

Gwasgariad rhywogaethau dŵr croyw ymledol ym Mhrydain

Traethawd ymchwil â gyflwynir er gradd Doethur mewn
Athroniaeth

gan

John Rhidian Thomas, BSc. (Anrhydedd), MRes.



**Ysgol y Biowyddorau, Prifysgol Caerdydd
2018**

DATGANIAD

Nid yw'r gwaith hwn wedi ei gyflwyno fel testun ar gyfer unrhyw radd neu ddyfarniad arall o'r Brifysgol hon neu unrhyw brifysgol neu man addysgol arall. Nid yw chwaith yn cael ei gyflwyno ar y cyd fel ymgeisyddiaeth ar gyfer unrhyw radd neu ddyfarniad arall.

Llofnodwyd (ymgeisydd) Dyddiad

GOSODIAD 1

Caiff y traethawd hwn ei gyflwyno yn gyflawniad rhannol o'r gofynion am radd PhD. Llofnodwyd (ymgeisydd) Dyddiad

GOSODIAD 2

Mae'r traethawd hwn yn anlyniad fy ngwaith / ymchwil annibynnol, ac eithrio lle caiff ei ddatgan fel arall, ac nid yw'r traethawd wedi ei olygu gan drydydd parti tu hwnt i'r hyn â ganiateir gan Bolisi Prifysgol Caerdydd ar Ddefnydd Golygyddion Trydydd Parti gan Fyfyrrwyr Gradd Ymchwil. Caiff ffynhonnellau eraill eu cydnabod drwy gyfeiriadau diamwys. Fy naliadau i a fynegir.

Llofnodwyd (ymgeisydd) Dyddiad

GOSODIAD 3

Rhof ganiatâd i gynnwys y traethawd, o'i dderbyn, fod ar gael ar-lein yng nghronfa Argaeledd Agored y Brifysgol a benthyciadau rhyng-lyfrgellol, ac i'r teitl a'r grynodedb fod ar gael i sefydliadau allanol..

Llofnodwyd (ymgeisydd) Dyddiad

GOSODIAD 4: GWAHARDDIAD CYRCHU EISOES WEDI EI GYTUNO

Rhof ganiatâd i gynnwys y traethawd, o'i dderbyn, fod ar gael ar-lein yng nghronfa Argaeledd Agored y Brifysgol a benthyciadau rhyng-lyfrgellol yn dilyn terfyniad gwaharddiad cyrchu eisoes wedi ei gytuno gan y Pwyllgor Ansawdd a Safonau Academaidd.

Llofnodwyd (ymgeisydd) Dyddiad

*Yma – llond tanc o gimwch – yn nofio
mewn afon a welwch,
nid yw'r haid ond pla sy'n drwch
Yn ein hylif – gochelwch!*

*Ifan a Rhidian hefyd – yw meistri'r
grym estron; amgylchfyd
y rhain, a'u natur o hyd
yw awydd eu gwaith diwyd.*

*Y Prifardd Hilma Lloyd Edwards
5/8/15*

Cydnabyddiaeth

Hoffwn yn gyntaf ddiolch i fy ngoruchwylwyr, Dr. Siân Griffiths ac Yr Athro Jo Cable, am yr holl gymorth dros y blynyddoedd. Gallwn bob amser ddibynnu ar sgwrs a phaned o de i sortio unrhyw broblem allan. Diolch yn enwedig am y rhyddid i ymchwilio fy niddordebau, ac i fynychu amryw o gynadleddau ar draws y byd. Mawr yw'n nyled hefyd i Dr Jo James, am yr holl help cyn ac yn ystod y PhD, ond yn enwedig am fy nghyflwyno i fy nghimwch yr afon cyntaf nôl yn 2012. Diolch hefyd i aelodau staff a myfyrwyr PhD y 5ed, 6ed a 7fed llawr, yn enwedig i Dr. Amy Ellison ac Emily Matthews am yr holl help wrth i mi ddysgu dulliau molecwlar mewn amser byr.

Trwy gydol y PhD, braf oedd y drafodaethau difyr a chymorth wrth fyfyrwyr PhD y 6ed llawr, yn enwedig Fred, Katie, Emma, Willow, Jade a Sarah (a chyn hynny hefyd, Marian a Caitlin). Diolch mawr i Jâms, am ateb amryw o gwestiynau ieithyddol ac ehangu fy ngeirfa i gynnwys nifer o eiriau (anghywir) Gogleddol.

Ni fyddai wedi bod yn bosib gwneud y gwaith hyn heb help a chymorth myfyrwyr is- ac ôl-raddedig, felly diolch enfawr i Amanda Chapman, James Fisher, Ethan Oates-Brown, Joanna Redihough, Rosie Harper, Elin Dumont, Rhi Hunt a Steph Masefield.

Mae gweithio mewn cydweithrediad â nifer o bobl wedi bod yn broses hynod o hwylus, felly diolch hefyd i Gareth Davies a Chris Williams (Asiantaeth yr Amgylchedd Lloegr), Jane Hallam (UCL), Sonia Consuegra a Chloe Robinson (Prifysgol Abertawe), Jen Nightingale a Steph Masefield (Prifysgol Bryste), Catherine Wilson a Valentine Muhawenimana (ENGIN), Adam Petrusek ac Agata Mrugała (Charles University). Gwerthfawrogaf hefyd gwaith manwl a thrylwyr y terminolegydd Dr Tegau Andrews a rwy'n ddiolchgar i'r Coleg Cymraeg Cenedlaethol am y cyllid i gwblhau'r astudiaeth hon, ond hefyd am yr holl gymorth ar ffurf y cyrsiau sgiliau ymchwil. Yn ychwanegol, hoffwn ddiolch i Catrin Heledd a Non; ers cwrdd yn Llambled, braf oedd cael ffrindiau newydd oedd yn deall yn iawn hynt a helynt bywyd myfyriwr PhD.

Diolch hefyd i Mam, Dad, Mam-gu, Gwenno (a Molly) am yr holl gymorth dros y blynyddoedd, ac am ddim gofyn yn rhy aml 'pryd bydd y ddoethuriaeth yn dod i ben?'. Yn olaf, hoffwn roi diolch o waelod calon i Tom, am oddef â'r hwyliau gwael a gwranddo ar yr holl gwyno am bysgod, ystadegau neu thebyg dros y dair mlynedd diwetha.

Acknowledgements

Firstly, I would like to express my sincere gratitude to my supervisors, Dr. Siân Griffiths and Prof. Jo Cable, for all the years of support. I could always rely on a cuppa and a chat to sort out any issues. Thanks in particular for allowing me to follow my research interests and encouraging me to attend conferences around the world. I am also indebted to Dr Jo James, for all the help before and during the PhD, but especially for introducing me to my first crayfish back in 2012. Thanks also to the staff and students of the 5th, 6th and 7th floors, and to Dr Amy Ellison and Emily Matthews for the help when learning new molecular skills in a short period of time.

Throughout the PhD, the entertaining discussions and support from the 6th floor office PhD students has been great, especially Fred, Katie, Katie, Emma, Willow, Jade and Sarah (and previously, Marian and Caitlin). A big thanks also to Jâms, for answering my numerous linguistic questions and for expanding my vocabulary to include some (incorrect) Noth Walian words.

It would not have been possible to complete this PhD without the help of both under- and post-graduate students, and so a huge thank you to Amanda Chapman, James Fisher, Ethan Oates-Brown, Joanna Redihough, Rosie Harper, Elin Dumont, Rhi Hunt and Steph Masefield.

Working with a range of collaborators has been a pleasure, and so thanks to Gareth Davies and Chris Williams (EA), Jane Hallam (UCL), Adam Petrusek and Agata Mrugala (Charles University), Jen Nightingale and Steph Masefield (Bristol University), Catherine Wilson and Valentine Muhawenimana (ENGIN), Sonia Consuegra and Chloe Robinson (Swansea University). I'm also incredibly thankful for the thorough work and research undertaken by terminologist Dr Tegau Andrews. Thanks to the Coleg Cymraeg Cenedlaethol for funding this research, but also for support in the form of the research skills courses. I'd also like to thank Catrin Heledd and Non; since meeting in the Lampeter skills course, it was great to have new friends who understood the trials and tribulations of a PhD student.

A big thanks also to my parents and to Mam and Gwenno for all the support over the years, and for not asking *too* often 'when will you finish the PhD?'. Finally, I'd like to thank Tom from the bottom of my heart, for putting up with the bad moods and listening patiently to me whining about fish, statistics or something similar over the past three years.

Cynnwys

DATGANIAD.....	II
CYDNABYDDIAETH.....	IV
CYNNWYS.....	VI
FFIGYRAU.....	IX
TABLAU.....	XI
CRYNODEB.....	1
PENNOD 1: CYFLWYNIAD CYFFREDINOL.....	2
1.1 YMLEDWYR BYD-EANG.....	2
1.2 RÔL YMDDYGIAD YN Y BROSES O YMLEDU.....	5
1.3 AMCANION YMCHWIL.....	5
PENNOD 2: ANIFEILIAID YMLEDOL A’U HEFFEITHIAU AR ECOSYSTEMAU DŴR CROYW PRYDAIN.....	8
2.1 CRYNODEB.....	8
2.2 CYFLWYNIAD.....	8
2.3 PWYSIGRWYDD ECOSYSTEMAU DŴR CROYW.....	9
2.4 YMLEDWYR DŴR CROYW YM MHRYDAIN.....	10
2.4.1 <i>Decapoda</i>	15
2.4.2 <i>Amphipoda</i>	20
2.4.3 <i>Mollusca</i>	20
2.4.4 <i>Pysgod</i>	21
2.4.5 <i>Anifeiliaid eraill</i>	23
2.5 EFFEITHIAU AR ECOSYSTEMAU.....	24
2.5.1 <i>Cystadleuaeth a rhyngweithiadau</i>	25
2.5.2 <i>Heintiau a pharasitiaid</i>	27
2.5.3 <i>Effeithiau strwythurol</i>	28
2.5.4 <i>Effeithiau economaidd</i>	29
2.6 RHEOLI YMLEDWYR.....	30
2.7 NEWID HINSAWDD A BYGYTHIADAU ERAILL.....	31
2.8 CASGLIADAU.....	32
PENNOD 3: GWASGARIAD CIMYCHIAID YR AFON CYNHENID AC YMLEDOL DROS Y TIR.....	34
3.1 CRYNODEB.....	34
3.2 CYFLWYNIAD.....	35
3.3 METHODOLEG.....	38
3.3.1 <i>Nodyn moesegol</i>	38
3.3.2 <i>Casglu a chynnal anifeiliaid</i>	39
3.3.3 <i>Trefn yr arbrawf</i>	40
3.3.4 <i>Dadansoddiad ystadegol</i>	41
3.4 CANLYNIADAU.....	43
3.5 TRAFODAETH.....	45
PENNOD 4: GWASGARIAD CIMYCHIAID YR AFON DROS Y TIR YN YSTOD CYFNODAU BYWYD BREGUS 50	
4.1 CRYNODEB.....	50
4.2 CYFLWYNIAD.....	50
4.3 METHODOLEG.....	53

