggiore (N. Italy). Arch Hydrobiol 158: 233-248

MARTYNIAK A, JERZYK MS, ADAMEK Z (1987) The food of bream (*Abramis brama*) in the Pierzchaly Reservoir (Poland). Folia Zool 36: 273-280

MATONIČKIN I, HABDIJA I, PRMC-HABDIJA B (1998): Beskralješnjaci - biologija nižih beskralješnjaka. Školska knjiga, Zagreb. 691

MATONIČKIN I, PAVLETIĆ Z, HABDIJA I, STILINOVIĆ B (1975) Prilog valorizaciji voda ekosistema rijeke Save. Sveučilišna naklada Liber, Zagreb. 96

MATTHEWS MA, MCMAHON RF (1999) Effects of temperature and temperature acclimation on survival of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and Asian clams (*Corbicula fluminea*) under extreme hypoxia. J Moll Stud 65: 317-325

MCMAHON RF (1991) Mollusca: Bivalvia. U: THORP JH, COVICH AP (eds): Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates. Academic Press, San Diego. 315-399

MELLINA E, RASMUSSEN JB, MILLS EL (1995) Impact of mussel (*Dreissena polymorpha*) on phosphorus cycling and chlorophyll in lakes. Can J Fish Aquat Sci 52: 2553-2573

MIŠETIĆ S, MRAKOVČIĆ M, HABEKOVIĆ D, POPOVIĆ J, TURK M, TOMAŠKOVIĆ N, FAŠAIĆ, G (1991) Fizikalno-kemijske, biološke i ihtiološke značajke nadzemnih voda hidroenergetskog sustava HE Varaždin, HE Čakovec i HE Dubrava u godini 1990. Institut za ribnjačarstvo, Zagreb. 98

MOLLOY DP, ROITMAN VA, SHIELDS JD (1996) Survey of the parasites of zebra mussels (Bivalvia: Dreissenidae) in northwestern Russia, with comments on records of parasitism in Europe and North America. J Helminthol Soc Wash 63: 251-256

MOLLOY DP, KARATAYEV AY, BURLAKOVA LE, KURANDINA DP, LARUELLE F (1997) Natural enemies of zebra mussels: predators, parasites, and ecological competitors. Rev Fish Sci. 5: 27-97

MORTON BS (1969a) Studies on the biology of *Dreissena polymorpha* Pall. I. General anatomy and morphology. Proc Malacol Soc London 38: 301-321

MORTON BS (1969b) Studies on the biology of *Dreissena polymorpha*. II. Correlation of rhythms of feeding, digestion and excretion. Proc Malacol Soc London 38: 401-414

MORTON BS (1969c) Studies on the biology of *Dreissena polymorpha* Pall. III. Population dynamics. Proc Malacol Soc London 38: 471-482

MORTON BS (1969d) Studies on the biology of *Dreissena polymorpha* Pall. IV. Habits, habitats, distribution, and control. Water Treat Examin 18:233-240

MORTON BS (1993) The anatomy of *Dreissena polymorpha* and the evolution and success of the heteromyarian form in the Dreissenoidea. U: Nalepa TF, Schloesser DW (eds.): Zebra mussels: Biology, Impacts, and Control. Lewis Publishers, Boca Raton, str 185-216

MRAKOVČIĆ M, KEROVEC M, MIŠETIĆ S, PLENKOVIĆ-MORAJ A, MIHALJEVIĆ Z, MUSTAFIĆ P, TERNJEJ I, ZANELLA D, ĆALETA M, RADIĆ I (2003) Fizikalno-kemijske, biološke i ihtiološke značajke nadzemnih voda hidroenergetskog sustava HE Varaždin, HE Čakovec i HE Dubrava u godini 2002. Prirodoslovno matematički fakultet, Zagreb, Institut za ribnjačarstvo, Zagreb. 116

NAGIBINA LF, TIMOFEEVA TA (1971) True hosts of *Aspidogaster limacoides* Diesing, 1834 (Trematoda, Aspidogastrea). Dokl Akad Nauk SSSR 200: 677-678

NEUMANN D, BORCHERDING J, JANTZ B (1993) Growth and seasonal reproduction of *Dreissena polymorpha* in the Rhine River and adjacent waters. U: Nalepa TF, Schloesser DW (eds.): Zebra mussels: Biology, Impacts, and Control. Lewis Publishers, Boca Raton. 95-110

NICHOLS SJ (1996) Variations in the Reproductive Cycle of *Dreissena polymorpha* in Europe, Russia, and North America. Amer Zool 36: 311-325