4.3.1 Nodyn moesegol.....	53
4.3.2 Casglu a chynnal anifeiliaid.....	53
4.3.3 Arbrawf 1 – Cimychiaid yr afon beichiog / heb wyau	54
4.3.4 Arbrawf 2 – Cimychiaid yr afon ifanc.....	54
4.3.5 Dadansoddiad ystadegol.....	55
4.4 CANLYNIADAU	56
4.4.1 Arbrawf 1 - Cimychiaid yr afon beichiog / heb wyau.....	56
4.4.2 Arbrawf 2 - Cimychiaid yr afon ifanc.....	56
4.5 TRAFODAETH.....	57
PENNOD 5: EFFAITH PLA CIMYCHIAID YR AFON AR YMDDYGIAD CIMYCHIAID YR AFON YMLEDOL	61
5.1 CRYNODEB	61
5.2 CYFLWYNIAD	61
5.3 METHODOLEG	67
5.3.1 Nodyn moesegol.....	67
5.3.2 Casglu a chynnal anifeiliaid.....	67
5.3.3 Meithrin pla cimychiaid yr afon	67
5.3.4 Trefn yr arbrawf.....	68
5.3.5 Meintioli lefelau'r pla.....	70
5.3.6 Dadansoddiad ystadegol.....	71
5.4 CANLYNIADAU	71
5.5 TRAFODAETH.....	74
PENNOD 6: EFFAITH TYMHEREDD AR ALLU NOFIO A GWASGARU PYSGOD ANFRODOROL.....	80
6.1 CRYNODEB	80
6.2 CYFLWYNIAD	80
6.3 METHODOLEG	83
6.3.1 Nodyn moesegol.....	83
6.3.2 Casglu a chynnal anifeiliaid.....	83
6.3.3 Arbrawf 1 - Gallu nofio parhaus (U_{Crit}).....	85
6.3.4 Arbrawf 2 – Ymateb-C.....	86
6.3.5 Dadansoddiad ystadegol.....	87
6.4 CANLYNIADAU	88
6.5 TRAFODAETH.....	92
PENNOD 7: EFFAITH TYMHEREDD A GWAHANIAETH MAINT AR YMOSODEDD Y SWILYN TAGELL-GOCH A'R GROTHELL DRI-PHIGYN	96
7.1 CRYNODEB	96
7.2 CYFLWYNIAD	96
7.3 METHODOLEG	100
7.3.1 Nodyn moesegol.....	100
7.3.2 Tarddiad a chynhaliaeth y pysgod	100
7.3.3 Asesiad rhyngweithiadau ymosodol	101
7.3.4 Dadansoddiad ystadegol.....	103
7.4 CANLYNIADAU	103
7.5 TRAFODAETH.....	108
PENNOD 8: TRAFODAETH GYFFREDINOL.....	112
8.1 SYNTHESIS.....	112
8.2 CYFYNGIADAU	116

8.3 CASGLIADAU	117
CYFEIRNODAU	119
ATODIAD 1.....	152
ATODIAD 2.....	175
ATODIAD 3.....	177

Ffigyrau

Ffigwr	Disgrifiad	Tud.
1.1	Fframwaith i ddisgrifio'r broses o ymledu i gynefinoedd newydd gan rywogaethau anfrodorol.	4
2.1	Dosbarthiad cimychiaid arwyddol yr afon ymledol a chynhenid ym Mhrydain.	17
2.2	Cimwch arwyddol yr afon (<i>Pacifastacus leniusculus</i>).	18
2.3	Y swilyn tagell-goch (<i>Lepomis gibbosus</i>), pysgodyn ymledol, yn labordai Prifysgol Caerdydd.	23
3.1	Arena arbrofol a ddefnyddiwyd er mwyn asesu ymddygiad cimychiaid yr afon.	41
3.2	Nifer o weithiau ymadawodd cimychiaid crafanc wen yr afon, cimychiaid coch y gors a chimychiaid arwyddol yr afon y dŵr dros gyfnod o 12 a.	45
3.3	Cyflymder (cm e^{-1}) cerdded cimychiaid crafanc wen yr afon, cimychiaid coch y gors a chimychiaid arwyddol yr afon wrth gerdded allan o'r dŵr.	46
4.1	Arena arbrofol a ddefnyddiwyd i asesu ymddygiad cimychiaid arwyddol yr afon (<i>Pacifastacus leniusculus</i>) benywaidd a beichiog.	55
4.2	Arena arbrofol a ddefnyddiwyd i asesu ymddygiad cimychiaid arwyddol yr afon (<i>Pacifastacus leniusculus</i>) ifanc.	56
4.3	Nifer o ymadawiadau o'r dŵr gan gimychiaid arwyddol yr afon (<i>Pacifastacus leniusculus</i>) ifanc dros 12 a.	58
5.1	Arena arbrofol er mwyn asesu effaith pla cimychiaid yr afon (<i>Aphanomyces astaci</i>) ar ymddygiad cimychiaid arwyddol yr afon (<i>Pacifastacus leniusculus</i>).	70
5.2	Amser a dreuliwyd (e) allan o'r dŵr dros gyfnod o 12 a (golau) gan gimychiaid arwyddol yr afon (<i>Pacifastacus leniusculus</i>), cyn ac ar ôl iddynt gael eu heintio gan bla cimychiaid yr afon.	73
5.3	Cydberthynas rhwng maint yr argragen (mm) a'r amser a dreuliwyd yn llonydd tu allan i'r lloches gan gimychiaid arwyddol yr afon (<i>Pacifastacus leniusculus</i>).	75
6.1	Adran 1.2 m o lithren ddŵr a ddefnyddiwyd er mwyn asesu perfformiad nofio parhaus (U_{crit}) y swilyn tagell-goch (<i>Lepomis gibbosus</i>) a'r llyfrothen uwchsafn (<i>Pseudorasbora parva</i>).	87
6.2	Cynllun arbrofol ar gyfer mesur ymateb-C (nofio cyflym) y pysgod.	88
6.3	Perfformiad nofio parhaus (U_{crit}) a chyflym (ymateb-C) y llyfrothen uwchsafn (<i>Pseudorasbora parva</i>) a'r swilyn tagell-goch (<i>Lepomis gibbosus</i>) yn nhymereddau 15, 20 a 25°C.	90
7.1	Camau'r arbrawf a ddefnyddiwyd er mwyn asesu rhyngweithiadau rhyng- a mewnrhywogaethol y grothell dri-phigyn, <i>Gasterosteus aculeatus</i> a swilyn tagell-goch, <i>Lepomis gibbosus</i> .	103
7.2	Nifer o ymosodiadau (dros 2 awr) tuag at bysgod arall gan swilod tagell-goch (<i>Lepomis gibbosus</i>) a crethyll dri-phigyn (<i>Gasterosteus aculeatus</i>).	105

7.3	Nifer o ymddygiadau ymosodol (cnoi/cwrso) a wnaethpwyd gan swilod tagell-goch (<i>Lepomis gibbosus</i>) a crethyll dri-phigyn (<i>Gasterosteus aculeatus</i>) tuag at bysgod y rhywogaeth wrthwynebus fach a mawr o fewn grŵp gymysg.	108
7.4	Amser a dreuliwyd yn y lloches gan swilod tagell-goch (<i>Lepomis gibbosus</i> , cylchoedd du) a crethyll dri-phigyn (<i>Gasterosteus aculeatus</i> , cylchoedd gwyn) dros Awr 2 yn unig.	109
A.1	Goroesiad cimychiaid arwyddol yr afon (<i>Pacifastacus leniusculus</i>) ifanc 4-wythnos a 10-wythnos oed ar ôl gael eu heintio â phla cimychiaid yr afon (<i>Aphanomyces astaci</i>).	177

Tablau

Tabl	Disgrifiad	Tud.
2.1	Anifeiliaid anfrodorol dŵr croyw nodedig sydd wedi ymledu, neu sy'n debygol o ymsefydlu ym Mhrydain.	11-13
3.1	Cyflymder symudiadau cimychiaid yr afon cynhenid (<i>Austropotamobius pallipes</i>) ac anfrodorol i Brydain yng nghynefinoedd dyfrol neu dros y tir.	38
3.2	Maint yr argragen a nifer y cimychiaid yr afon a ddefnyddiwyd yn ystod Arbrawf 1 (cymhariaeth rhywogaethau) ac Arbrawf 2 (unigolion vs. grwpiau – cimychiaid arwyddol yr afon yn unig).	42
6.1	Mesuriadau pysgod (swilod tagell-goch neu llyfrothod uwchsafn) a ddefnyddiwyd ym mhrofion nofio cyflym (ymateb-C) a parhaus (U_{crit}).	86
6.2	Canlyniadau modelau llinol cyffredin. Dangosir y newidyn dibynnol (y) a'r newidynnau annibynnol (x) a gafodd eu cynnwys yn y modelau.	92
7.1	Amrywiant maint safonol (mm) swilod tagell-goch (<i>Lepomis gibbosus</i>) a crethyll dri-phigyn (<i>Gasterosteus aculeatus</i>) a ddefnyddiwyd i asesu rhyngweithiadau rhyng- a mewnrwogaethol.	103
7.2	Canran y pysgod a ymddangosodd ymddygiad ymosodol o leiaf unwaith tuag at eu cydryw, neu unigolyn mawr/bach y rhywogaeth arall.	105
7.3	Canlyniadau Modelau Llinol Cyffredin Cymysg (MLICC) a ddefnyddiwyd i asesu effaith tymheredd, gwahaniaeth maint (mm) a phresenoldeb ymosodedd swilod tagell-goch a crethyll dri-phigyn.	107
8.1	Crynodeb o brif ganlyniadau'r astudiaeth bresennol ar y rhywogaethau a astudiwyd.	115-116
A.1	Effaith pla cimychiaid yr afon (<i>Aphanomyces astaci</i>) ar oroesiad cimychiaid arwyddol yr afon (<i>Pacifastacus leniusculus</i>) ifanc 4- a 10-wythnos oed.	176

Crynodeb

Mae bioamrywiaeth y byd yn wynebu amryw o fygythiadau o achos gweithgareddau anthropogenig megis dinistrio cynefinoedd, gordddefnyddio adnoddau a llygredd. Yn ogystal, bu cyflwyniad rhywogaethau estron i ecosystemau dieithr yn un o brif achosion colled bioamrywiaeth, gan iddynt gystadlu â rhywogaethau cynhenid am adnoddau, lledu heintiau ac achosi niwed strwythurol. Er hyn, nifer bychan o rywogaethau a gyflwynwyd i ecosystem newydd sy'n llwyddo i ymledu. Rhaid iddynt gael eu cludo a'u cyflwyno, ac yna, sefydlu ac ehangu cyn dod yn rywogaethau ymledol llwyddiannus. Effeithia ymddygiad anifeiliaid ar y broses ymledu, yn enwedig wrth iddynt wasgaru, er mae yna diffyg gwybodaeth ar sut all ffactorau biotig ac anfiotig effeithio ar hyn.

Yn yr astudiaeth hon, gan ddefnyddio arenâu arbrofol yn y labordy, astudiwyd ymddygiad dau brif grŵp o anifeiliaid ymledol yn nyfroedd croyw Prydain; cimychiaid yr afon a physgod. Darganfuwyd bod rhywogaethau ymledol o gimychiaid yr afon yn fwy tueddol o wasgaru o'u cymharu â rhai cynhenid (Pennod 3). Dangoswyd hefyd bod cimychiaid yr afon beichiog yr un mor dueddol o wasgaru dros y tir â rhai heb wyau; bu potensial uchel i'r unigolion beichiog gyflwyno eu hepil i gynefin newydd, er bod cimychiaid yr afon ifanc yn cyrraedd trothwy maint cyn iddynt wasgaru dros y tir (Pennod 4). Canfyddir bod parasit ymledol yn lleihau tueddiad cimychiaid yr afon ymledol i wasgaru (Pennod 5). Canlyniad nodedig oedd bod tymheredd yn effeithio'n bositif ar allu pysgod ymledol i nofio, ac felly i wasgaru (Pennod 6), er ni chaiff tymheredd effaith sylweddol ar eu rhyngweithiadau â physgod cynhenid (Pennod 7). Fodd bynnag, amlygir defnyddioldeb arsylwadau uniongyrchol rhyngweithiadau rhyng-rywogaethol, a dangoswyd bod maint y corff yn ffactor bwysig i'w ystyried wrth asesu potensial un rhywogaeth i effeithio'n negyddol ar un arall (Pennod 7). Ar y cyfan, caiff y gwaith hwn oblygiadau penodol (gweler Pennod 8) mewn cadwraeth a rheolaeth rhywogaethau ymledol.

Pennod 1: Cyflwyniad cyffredinol

1.1 Ymledwyr byd-eang

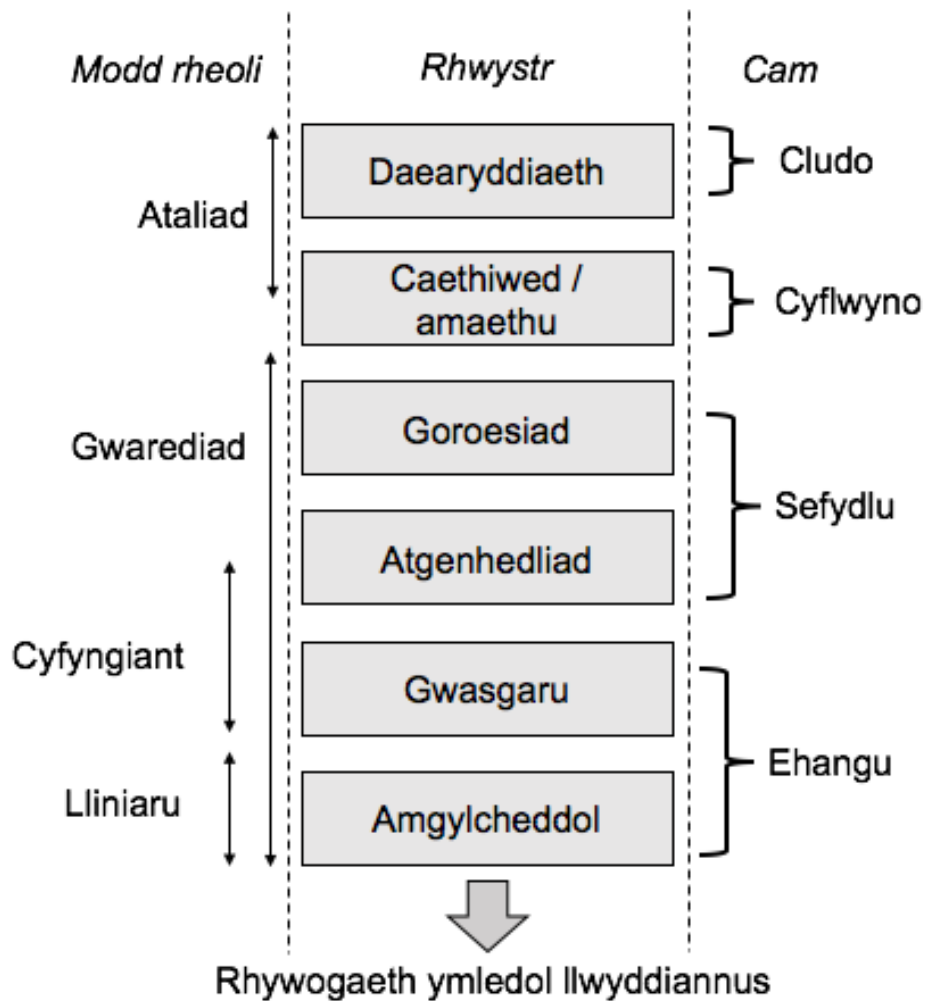
Yn ystod y ganrif ddiwethaf, bu i weithgaredd dynol gyfrannu'n helaeth at y broses o ddatgymalu ecosystemau'r byd trwy ddinistrio cynefinoedd, lleihau amrywiaeth genedig a difodi rhywogaethau ar raddfa enfawr (Sala et al. 2000; Cardinale et al. 2012; Bellard et al. 2016). Eisoës, cafodd colli bioamrywiaeth ar y fath raddfa gryn effaith ar y gwasanaethau y mae ecosystemau yn eu darparu, megis dadelfennu a chylchrediad maetholion, ailgylchu mwynau, rheoli hinsawdd ac, yng nghyd-destun ecosystemau dŵr croyw, darparu dŵr i'w yfed (Cardinale et al. 2012; Loreau et al. 2012). Ymysg prif achosion gostyngiad bioamrywiaeth o ganlyniad i weithgarwch dynol y mae cyflwyno rhywogaethau ymledol i gynefinoedd ac ecosystemau newydd (Mack et al. 2000; Bellard et al. 2016).

Gall rhywogaethau anffroddol (*non-native*) gael eu cyflwyno i ecosystemau dieithr trwy weithgarwch dynol heb effaith negyddol. Diffinnir rhywogaethau ymledol (*invasive*) fel rhai sy'n cael effaith annymunol ar yr amgylchedd, iechyd dynol neu'r economi wrth iddynt gael eu cyflwyno i ecosystemau newydd trwy weithred ddynol (Boonman-Berson et al. 2014). Gall rhywogaethau anffroddol effeithio ar ecosystemau trwy ledu clefydau (Vilcinskis 2015), addasu prosesau ffisegol (Jones et al. 1994) neu gystadlu â rhywogaethau cynhenid am adnoddau fel bwyd a chynefinoedd (e.e. James et al. 2015a); arwain hyn at leihad yn niferoedd y rhywogaethau cynhenid. Symudir anifeiliaid a phlanhigion gan fodau dynol ar draws ardaloedd a rhanbarthau eang am amryw o resymau ac, o ganlyniad, effeithir yn sylweddol ar yr ecosystemau a gytrefir gan y rhywogaethau 'newydd' hyn (Mack et al. 2000; Riccardi 2007; Bellard et al. 2016). Gyda'r cynnydd mawr mewn systemau cludiant byd-eang (Hulme 2009), cynyddodd graddfa symudiad rhywogaethau i ecosystemau estron yn sylweddol. Bellach, mae hyn yn bygwth bioamrywiaeth ar bob cyfandir (Mack et al. 2000; Sala et al. 2000; Riccardi 2007). Nid newydd oedd symudiad rhywogaethau ledled y byd; yn hanesyddol, ceir sawl enghraifft, ond nodweddiad sy'n gyffredin rhyngddynt yw mai symudiadau naturiol a gweddol araf oeddent (Riccardi 2007; Hulme 2009). Bellach, nid naturiol yw'r symudiadau hyn ac mae'r raddfa gyfredol o ddylanwad dynol ar ddsbarthiad rhywogaethau wedi arwain gwyddonwyr at awgrymu ein bod mewn epoc daearegol newydd - yr Anthroposen (Riccardi 2007; Strayer 2010).

Er cynifer y rhywogaethau a symudir ar draws y byd i gynefinoedd gwryfol, nifer bychan iawn (tua 1%) o'r rhain sy'n debygol o achosi difrod sylweddol ac ymledu (Williamson a Fitter 1996; Gollasch a Nehring 2006). Er hyn, pan fydd rhywogaethau anffrodorol yn llwyddo i ymledu, gall eu heffeithiau fod yn ddramatig. Er enghraifft, o ganlyniad i gyflwyniad bwriadol draenogyn y Nîl (*Lates niloticus*) i Lyn Fictoria, Affrica (yn wreiddiol i'w bysgota), dioddefodd dros 200 rhywogaeth o bysgod ciclid ddifodiant dros gyfnod byr iawn o amser (Pringle 2005; Strayer 2010).

Rheolir y nifer o rywogaethau ymledol sy'n ymsefydlu mewn ardal benodol gan ffactorau biotig megis yr hinsawdd lleol, cemegau sydd yn y dŵr a thymheredd y cynefin dros y gaeaf (Gallardo 2014). Wrth i hinsawdd y byd newid, bydd dosbarthiad naturiol rhywogaethau'n ceisio addasu i'r newid hwnnw. Golyga hynny y bydd dosbarthiad rhai rhywogaethau'n ehangu'n naturiol tra bydd eraill yn crebachu (Heino et al. 2009). Yn ogystal, cysylltir presenoldeb rhywogaethau ymledol mewn unrhyw leoliad â nifer o ffactorau dynol, megis y sefyllfa economaidd (h.y. Cynnyrch Mewnwladol Crynswth), y nifer o heolydd a rheilffyrdd, a'r nifer o borthladdoedd cyfagos (Hulme 2009; Gallardo ac Aldridge 2013; Gallardo 2014). Gyda'i gilydd, bydd y ffactorau hyn yn pennu rhwyddineb symudiad rhywogaethau o un man i'r llall, ac yn y dyfodol, y darogan yw mai cynyddu a wna'r nifer o rywogaethau ymledol ym Mhrydain, yn enwedig o fewn ecosystemau dŵr croyw. Cyflwynir rhywogaethau anffrodorol i ecosystemau dyfrol dŵr croyw gan i fodau dynol ecsbloetio'r ecosystemau hyn ar gyfer pysgota, dyframaethu ac adloniant; arweiniodd hyn at gyflwyniad anfwriadol neu phwrpasol nifer o anifeiliaid estron (Hulme et al. 2008; Strayer a Dudgeon 2010; Strayer 2010).

Yn ôl fframwaith Blackburn et al. (2011), o'u cyflwyno i gynefin newydd, rhaid i rywogaethau anffrodorol oroesi nifer o rwystrau cyn iddynt ddatblygu i fod yn rywogaethau ymledol (Ffig. 1.1).



Ffigwr 1.1 - Fframwaith i ddisgrifio'r broses o ymledu i gynefinoedd newydd gan rywogaethau anfrodorol. Addaswyd o Blackburn et al. (2011).

Yn fras, yn y cam cyntaf, bydd rhaid i rywogaethau anfrodorol cael eu cludo i ardal estron a'u rhyddhau. Ar ôl cael eu cyflwyno, rhaid iddynt sefydlu poblogaeth wyllt hunangynhaliol; hynny yn dibynnu ar allu'r unigolion a gafodd eu cludo i atgynhyrchu gyda'i gilydd a goroesi mewn amgylchedd dieithr. Wedi hyn, bydd angen i rai aelodau o'r boblogaeth wasgaru i gynefinoedd newydd; hyn yn broses hanfodol er mwyn i'r rhywogaeth ehangu ac osgoi effeithiau mewnfriodio. Bydd y posibilrwydd o reoli neu waredu rhywogaeth ymledol yn dibynnu ar ba gam caiff y rhywogaeth ei chanfod ynddo (Blackburn et al. 2011). Yn fwy aml na pheidio, daw effaith negyddol rhywogaeth anfrodorol i'r amlwg yn rhy hwyr i allu ei chyfyngu; lliniaru unrhyw effeithiau negyddol yw'r dewis mwyaf call. Canolbwyntia'r astudiaeth hon ar ymddygiadau sy'n bwysig i alluogi anifeiliaid i wasgaru, gan mai dyma'r cam olaf sy'n rhaid i rywogaethau oresgyn cyn iddynt ddod yn rhai ymledol (Ffig. 1.1). Er

pwysigrwydd amlwg y cam hwn, prin yw'r wybodaeth ar ffactorau a all ddylanwadu ar ymddygiad anifeiliaid wrth iddynt wasgaru, yn enwedig o fewn ecosystemau dŵr croyw.

1.2 Rôl ymddygiad yn y broses o ymledu

Yn wahanol i blanhigion, dibynna gallu anifeiliaid anfrodorol i oroesi'r broses o ymledu ar ffactorau sy'n effeithio ar eu hymddygiad (Chapple et al. 2012). Rhyngwyneba anifeiliaid a'u hamgylchedd gan addasu eu hymddygiad yn briodol. Caiff ymddygiad anifeiliaid ddylanwad ar bob cam o'r broses ymledu (Ffig. 1.1). Er enghraifft, bydd anifeiliaid sydd yn tueddu i guddio mewn agennu a thyllau yn fwy tebygol o gael eu cludo mewn camgymeriad i gynefin newydd (Chapple et al. 2012), tra bydd anifail sy'n fwy cymdeithasol yn llai tueddol o wasgaru i ffwrdd o'u cydryw (Cote et al. 2010). Bydd deall ymddygiad anifeiliaid anfrodorol yn nodwedd hollbwysig er mwyn rhagdybio eu heffaith ar yr ecosystemau maent yn eu cytrefu. Yn ogystal, bydd ffactorau biotig ac anfiotig, sy'n medru newid ymddygiad anifeiliaid, yn effeithio ar eu llwyddiant wrth iddynt ymledu, yn aml mewn ffordd sy'n benodol i rywogaethau neu dacsonau gwahanol (Chapple et al. 2012).