NICHOLS KH, HOPKINS GJ (1993) Recent changes in Lake Erie (north shore) phytoplankton: Cumulative impacts of phosphorus loading reductions and the Zebra mussel introduction. J Great Lakes Res 19: 637-647

NICHOLS SJ, KOLLAR B (1991) Reproductive cycle of zebra mussel *Dreissena polymorpha* in western Lake Erie at Monroe, Michigan, Abstracts of the second International Zebra mussel Conference, Rochester

NUTALL CP (1990) Review of the Caenozoic heterodont bivalve superfamily Dreissenacea. Paleontology 33: 707-737

PATHY DA (1994) The life history and demography of zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, populations in Lake St. Clair, Lake Erie, and Lake Ontario (Michigan, Ohio, Pennsylvania, New York). M Sc Thesis. University of Guelph (Canada)

PFLEGAR V (1990) A field guide in colour to Molluscs. Aventium nakladatelstvi, Prag, 186-187

RAM JL, FONG PP, CROLL RP, NICHOLS SJ, WALL D (1992) The zebra mussel (*D. polymorpha*), a new pest in North America: reproductive mechanisms as possible targets of control strategies. Invert Reprod Dev 22: 77-86

RAM JL, FONG PP, GARTON DW (1996a) Physiological aspects of zebra mussel reproduction: Maturation, spawning, and fertilization. Am Zool 36: 326-38

ROMEIS B (1968) Mikroskopische technik. 16 Aufl Oldenbourg, München. 695

SASTRY AN (1979) Pelecypoda (excluding Ostreidae). U: GIESE AC, PEARSE JS (eds): Reproduction of Marine Invertebrates. Vol 5. Academic Press, New York. 113-292

SCHNEIDER DW, MADON SP, STOECKEL JA, SPARKS RE (1998) Seston quality controls zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) energetics in turbid rivers. Oecologia 117: 331-41

SHKORBOTOV GL, KARPEVICH AF, ANTONOV PI (1994) Ecological physiology. U: STAROBOGATOV YA I (ed.). Freshwater zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Taxonomy, ecology and practical use. Nauka, Moskva, 67-108

SMIRNOVA NF (1983) Resistance of Bivalvia to the extremal factors and its dependence on their ecological and morphological pecularities. U: Molluscs. Their systematics, ecology and distribution. Abstracts of communications. Zool Inst Leningrad, 227-229 (na ruskom)

SPRUNG M (1991) Cost of reproduction: A study on the metabolic requirements of the gonads and fecundity of the bivalve *Dreissena polymorpha*. Malacologia 33: 63-70

STANCZYKOWSKA A (1977) Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia) in lakes. Pol Arch Hydrobiol 24: 461-530

TRIPP MR (1973) Hermaphroditism in *Bucephalus*-infected oysters. J Invert Pathol 21: 321-322

VAN DER VELDE G, PAFFEN BGP, VAN DER BRINK FWB, BIJ DE VAATE A, JENNER HA (1994) Decline of zebra mussel populations in the Rhine: Competition between two mass invaders (*Dreissena polymorpha* and *Corophium curvispinum*). Naturwissenschaften 81: 32-34

WALLET M, LAMBERT A (1986) Enquête sur la répartition et l'evolution du parasitisme a *Bucephalus polymorphus* Baer, 1827 chez le mollusque *Dreissena polymorpha* dans le sud-est de la France. Bull Fr Peche Piscic 300: 19-24

WACKER A, VON ALERT E (2003) Food quality controls reproduction of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). Oecologia 135: 332-338

WALZ N (1973) Untersuchungen zur Biologie von *Dreissena polymorpha* Pallas in Bodensee. Arch Hydrobiol 42: 452-482

WALZ N (1978) The energy balance of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* Pallas in laboratory experiments and in the Lake Constance. II. Reproduction. Arch Hydrobiol/Suppl. 55: 106-119

WIKTOR J (1963) Research on the ecology of *Dreissena polymorpha* (Pall.) in the Szczecin Lagoon (Zalew Szczecinski). Ekol Pol 11: 275-280

YONGE CM, CAMPBELL JI (1968) On the heteromyarian condition in the Bivalvia with special reference to *Dreissena polymorpha* and certain Mytilacea. Edinburgh Trans Roy Soc 68: 21-43

ZHADIN V (1946) The travelling shell of *Dreissena*. Priroda (Moskva) 5: 29-3

Internetski izvori:

www.forestryimages.org/images/768x512/1299199.jpg, pristupljeno 12. 12. 2012.
www.nationsonline.org/oneworld/map/google_map_croatia.htm, pristupljeno 12. 12. 2012.
www.seagrant.sunysb.edu/Images/Uploads/ArticleDefault/zmpipe.jpg, pristupljeno 12. 12. 2012.