Ymysg y ffactorau biotig hynny sy'n effeithio ar dueddiad anifeiliaid i wasgaru mae hanes bywyd, yr angen am fwyd, rhyngweithiadau â rhywogaethau arall yn y gymuned (yn cynnwys cydryw neu barasitiaid), yn ogystal â dwysedd y boblogaeth (Bowler a Benton 2005). Yn ychwanegol, mae gwahaniaethau naturiol yn bodoli rhwng rhywogaethau o ran eu tueddiad i wasgaru. Caiff ffactorau anfiotig amgylcheddol megis tymheredd hefyd effaith ac, yn achos anifeiliaid dyfrol, crynodiad cemegau a maetholion yn y dŵr. Mae'n bosibl i'r ffactorau hyn gael effaith positif neu negatif ar wasgariad, ac yn aml, bydd y berthynas yn dibynnu ar y rhywogaeth benodol sydd o dan sylw. Oherwydd hyn, mae yna ddiffyg gwybodaeth ar ymddygiad anifeiliaid ymledol wrth iddynt wasgaru.

1.3 Amcanion ymchwil

Cyflwynir pysgod, cramenogion a molysgiaid i ecosystemau dŵr croyw estron, gan i'r anifeiliaid hyn cael eu defnyddio ar gyfer dyframaeth, pysgota neu fel anifeiliaid addurnol (Strayer 2010). Yn yr astudiaeth hon, canolbwyntiwyd ar anifeiliaid ymledol o bwys, sy'n bysgod neu gramenogion, ond sydd â diffyg argaeledd data ynglŷn â'u

ymddygiad wrth iddynt wasgaru. Ym Mhennod 2, ceir adolygiad o'r anifeiliaid ymledol dŵr croyw hynny sy'n bresennol ym Mhrydain yn gyfredol, yn ogystal â rheini sy'n debygol o gael eu cyflwyno yn y dyfodol agos. Cyflwynir hefyd brif effeithiau'r anifeiliaid ymledol, a ffyrdd posib o'u rheoli.

Ymdrin Penodau 3 i 5 ag agwedd ddiddorol o ymddygiad cimychiaid yr afon, sef y gallu i adael y dŵr a gwasgaru dros y tir. Bodola diffyg gwybodaeth ar yr ymddygiad hwn, er bod cimychiaid yr afon yn anifeiliaid ymledol ddrwg-enwog dros y byd (gweler Pennod 2 am drosolwg trylwyr o'u heffeithiau). Gan ddefnyddio arenâu arbrofol unigryw yn y labordy, aseswyd ymddygiad cimychiaid yr afon a'u tueddiad i adael y dŵr. Yn benodol, ym Mhennod 3 cymharwyd tuedd cimychiaid yr afon ymledol a chynhenid i wasgaru dros y tir (mewn cydweithrediad â Gerddi Sŵolegol Bryste), gyda chanlyniadau'r gwaith yn bwydo'n uniongyrchol i mewn i waith cadwraeth cimychiaid yr afon cynhenid Prydain (Partneriaeth Cimychiaid yr Afon y De Ddwyrain). Ym Mhennod 4, aseswyd tueddiad cimychiaid yr afon ymledol i wasgaru dros y tir yn ystod cyfnodau bregus eu bywyd; pan fyddant yn ifanc ac, o ganlyniad yn fach eu maint, neu'n cario wyau (beichiog).

Caiff parasitiaid effaith sylweddol ar ymddygiad anifeiliaid a gallant hefyd fod yn dyngedfennol i lwyddiant neu fethiant rhywogaethau ymledol (Vilcinskas et al. 2013; Vilcinskas 2015). Caiff cimychiaid yr afon eu heintio â nifer o barasitiaid, ond yr enwocaf oll yw pla cimychiaid yr afon, *Aphanomyces astaci*, hynny oherwydd iddo achosi difodiant nifer o boblogaethau cimychiaid yr afon o Ewrop yn ystod y ganrif ddiwethaf (Holdich et al. 2010, 2014). Mae cimychiaid yr afon o Ogledd America yn wrthiannol i'r haint, a bod yn tyfu yn eu cyrff. Mae yna ddiffyg gwybodaeth ar effeithiau anuniongyrchol parasitiaid ar anifeiliaid ymledol (Dunn et al. 2012). Amcan Pennod 5 yw asesu effaith y pla ar ymddygiad cimychiaid yr afon, yn enwedig eu gweithgaredd a'u tueddiad i wasgaru dros y tir. Bu'r system hon yn arbennig o addas i ateb y cwestiwn sylfaenol hwn.

Ym Mhenodau 6 a 7, pysgod ymledol yw'r anifeiliaid arbrofol; aseswyd dwy ffactor arall sydd yn medru effeithio ar ymddygiad a gwasgariad ymledwyr, sef tymheredd a chystadleuaeth oddi wrth rywogaethau cynhenid. Ym Mhennod 6, aseswyd effaith tymheredd ar berfformiad nofio'r llyfrothen uwchsafn (*Pseudorasbora parva*) a'r swilyn

tagell-goch (*Lepomis gibbosus*). Dewiswyd y ddwy rywogaeth hon, gan eu bod yn debygol o ehangu cwmpas eu cynefin ym Mhrydain (Zięba et al. 2010; Britton et al. 2010b) dros y degawdau nesaf. Cwblhawyd y gwaith hwn mewn cydweithrediad ag Asiantaeth Amgylcheddol Lloger, sydd yn y broses o waredu'r llyfrothen uwchsafn o Brydain (er, yn gyfredol mae'r rhywogaeth yn dal i barhau) ac yn ystyried rhaglen rheolaeth debyg i'r swilyn tagell-goch.

Gall gwasgariad rhywogaethau ymledol ddibynnu ar eu gallu i drechddisodlu rhywogaethau cynhenid. Yn aml, yr ymledwyr sy'n dueddol o fod yn fwy ymosodol, er gall rhywogaethau cynhenid hefyd ymladd yn ôl, gan gyfleu "wrthiant biolegol" (Elton 1958). Prif effaith negyddol y swilyn tagell-goch mewn gwledydd eraill (megis Sbaen a Ffrainc) yw cystadlu yn ymosodol â rhywogaethau cynhenid (Almeida et al. 2014); ceir diffyg astudiaethau o'r fath ym Mhrydain. Yn ogystal, mae'n bosibl y caiff rhyngweithiadau cystadleuol rhwng ymledwyr a rhywogaethau cynhenid eu heffeithio gan dymheredd y dŵr (e.e. Carmona-Catot et al. 2013), yn enwedig pan fydd tymheredd ffafriol y rhywogaethau sy'n cystadlu yn wahanol. Ym Mhennod 7, astudiwyd hyn gan brofi rhyngweithiadau rhwng y swilyn tagell-goch a'r grothell dri-phigyn (*Gasterosteus aculeatus*), sydd yn bysgodyn ymosodol cynhenid, ac yn debygol o ryngweithio â'r swilyn tagell-goch yn nyfroedd dŵr croyw Prydain. Caiff prif ganlyniadau'r astudiaethau eu crynhoi ym Mhennod 8; trafodir goblygiadau ecolegol y gwaith, ac yn benodol sut gall canlyniadau'r gwaith cael eu defnyddio wrth lunio rhaglenni rheolaeth a chadwraeth.

Pennod 2: Anifeiliaid ymledol a'u heffeithiau ar ecosystemau dŵr croyw Prydain

Addaswyd y bennod hon i'w chyhoeddi fel erthygl a gyflwynwyd i gyfnodolyn Gwerddon: Thomas, J. R., Griffiths, S. W. (2017) Anifeiliaid ymledol a'u heffeithiau ar ecosystemau dŵr croyw Prydain. Gwerddon. 25: 7-29

2.1 Crynodeb

Cyflwyno rhywogaethau anffroddol yw un o'r bygythiadau mwyaf sylweddol a wyneba bioamrywiaeth byd eang. Ceir effaith sylweddol ar ecosystemau dŵr croyw, oherwydd cyflwynir nifer fawr o rywogaethau i lynnoedd ac afonydd ar gyfer dyframaethu a physgota. Yn y bennod hon, disgrifir yr anifeiliaid dŵr croyw anffroddol hynny sy'n bresennol ac yn ymledu ym Mhrydain, neu sy'n debygol o ymsefydlu dros y blynyddoedd nesaf. Esbonnir sut effaith y caiff yr anifeiliaid hyn ar ecosystemau dŵr croyw ac economi Prydain, gan hefyd amlygu'r problemau hynny sy'n dod i'r amlwg wrth geisio rheoli'r ymledwyr. Trafodir hefyd sut y bydd newid hinsawdd a bygythiadau eraill yn effeithio ar ddsbarthiad rhywogaethau ymledol yn y dyfodol.

2.2 Cyflwyniad

Ers i ddynoliaeth ddechrau symud a mudo ar draws y byd, cafodd rhywogaethau anffroddol eu cludo ochr yn ochr, hynny fel arfer er budd eu hamaethu neu ffermio am fwyd (Manchester a Bullock 2000; Wilson et al. 2009). Yn hanesyddol, cludwyd rhywogaethau anffroddol i gynefinoedd newydd gan ddyn yn uniongyrchol, ond yn fwy diweddar, mae datblygiadau megis Camlesi Panama a Suez yn creu cysylltiadau parhaol rhwng ardaloedd, sy'n cynyddu cyfnewidiad rhywogaethau anffroddol rhyngddynt (Wilson et al. 2009). Caiff ynysoedd eu heffeithio'n enwedig gan rywogaethau ymledol, ac yn aml, cynnwys ecosystemau ynysol lefelau uchel o fioamrywiaeth endemig a rhywogaethau prin, sy'n cael eu difa gan yr ymledwyr. Bellach, cafodd 87 rywogaeth o adar, 45 o famaliaid a 10 o ymlusgiaid eu difodi o ynysoedd oherwydd ysglyfaethwyr ymledol megis cathod, llygod a moch (Doherty et al. 2016).

Fel ynys sydd wedi'i cytrefu gan bobl ers 780,000 o flynyddoedd (Parfitt et al. 2010), cafodd nifer fawr o rywogaethau eu cyflwyno i Brydain er mwyn eu ffermio neu fel anifeiliaid anwes. Cafodd y gwningen (*Oryctolagus cuniculus*) ei chyflwyno o Ewrop

nifer o weithiau gan y Rhufeiniaid ond credir iddi sefydlu yn barhaol ar ôl goresgyniad y Normaniaid tua'r 12fed Ganrif (Lees a Bell 2008), ac yn gyffredin dros y wlad. Er hyn, caiff y rhywogaeth hon effeithiau negyddol costus (tua £260 miliwn y flwyddyn) trwy ddifa cynyddau a thyllu'r tir (Williams et al. 2010). Bu rhai rhywogaethau anffroddol yn bresennol ym Mhrydain am amser mor hir, bellach, cawsant eu cysidro yn rai cynhenid. Er enghraifft, dynodir cimwch crafanc wen yr afon (*Austropotamobius pallipes*) fel rhywogaeth sy'n gynhenid i Brydain, er credir ei bod wedi cael ei chyflwyno gan fynachod o Ffrainc (Grandjean et al. 1997). Yn ystod oes Fictoria, cafodd nifer o anifeiliaid eu cludo i Brydain (Hulme et al. 2009), gan gynnwys y wiwer Iwyd (*Sciurus carolinensis*) a'r ffesant (*Phasianus colchicus*). Yn ogystal, cafodd nifer o anifeiliaid dyfrol eu cludo i afonydd a llynnoedd Prydain, yn enwedig fel anifeiliaid addurnol ond hefyd ar gyfer eu dyframaethu. O ganlyniad, erbyn 2009, roedd 24% o bysgod, 54% o amffibiaid a 88% o ddecapodau ym Mhrydain yn rhywogaethau anffroddol (Keller et al. 2009).

2.3 Pwysigrwydd ecosystemau dŵr croyw

Yn ecolegol, mae ecosystemau dŵr croyw mewndirol o bwysigrwydd mawr, gan eu bod yn gorchuddio llai nag 1% o arwynebedd arwyneb y byd ond eu bod yn gartref i tua 10% o rywogaethau hysbys adnabyddus (Dudgeon et al. 2006; Davies et al. 2008; Strayer a Dudgeon 2010). Maent hefyd yn ardaloedd pysgota pwysig, sy'n darparu bwyd i filiynau o bobl ar draws y byd (McIntyre et al. 2016). Er mwyn bod yn agos at ddŵr i'w yfed, tuedd dyn oedd adeiladu anheddau ar hyd glannau afonydd neu llynnoedd. Arwain hyn at nifer o anawsterau wrth ddefnyddio'r dŵr fel adnodd (Sala et al. 2000). Wrth i nifer o anheddau gynyddu, mae'r ecosystemau dŵr cyfagos yn cael eu haddasu a'u newid i sicrhau cyflenwad digonol i gwrdd â gofynion dŵr yfed. Gall hyn olygu agor sianeli neu adeiladu argaeau; heb ofal digonol, gall hyn arwain at ddinistriad cynefinoedd a cholled mewn bioamrywiaeth (Xenopoulos et al. 2005). Yn ogystal, wyneba ecosystemau dŵr croyw effeithiau negyddol newid hinsawdd, gyda modelau hinsoddol yn rhagdybio amodau mwy cynnes a sych yng ngogledd-orllewin Ewrop yn y dyfodol (Clarke 2009; Heino et al. 2009; Floury et al. 2013). Caiff hyn nifer o effeithiau dilynol, anuniongyrchol ar organebau dŵr croyw. Er enghraifft, cynyddodd tymheredd cyfartalog afonydd ucheldir Cymru hyd at 1.7°C rhwng 1981 a 2005 (Durance ac Ormerod 2007), gyda thystiolaeth bod y cynnydd tymheredd hwn wedi arwain at ddifodiant infertebratau prin (Durance ac Ormerod 2010).

Tra rhestrir ffactorau megis gordddefnydd adnoddau, llygredd a dinistriad cynefinoedd fel bygythiadau sylweddol i ecosystemau dŵr croyw (Dudgeon et al. 2006), un o'r prif fygythiadau a wyneba bioamrywiaeth y cynefinoedd hyn yw cyflwyno anifeiliaid ymledol (Sala et al. 2000; Bellard et al. 2016; McKnight et al. 2017). Dros amser, gwelwyd enghreifftiau niferus o gyflwyno rhywogaethau anfrodorol bwriadol. Gwelwyd hefyd nifer o achosion o gyflwyno mewn camgymeriad (Sala et al. 2000; Strayer a Dudgeon 2010; Strayer 2010). Yn ddiweddar, gosodwyd rheolau llym ar mewnfario 37 o rywogaethau ymledol (Deddfwriaeth Rhywogaethau Ymledol yr Undeb Ewropeaidd 1143/2014). O'r 23 anifail ymledol sydd bellach yn rhan o'r ddeddfwriaeth honno, mae 11 ohonynt yn rhai dŵr croyw, a nifer ohonynt eisoes yn bresennol ym Mhrydain (EU Commission 2016). Oherwydd hyn, canolbwyntia'r bennod hon ar y sefyllfa ym Mhrydain o ran yr anifeiliaid ymledol sy'n byw mewn ecosystemau dŵr croyw, gan gynnwys llynnoedd, afonydd a gwlypdiroedd. Yn benodol, gan adolygu'r llenyddiaeth ac asesiadau risg cyfredol, mae'r bennod yn trafod ac yn crynhoi gwybodaeth ynghylch i) yr anifeiliaid dŵr croyw ymledol hynny sydd ym Mhrydain, neu sy'n debygol o gyrraedd yn y dyfodol agos, ii) yr effaith ecolegol y mae'r ymledwyr hyn yn eu cael, iii) y technegau sy'n cael eu defnyddio er mwyn rheoli'r ymledwyr, yn ogystal â'r heriau cysylltiedig, a iv) effaith newid hinsawdd a ffactorau amgylcheddol eraill ar ddsbarthiad anifeiliaid dŵr croyw ymledol. Er bod nifer o blanhigion ymledol hefyd wedi ymsefydlu ym Mhrydain (Strayer 2010; Roy et al. 2014), penderfynwyd bod arolwg trylwyr o blanhigion ymledol Prydain y tu hwnt i gwmpas yr astudiaeth hon (gweler llyfr Booy et al. (2015) am drosolwg o blanhigion ac anifeiliaid ymledol ym Mhrydain).

2.4 Ymledwyr dŵr croyw ym Mhrydain

Mae'n bosibl rhestru rhai nodweddion penodol sy'n gysylltiedig â'r anifeiliaid ymledol hynny sydd wedi ymsefydlu'n llwyddiannus mewn ecosystemau dŵr croyw: cramenogion (fel arfer, aelodau o urdd y Decapoda neu'r Amphipoda), pysgod a molysgiaid (Strayer 2010). Yn aml, mae'r anifeiliaid hyn yn medru ymdopi ag amrediad eang o amgylcheddau gwahanol, cystadlu â rhywogaethau cynhenid a throsglwyddo heintiau iddynt (gweler isod). Llwyddodd nifer o anifeiliaid ymledol i ymsefydlu ym Mhrydain ac erbyn hyn, maent wedi arwain at nifer o heriau amgylcheddol (Tabl 2.1).

Tabl 2.1 – Anifeiliaid anfrodorol dŵr croyw nodedig sydd wedi ymledu, neu sy'n debygol o ymsefydlu ym Mhrydain. Dynodir y grŵp o anifeiliaid a ddisgrifir, eu prif effeithiau ar yr amgylchedd, y rhywogaethau o fewn y grŵp a'u henwau cyffredin. Yn ogystal, dangosir ardal gynhenid y rhywogaethau a phryd y cawsant eu darganfod ym Mhrydain.

Teulu	Prif effeithiau ar yr amgylchedd	Rhywogaeth	Enwau cyffredin	Dosbarthiad naturiol	Dyddiad darganfod	Cyfeirnodau
Decapoda	Lledu haint <i>Aphanomyces astaci</i> ; cystadlu â rhywogaethau cynhenid; effeithio ar strwythur y gadwyn fwyd; cynyddu gwaddod; tyllu banciau afonydd.	<i>Pacifastacus leniusculus</i>	cimwch arwyddol yr afon (<i>signal crayfish</i>)	Gogledd America	1970au	Peay et al. (2010); Ahern et al. (2008); Holdich et al. (2009b); Dittel ac Epifanio (2009); Gilbey et al. (2008); Guan 1994
		<i>Orconectes virilis</i>	cimwch afon y gogledd (<i>virile / northern crayfish</i>)	Gogledd America	2004	
		<i>Orconectes limosus</i>	cimwch rhesog yr afon (<i>spiny-cheek crayfish</i>)	Gogledd America	1990au	
		<i>Procambarus clarkii</i>	cimwch coch y gors (<i>red swamp crayfish</i>)	Gogledd America	1980au	
		<i>Astacus astacus</i>	cimwch nobl yr afon (<i>noble crayfish</i>)	Ewrop gyfandirol	1980au	
		<i>Astacus leptodactylus</i>	cimwch crafanc gul yr afon (<i>narrow-clawed crayfish</i>)	Twrci	1980au	
		<i>Procambarus acutus</i>	cimwch gwyn yr afon (<i>white river crayfish</i>)	Gogledd America	2000	
		<i>Cherax quadricarinatus*</i>	cimwch crafanc goch yr afon (<i>red claw crayfish</i>)	Awstralia	-	

Teulu	Prif effeithiau ar yr amgylchedd	Rhywogaeth	Enwau cyffredin	Dosbarthiad naturiol	Dyddiad darganfod	Cyfeirnodau
		<i>Procambarus fallax cf. virginialis**</i>	cimwch brith yr afon (<i>marbled crayfish</i>)	-	-	
		<i>Eriocheir sinensis</i>	cranc manegog Tsieina (<i>chinese mitten crab</i>)	Corea a Tsiena	1935	
Amphipoda	Ysglyfaethu ar rywogaethau cynhenid	<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>	berdysyn cythreulig (<i>demon shrimp</i>)	Dwyrain Ewrop	2000au	MacNeil et al. (2012; 2013); Arundell et al. (2015); Gallardo et al. (2012); Rewicz et al. (2014)
		<i>Dikerogammarus villosus</i>	berdysyn rheibus (<i>killer shrimp</i>)			
Amffibia	Bwyta anifeiliaid cynhenid gan gynnwys pysgod, mamaliaid ac adar ifanc. Hefyd, ysglyfaethu ar amffibiaid a lledu'r haint <i>Batrachochytrium dendrobatidis</i> .	<i>Lithobates catesbeianus</i>	marchlyffant americanaidd (<i>american bullfrog</i>)	Gogledd America	1996	Marchant (2012a); Stumpel (1992); Ficetola et al. (2007)
Aves	Dim effaith ym Mhrydain; hybrideiddio ag <i>O. leucocephala</i> ar dir mawr Ewrop.	<i>Oxyura jamaicensis</i>	hwyaden goch (<i>ruddy duck</i>)	Gogledd America	1948	Marchant (2012b)
Mollusca	Hidlo maetholion o'r dŵr; tyfu ar fframweithiau systemau dŵr; newid cylchred maetholion; cystadlu â misglod cynhenid.	<i>Dreissena rostriformis bugensis</i>	cragen las ledresog (<i>quagga mussel</i>)	Rwsia	2014	Ward a Riccardi (2007); Strayer (2010); Aldridge et al. (2014); Elliot ac Ermgassen 2008
		<i>Dreissena polymorpha</i>	cragen las resog (<i>zebra mussel</i>)	Yr Wcráin	1825	

Teulu	Prif effeithiau ar yr amgylchedd	Rhywogaeth	Enwau cyffredin	Dosbarthiad naturiol	Dyddiad darganfod	Cyfeirnodau
Pysgod	Lledu heintiau a chystadlu â physgod cynhenid	<i>Corbicula fluminea</i>	cragen gylchog asiaidd wastad (<i>Asian clam</i>)	Asia	1998	
		<i>Pseudorasbora parva</i>	llyfrothen uwchsafn (<i>topmouth gudgeon</i>)	Asia	1996	Pinder a Gozlan 2005; Davies a Britton 2016
		<i>Leucaspis delineatus</i>	belica (<i>sunbleak</i>)	Canolbarth Ewrop	1980au	Zięba et al. 2010; Beyer et al. 2005
		<i>Lepomis gibbosus</i>	swilyn tagell-goch (<i>pumpkinseed</i>)	America	1890au	Copp a Fox 2007; Copp et al. 2004; Fobert et al. 2013;
Reptilia	Nifer o boblogaethau gwyllt ond, hyd yn hyn, dim tystiolaeth eu bod yn atgynhyrchu ym Mhrydain. Hynny oherwydd hinsawdd oer. Cystadlu â chrwbanod cynhenid Ewrop, ond dim effaith sylweddol ym Mhrydain.	<i>Percottus glenii</i>	cysgadur Amur (<i>amur sleeper</i>)	Asia	-	Reshetnikov a Ficaretola 2011; Reshetnikov a Karyagina 2015
		<i>Trachemys scripta elegans</i>	Terapin clustgoch (<i>red-eared terapin</i>)	Mississippi (America)	1980au	Wilkinson 2012; Cadi a Joly 2004

* Rhywogaeth anfrodorol sy'n gyfreithlon i'w chadw fel anifail anwes

** Nid oes poblogaeth wyllt yn bodoli, ond fe'u mewnoforiwyd yn anghyfreithlon ar gyfer eu gwerthu'n anifeiliaid anwes

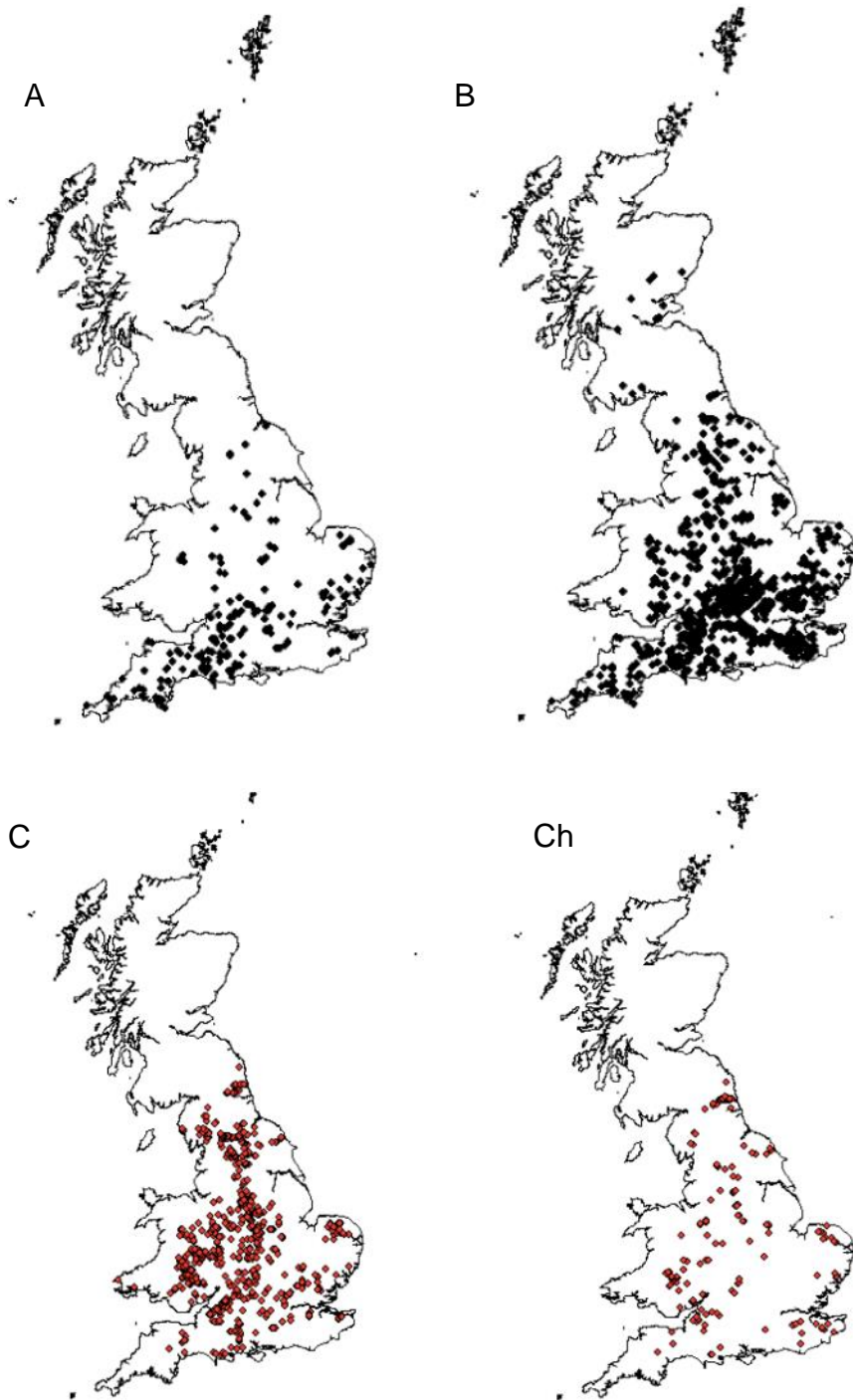
2.4.1 Decapoda

Yn aelodau o is-ffylwm y cramenogion (Crustacea), cynnwys y Decapoda dros 20 rhywogaeth sy'n gyfrifol am godi problemau sylweddol ledled y byd wrth iddynt ymledu, gan fwyta planhigion dŵr, malwod ac anifeiliaid benthig eraill (Strayer 2010). O'r 11 anifail dŵr croyw sydd wedi eu henwi'n rhan o Ddeddfwriaeth Rhywogaethau Ymledol yr Undeb Ewropeaidd (1143/2014), mae chwech ohonynt yn aelodau o'r Decapoda (EU Commission 2016). Yma, (Tabl 2.1) rhestrir y gwahanol rywogaethau o Decapoda dŵr croyw a welir ym Mhrydain. Trafodir eu heffeithiau isod.

Cimychiaid yr afon yw canran uchel o'r ymledwyr dŵr croyw ym Mhrydain. Maent yn anifeiliaid poblogaidd i'w dyframaethu a hefyd i'w cadw mewn acwaria fel anifeiliaid addurnol (Lodge et al. 2000). Oherwydd eu poblogrwydd, hyd yn hyn, llwyddodd saith rhywogaeth anfrodorol i sefydlu poblogaethau gwyllt ym Mhrydain (Tabl 2.1). Er 1996, mae deddfwriaeth Prydain wedi gwahardd mewnfario cimychiaid yr afon anfrodorol heb drwydded; serch hynny, darganfyddir unigolion anghyfreithlon mewn porthladdoedd yn aml (Peay et al. 2010). Ceir un eithriad i'r gyfraith, sef cimychiaid crafanc goch yr afon (Tabl 2.1); caniateir y rhywogaeth drofannol hon gan fod nodweddion hinsoddol Prydain yn ddigon oer i atal, yn arferol, ei hymlediad, er y ceir ambell leoliad ac ynddo boblogaethau gwyllt (Peay et al. 2010). Gan fod angen tymheredd uchel (uwch na 23°C) ar y cimychiaid benywaidd i atgynhyrchu, fodd bynnag, dadleuir fod nodweddion hinsoddol Prydain yn ddigon i wahardd lledaeniad y rhywogaeth hon (Peay et al. 2010). Daw llwyddiant cimychiaid yr afon fel ymledwyr o ganlyniad i'w ffrwythlondeb, tyfiant cyflym, goddefedd ffisiolegol a diet hollysol, yn ogystal â'u gallu i ddelio â newidiadau anthropogenig, megis llygredd, yn gymharol effeithiol (Larson et al. 2009; Larson ac Olden 2009; Gherardi 2010; Maceda-Veiga et al. 2013).

Yn fyd-eang, mae tua 75% o rywogaethau cimychiaid yr afon yn gynhenid i Ogledd America. Daw'r gweddill, yn wreiddiol, o Ewrop, Asia neu Awstralia (Lodge et al. 2000). Eisoes, cyflwynwyd sawl rhywogaeth o Ogledd America i Brydain a chyfandir Ewrop, ac erbyn hyn rhestrir dwywaith y nifer o rywogaethau ymledol cimychiaid yr afon yn Ewrop nag o rai cynhenid (Holdich et al. 2009a). O'u cyflwyno, mae cimychiaid yr afon o Ogledd America wedi anrheithio nifer o boblogaethau cynhenid Ewrop gan gynnwys unig rywogaeth frodorol Prydain, cimwch crafanc wen yr afon (*Austropotamobius*

pallipes), hynny yn bennaf drwy gystadleuaeth rhyngrywogaethol a throsglwyddo pla cimychiaid yr afon, *Aphanomyces astaci* (gweler isod). Dylid nodi nad yw pob un o'r saith cimwch yr afon anfrodorol ym Mhrydain yn peri'r un gofid o ran cadwraeth. Er enghraifft, mae dwy o'r rhywogaethau wedi eu cyflwyno o gyfandir Ewrop, sef cimwch crafanc gul yr afon (*Astacus leptodactylus*) a chimwch nobl yr afon (*Astacus astacus*), sydd hefyd yn cael eu lladd gan y pla (Peay et al. 2010). Cyfynga hyn ar eu gallu i ymledu. Ym Mhrydain, rhagwelir y bydd cimychiaid crafanc wen yr afon yn wynebu difodiant mewn cynefinoedd naturiol erbyn 2030, a hynny, yn bennaf, o achos presenoldeb cimychiaid yr afon eraill, ymledol (Ffig. 2.1; Holdich et al. 2009a). Yn barod, mae niferoedd cimychiaid crafanc wen yr afon wedi gostwng yn sylweddol (Ffig. 2.1), tra bod niferoedd cimwch arwyddol yr afon (ymledol) (*Pacifastacus leniusculus*) wedi cynyddu.



Ffigwr 2.1 – Dosbarthiad cimychiaid arwyddol yr afon (ymledol) (*Pacifastacus leniusculus*; A a B) a chimychiaid crafanc wen yr afon (cynhenid) (*Austropotamobius pallipes*; C a Ch). Gwelir cynnydd sylweddol yn nifer poblogaethau cimychiaid arwyddol yr afon rhwng 1991 (A) a heddiw (B), ac, o ganlyniad, lleihad yn nifer poblogaethau cimychiaid crafanc wen yr afon cyn 1991 (C) a heddiw (Ch). (Addaswyd ac atgynhyrwyd o James et al. 2015b).

Mae bron pob gwlad yn Ewrop yn meddu ar yr hawl i ddeddfu ar symudiadau cimychiaid yr afon anfrodorol (Peay et al. 2010). Yn yr Almaen a Gweriniaeth Tsiec,

er enghraifft, does dim deddfau sy'n rheoli masnach cimychiaid yr afon, ac o ganlyniad, mae dros 120 o rywogaethau anfrodorol yn cael eu gwerthu ar y farchnad (Chucholl 2013). Er 1996, mae deddfwriaeth Prydain wedi eithrio mewnforiad cimychiaid yr afon anfrodorol heb drwydded; serch hynny, darganfyddir unigolion ohonynt mewn porthladdoedd yn aml (Peay et al. 2010). Er bod y deddfau cyfreithiol ar fewnforio rhywogaethau anfrodorol yn fwy llym ym Mhrydain o'u cymharu â gwledydd eraill, mae naw rhywogaeth o gimwch afon estron wedi llwyddo i ymsefydlu, o leiaf i ryw raddau, fel poblogaethau gwyllt hyd yn hyn (Tabl 2.1).

Cimwch arwyddol yr afon (Ffig. 2.2) yw Decapoda dŵr croyw mwyaf cyffredin Prydain ac un o'r anifeiliaid ymledol mwyaf dinistriol. Yn gynhenid i Ogledd America, cyflwynwyd y rhywogaeth hon i Brydain yn yr 1970au a hynny er mwyn ei magu o fewn systemau dyframaethu (Peay et al. 2010).



Ffigwr 2.2 – Cimwch arwyddol yr afon (*Pacifastacus leniusculus*) sy'n ymledol ym Mhrydain. Daliwyd y ddau unigolyn hyn yng nghanolbarth Cymru. Sylwer bod yr un ar y chwith tua 17 cm o hyd, tra bod yr un ar y dde tua 13.5 cm. Mae cimychiaid arwyddol yr afon yn llawer mwy eu maint na chimychiaid crafanc wen yr afon (cynhenid) (*Austropotamobius pallipes*), sydd fel arfer yn mesur llai na 12 cm.

Rhywogaeth gymharol 'newydd' i afonydd Prydain yw cimwch afon y gogledd (*Orconectes virilis*; Tabl 2.1); ar hyn o bryd, fe'i cyfyngir i ardal yn Llundain yn sgil ei chyflwyno i'r afon Lea gan berson a wagiodd gynnwys acwaria addurniadol i'r afon (Ahern et al. 2008; Peay et al. 2010). Yn debyg i'r sefyllfa honno, mae cimwch coch y gors (*Procambarus clarkii*; Tabl 2.1) hefyd yn gyfyngedig, ar hyn o bryd, i ardaloedd o

fewn Llundain tra bod cimychiaid gwyn yr afon (*Procambarus acutus acutus*) yn bresennol mewn un llyn yn Windsor, Lloegr. Rhagwelir y bydd y rhywogaethau hyn yn ehangu eu cwrpas dros y blynyddoedd nesaf i ardaloedd mwy dwyreiniol Lloegr (Peay et al. 2010). Mae'r tair rhywogaeth yn cludo pla cimwch yr afon, ac wedi eu profi yn rhywogaethau mwy ymosodol o'u cymharu â chimychiaid yr afon arwyddol (James et al. 2015a). Yn ychwanegol, tra bod cimwch rhesog yr afon (*Orconectes limosus*) yn gyfyngedig, o leiaf ar hyn o bryd, i'r afon Trent yng ngogledd Lloegr, disgwylir i'w gwmpas ehangu dros y tri degawd nesaf ar draws y wlad (Peay et al. 2010).

O'r rhywogaethau a restrir yn Nhabl 2.1, daw'r gofid mwyaf o botensial cyflwyno cimwch brith yr afon (*Procambarus fallax cf. virginialis*) i Brydain (Peay et al. 2010). Rhywogaeth 'ryfedd', parthenogenetig (h.y. mae'n atgenhedlu'n anrhywiol) yw hon; credir iddi esblygu oddi mewn i'r farchnad anifeiliaid acwaria (h.y. nid oes poblogaethau gwyllt cyfartal o'r rhywogaeth hon wedi eu darganfod; Gherardi 2010; Chucholl et al. 2012; Chucholl 2014). Fel unig rywogaeth cimwch yr afon a all atgenhedlu'n barthenogenetig, mae ganddi'r potensial i ymledu'n gyflym, gydag un anifail yn medru sefydlu poblogaeth newydd (Chucholl et al. 2012; Chucholl 2014). Eisoes achosir niwed i ecosystemau dŵr croyw ym Madagascar a rhannau o Ewrop gan y rhywogaeth hon, y mwyafrif o'r poblogaethau gwyllt wedi'u sefydlu yn fwriadol (Chucholl et al. 2012). Disgrifir cimychiaid brith yr afon fel 'ymledwyr perffaith' gan eu bod yn gallu atgenhedlu'n gyflym, delio ag amrediad tymheredd eang a lledaenu pla cimwch yr afon i rywogaethau cynhenid (Chucholl et al. 2012). Defnyddiodd Fera a Faulkes (2011) modelau dosraniad, yn ogystal â data hinsawdd, i ddarogan potensial rhannau helaeth o UDA, Mecsico, Cuba a Madagascar fel cynefinoedd i gimychiaid brith yr afon ymledol; rhagwelir hefyd ei fod yn debygol y bydd poblogaethau newydd yn ymsefydlu ym Mhrydain, Ffrainc, Sbaen a nifer o wledydd Ewropeaidd eraill dros y degawdau nesaf (Chucholl 2014). Mewn sawl gwlad, megir cimychiaid yr afon mewn llynnoedd awyr agored; ymarfer, sy'n amlwg, yn cynyddu'r risg ohonynt yn dianc gan eu bod yn medru gwasgaru dros y tir a lledaenu i lynnoedd neu afonydd cyfagos (Chucholl et al. 2012; Chucholl 2014). Darganfuwyd cimwch brith yr afon eisoes mewn porthladd Prydeinig o ganlyniad i fewnforio anghyfreithlon, a hynny er gwaethaf y rheolau llym sy'n bodoli (Peay et al. 2009, 2010).

Decapod arall sy'n ymledu ym Mhrydain yw cranc manegog Tsieina (*Eriocheir*

sinensis; Tabl 2.1). Cranc sy'n byw mewn ardaloedd dŵr croyw ac yn agos i aberoedd yw hwn, sydd eisoes wedi ymsefydlu fel rhywogaeth ymledol ar gyfandir Ewrop a Gogledd America (Dittel ac Epifanio 2009). Credir bod y rhywogaeth wedi'i chyflwyno yn nŵr balast llongau, yn gyntaf yn yr Almaen yn 1912 (Dittel a Epifanio 2009; Schrimpf et al. 2014), ac ers hynny mae'r rhywogaeth wedi ymledu drwy wledydd Ewrop (Dittel ac Epifanio 2009). Bu tua 40 mlynedd cyn i boblogaethau'r rhywogaeth godi i lefelau a oedd yn achosi niwed amgylcheddol sylweddol ym Mhrydain (Attrill a Thomas 1996; Herborg et al. 2005). Fel cimychiaid yr afon, gall cranc manegog Tsieina gerdded dros y tir rhwng un afon neu lyn i'r llall; gwna hyn y broses o gyrefu cynefinoedd newydd yn gymharol hawdd (Marques et al. 2015; Fialho et al. 2016). Mae'r rhywogaeth hefyd yn cludo pla cimwch yr afon, sy'n ei gwneud yn fygythiad arall i gimychiaid yr afon cynhenid Ewrop (Schrimpf et al. 2014).

2.4.2 Amphipoda

Mae'r Amphipoda, er eu bod yn anifeiliaid llawer llai eu maint na chimychiaid yr afon neu grancod, yn cynnwys dwy rywogaeth ymledol Brydeinig sydd wedi derbyn yr enwau drwg-enwog o ferdysyn rheibus (*Dikerogammarus villosus*) a berdysyn cythreulig (*D. haemobaphes*; Tabl 2.1). O'r ddwy rywogaeth, y cyntaf i gyrraedd, a'r mwyaf cyffredin yw'r berdysyn rheibus, tra darganfuwyd y berdysyn cythreulig yn ddiweddarach yn 2010 (MacNeil et al. 2012). Mae'r ddwy rywogaeth yn ysglyfaethwyr gwancus, yn bwyta pysgod ifanc yn ogystal ag infertebratau cynhenid, ac yn effeithio ar ansawdd dŵr (MacNeil et al. 2013; Arundell et al. 2015). Fel yn achos cimwch brith yr afon y sonnir amdano uchod, disgrifir y berdysyn rheibus fel ymledwr 'perffaith' (Rewicz et al. 2014), ac mae canfod y rhywogaeth yn ddiweddar ym Mhort Talbot, Bae Caerdydd a Chaergrawnt wedi achosi cryn bryder (MacNeil et al. 2012). Dadleuir y bydd effeithiau hir dymor ymlediad y rhywogaeth hon ar draws Prydain lawer gwaeth nag unrhyw gramennog ymledol a gyflwynwyd hyd yn hyn (MacNeil et al. 2012). Yn ôl modelau biohinsoddol Gallardo et al. (2012), mae 60% o gynefinoedd dyfrol Prydain yn addas i'w cytrefu gan y berdysyn rheibus. Rhagwelir lledaeniad sylweddol o'r rhywogaeth yn y dyfodol agos, yn enwedig yn nwyrain a de-ddwyrain Lloegr.

2.4.3 Mollusca

Ym Mhrydain, hyd yn hyn, sefydlwyd tair rhywogaeth nodedig o folysgiaid ymledol, sef y gragen las resog (*Dreissena polymorpha*), y gragen las ledresog (*Dreissena*

rostriformis bugensis) a'r gragen gylchog Asiaidd wastad (*Corbicula fluminea*; Tabl 2.1). Mae'r gragen las resog yn weddol gyffredin, a rhagwelir bod rheoli'r rhywogaeth hon, ar ei phen ei hun, yn debygol o gostio dros £5 miliwn yn flynyddol (Aldridge et al. 2014). Yn gynnar yn 2014, amlygwyd y gragen las ledresog fel y rhywogaeth ymledol fwyaf peryglus y gellir ei chyflwyno ym Mhrydain (Roy et al. 2014), a hynny yn sgil ei photensial i ymledu ac achosi niwed drwy hidlo dŵr a gostwng lefelau maetholion (Aldridge 2015). Yn anffodus, erbyn mis Medi 2014, darganfuwyd poblogaeth o'r rhywogaeth yn un o isafonydd y Tafwys, yr Afon Colne (Aldridge et al. 2014).

Fel un o rywogaethau ymledol gwaethaf Ewrop, bu'r gragen gylchog Asiaidd yn bresennol ym Mhrydain ers 1998 (er nad yw wedi achosi llawer o niwed). Yn 2004, cododd tipyn o bryder ynghylch y rhywogaeth yn dilyn darganfod poblogaeth luosog yn yr Afon Tafwys (tua 648 unigolyn m^{-2}); amcangyfrifwyd y gallai'r boblogaeth honno gyrraedd niferoedd uchel iawn erbyn 2020 (Elliot a Ermgassen 2008). Yn debyg i'r gragen las ledresog a'r gragen las resog, caiff y gragen gylchog Asiaidd wastad effaith sylweddol ar yr ecosystem trwy newid dynameg maetholion yn y dŵr. Yn ogystal, caiff y rhywogaeth effaith economaidd sylweddol. Er enghraifft, wrth iddi ymledu yn UDA; bu iddi gytrefu ac amlhau mewn pibellau dŵr safleoedd ynni niwclear yn y 1980au, gan greu cost o dros \$2.2 biliwn i'w rheoli (Elliot ac Ermgassen 2008).

2.4.4 Pysgod

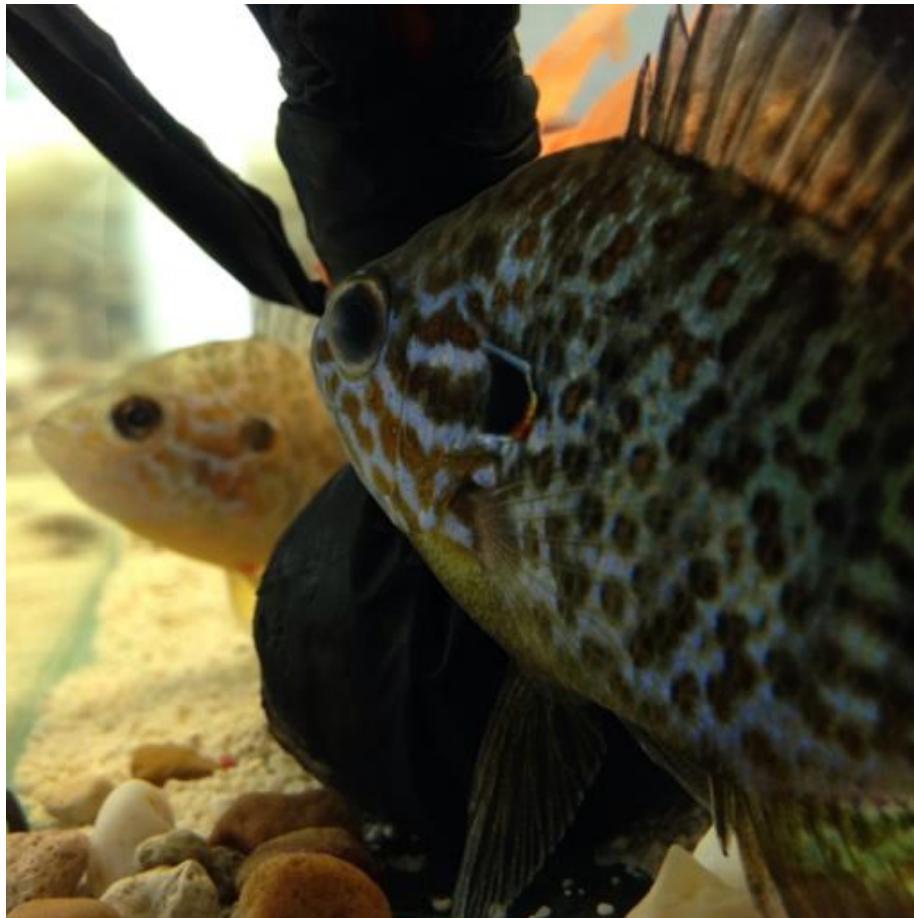
Bu pysgod yn cael eu cludo i Brydain ers canrifoedd, yn rhannol er budd dyframaeth ond hefyd i'w magu mewn llynnoedd addurnol. Yn aml, cludwyd y pysgod o Asia neu Ogledd America, ac erbyn hyn adwaenir rhai o'r rhywogaethau anffrodorol hyn yn rhai 'preswyl' neu 'brodoredig' (e.e. y carp cyffredin, *Cyprinus carpio*) (Hill et al. 2005). Ystyrir y rhywogaethau a gyflwynwyd yn fwy diweddar fel rhywogaethau anffrodorol ac ymledol. Mae'r nifer o bysgod anwes neu addurnol sy'n cael eu gollwng i afonydd a llynnoedd Cymru a Lloegr yn dal i gynyddu (Zięba et al. 2010). Ceir nifer o bysgod anffrodorol sydd wedi eu rhyddhau naill ai mewn camgymeriad gan bysgotwyr, neu drwy stocio pwrpasol fel pysgod addurnol (Klaar et al. 2004). Gall y pysgod ymledol achosi cryn niwed i boblogaethau pysgod cynhenid trwy drosglwyddo parasitiaid newydd a chystadlu am fwyd (gweler isod). Yn gyffredol, adwaenir tair rhywogaeth o bysgod ymledol nodedig ym Mhrydain: y llyfrothen uwchsafn (*Pseudorasbora parva*), y belica (*Leucaspis delineatus*) a'r swilyn tagell-goch (*Lepomis gibbosus*; gweler

Fięba et al. (2010) am restr sy'n cynnwys rhywogaethau prinnach). Yn Nhabl 2.1, nodir yn ychwanegol y cysgadur Amur (*Perccottus glenii*), sef un o bysgod mwyaf ymledol cyfandir Ewrop (Reshetnikov a Ficetola 2011; Nehring a Steinhof 2015; Reshetnikov a Karyagina 2015). Er nad yw'r cysgadur Amur wedi cyrraedd Prydain eto, pwysleisiodd Reshetnikov a Karyagina (2015) botensial y rhywogaeth i ymledu i Brydain yn y dyfodol, yn enwedig yn y de.

Yn wreiddiol o Asia, cyflwynwyd y llyfrothen uwchsafn i Loegr yn yr 1980au, mewn camgymeriad, ar rwydi pysgota. Erbyn hyn, mae'r rhywogaeth wedi ymledu ledled Prydain, ac wedi sefydlu dros ugain poblogaeth wyllt (Pinder a Gozlan 2005; Zięba et al. 2010; Brazier 2014). Er yn gyfyngedig i nifer cymharol isel o lynnoedd pysgota ar hyn o bryd, gall y pysgodyn hwn wasgaru o'r llynnoedd i leoliadau eraill trwy afonydd cysylltiedig (Britton et al. 2007; Davies a Britton 2016). Dyma pam, efallai, y cyllidwyd prosiect yn gymharol ddiweddar i geisio gwaredu'r rhywogaeth o Brydain. Canolbwyntiodd y gwaith ar y llynnoedd hynny lle y trig y llyfrothen, sydd hefyd wedi eu cysylltu ag afonydd (Hill et al. 2005; Britton et al. 2010a), er mwyn lleihau'r risg o bysgod yn nofio i'r afon a gwasgaru ymhellach. Hyd yn hyn bu'r prosiect yn llwyddiannus; lleihawyd nifer poblogaethau'r rhywogaeth yn sylweddol (Brazier 2014). Fel yn achos y llyfrothen uwchsafn, cyflwynwyd y belica hefyd ar rwydi pysgota heb eu glanhau yn Lloegr yn yr 1980au (Beyer et al. 2005; Zięba et al. 2010). Tardda'r rhywogaeth hon o gyfandir Ewrop, ac eisoes ymledodd ar hyd Prydain (Beyer et al. 2005). Dyma rhywogaeth a ystyrir yn brin yn ei chynefin brodorol, ond a nodir fel rhywogaeth ymledol mewn gwledydd eraill (Pinder a Gozlan 2005). Hyd yn hyn, nid oes cynllun i waredu'r belica o Brydain.

Yn tarddu o Ogledd America, bu'r swilyn tagell-goch (Ffig. 2.3) yn rhywogaeth ymledol lwyddiannus iawn dros gyfandir Ewrop. Ar hyn o bryd, cyfyngir ei dosbarthiad ym Mhrydain i dde Lloegr (Copp et al. 2004; Klaar et al. 2004). Galluoga plastigrwydd ffenoteipaidd y swilyn tagell-goch iddo ymdopi ag amrediad eang o wahanol fathau o hinsawdd. Mae'r poblogaethau Prydeinig yn arddangos dynameg wahanol iawn i'r hyn a welir ar gyfandir Ewrop, megis tyfiant araf ac oedolion bach, corachaid, eu maint (Copp et al. 2004; Copp a Fox 2007). Credir bod hyn o ganlyniad i'r hinsawdd gymharol oer a wynebwr ym Mhrydain, yn ogystal â deiet gwahanol (Copp et al. 2004; Tomeček et al. 2007; Fox a Copp 2014). Fel y llyfrothen uwchsafn, tuedda'r swilyn

tagell-goch i fyw mewn llynnoedd, er bod gan y rhywogaeth botensial i wasgaru ac ymledu ymhellach trwy afonydd (Copp a Fox 2007; Copp et al. 2010).



Ffigwr 2.3 – Y swilyn tagell-goch (*Lepomis gibbosus*), pysgodyn ymledol, yn labordai Prifysgol Caerdydd.

2.4.5 Anifeiliaid eraill

Yma, nodir y rhywogaethau hynny sy'n cael eu dynodi fel ymledwyr, er nad ydynt yn uniongyrchol, o leiaf, yn effeithio'n negyddol ar ecosystemau Prydain eto (Tabl 2.1), ond maent yn gallu creu problemau ar gyfandir Ewrop. Fel rhan o'r Undeb Ewropeaidd, ar hyn o bryd, mae Prydain yn ymroddedig i ddelio â rhywogaethau a restrir gan Ddeddfwriaeth Rhywogaethau Ymledol yr Undeb Ewropeaidd (1143/2014), ac er bod nifer o'r rhywogaethau sydd ar y rhestr hon yn fygythiad pendant i Brydain (e.e. cimwch brith yr afon), mae rhai megis y therapin clustgoch (*Trachemys scripta elegans*), yr hwyaden goch (*Oxyura jamaicensis*) a'r marchlyffant americanaidd (*Lithobates catesbeianus*) yn peri llai o ofid gan eu bod yn cael ychydig, os nad dim, effaith negyddol.

Cafodd yr hwyaden goch ei chyflwyno o UDA i gasgliad adar gwyllt Slimbridge, Lloegr, yn 1952 (Marchant 2012b). Bu i nifer o'r adar ddianc a sefydlu poblogaethau gwyllt a dyfodd ar raddfa, ar un adeg, o tua 24% bob blwyddyn. Er nad yw'r hwyaden hon yn gysylltiedig ag effaith negyddol ar rywogaethau cynhenid nac ar economi Prydain, bu i'r hwyaden fudo i Ffrainc a Sbaen, gan groesfridio â'r hwyaden benwen gynhenid (*O. leucocephala*). Yn 1999, cychwynnwyd ar ymgyrch gyfeiriedig i waredu'r rhywogaeth o Brydain er mwyn gwarchod purdeb yr hwyaden benwen; bellach, lleihawyd y boblogaeth o tua 6,000 hwyaden goch i lai na 30. Yn debyg i hyn, potensial y therapin clustgoch i effeithio ar rywogaethau cynhenid cyfandir Ewrop, nid Prydain, sy'n achosi pryder (Cadi a Joly 2004; Wilkinson 2012). Ar dir mawr Ewrop, mae'r therapin clustgoch yn cystadlu â chrwbanod cynhenid; nid yw'r rhywogaethau hyn yn bodoli ym Mhrydain felly nid oes potensial i hyn ddigwydd yma. Er bod rhai ohonynt yn cael eu rhyddhau, ac yn medru byw am amser hir, nid oes tystiolaeth bod y therapin clustgoch yn medru atgenhedlu yn hinsawdd oer Prydain. O ganlyniad, nid oes unrhyw gynllun ar y gweill i waredu'r rhywogaeth hon, er bod rheolau llym yn gwahardd mewnforio neu werthu'r therapin. Cyn y gwaharddiad, rhwng 1989 a 1997 mewnforiwyd dros 52 miliwn o derapiniaid fel anifeiliaid anwes. O ganlyniad, sefydlwyd nifer o boblogaethau gwyllt, ac mae nifer o'r rhain yn parhau i fyw hyd at heddiw (Cadi a Joly 2004).

Yn olaf, tardda'r marchlyffant americanaidd o Ogledd America; fel y therapin clustgoch, mewnforiwyd rhai i Brydain fel anifeiliaid anwes (Marchant 2012a) a chafodd o leiaf pum poblogaeth eu sefydlu yn Ffrainc ar gyfer eu ffermio (Ficetola et al. 2007). Ar ôl dwy ymgais i ddifodi'r llyffant ym Mhrydain, dim ond un boblogaeth wyllt sydd bellach ar ôl, a hynny yn Swydd Essex (Marchant 2012a). Er bod y marchlyffant yn tyfu hyd at 20 cm, ac yn medru bwyta adar ifanc, pysgod a llyffantod eraill, ei brif fygythiad yw lledaenu haint angheuol (*Batrachochytrium dendrobatidis*) i amffibiaid cynhenid.

2.5 Effeithiau ar ecosystemau

Er y ceir nifer o drafodaethau dadleuol am sut y dylid diffinio rhywogaethau ymledol (Colautti a MacIassac 2004; Boonman-Berson et al. 2014), yn gyffredinol fe'u disgrifir fel rhai sy'n achosi niwed i'r amgylchedd, yr economi neu i iechyd dynol pan y'u cyflwynir i ecosystemau 'newydd'. Er hyn, dadleua rhai y gall ymsefydliad rhywogaethau anffodorol arwain at effeithiau cadarnhaol (e.e. Davis et al. 2011) ac, mewn rhai achosion, gallant effeithio'n negyddol ar un rhan o'r ecosystem wrth

effeithio'n gadarnhaol ar ran arall. Yn yr adran hon o'r bennod, trafodir effeithiau biotig anifeiliaid ymledol ym Mhrydain, gan gynnwys eu rhyngweithiadau ag anifeiliaid cynhenid, a'u heffeithiau ar elfennau strwythurol ecosystemau.

2.5.1 Cystadleuaeth a rhyngweithiadau

Tuedda rhywogaethau ymledol fod yn fwy cystadleuol ac ymosodol o'u cymharu â rhywogaethau cyffelyb cynhenid. Mae hyn yn fuddiol wrth iddynt ehangu eu holion traed mewn ecosystemau newydd (Mack et al. 2000; Hudina et al. 2014). Trwy oruchafiaeth gystadleuol, gall rhywogaeth ymledol ennill adnoddau megis bwyd a chynefin, a gwaredu poblogaethau cynhenid (Hudina et al. 2014). Yn ogystal, gall cytrefiad llwyddiannus gan rywogaeth ymledol effeithio'n negyddol ar ecosystemau dyfrol trwy ysglyfaethu macroffyttau ac anifeiliaid cynhenid (Townsend 2003; Simon a Townsend 2003; Strayer 2010). Fel rhywogaethau allweddol (*keystone species*), mae cyflwyno anifeiliaid megis cimychiaid yr afon ac Amphipoda yn effeithio'n sylweddol ar nifer o lefelau troffig a rhywogaethau eraill (Geiger et al. 2005; MacNeil et al. 2013).

O'r rhywogaethau a restrir uchod (Tabl 2.1), mae cimychiaid yr afon, heb amheuaeth, yn un o'r anifeiliaid mwyaf ymosodol a chystadleuol. Cawsant ddylanwad ar holl lefelau'r gadwyn fwyd gan fwyta microffyttau (Feminella a Resh 1989; Geiger et al. 2005) ac infertebratau, yn enwedig y rhywogaethau rheini sy'n symud yn araf, megis pryfed pric (Trichoptera) (Geiger et al. 2005; McCarthy et al. 2006; Bobeldyk a Lamberti 2008; Jackson et al. 2014; Lagrue et al. 2014; James et al. 2014). Trwy ddefnyddio eu craffangau pwerus, sefydla cimychiaid yr afon systemau hierarchaeth goruchafiaeth gymhleth o fewn poblogaethau (Ahvenharju a Ruohonen 2007; Martin a Moore 2008). Hefyd, amrywia rhywogaethau'n gyffredinol yn eu tueddiadau ymosodol. Yn aml, mae rhywogaethau ymledol yn trechu rhywogaethau cynhenid os bydd eu cynefinoedd yn gorgyffwrdd (gweler enghreifftiau gan Alonso a Martinez 2006; Hudina et al. 2011; Hanshew a Garcia 2012; James et al. 2015a). Yn ogystal â chystadlu â chimychiaid yr afon (cynhenid), mae cimychiaid yr afon (ymledol) yn effeithio'n negyddol ar bysgod. Er enghraifft, yng Nghanada, gwelwyd bod cimychiaid afon y gogledd yn effeithio'n sylweddol ar bysgod cynhenid yn perthyn i'r genws *Lepomis* (Dorn a Mittelbach 2004). Nid yn unig roedd cimychiaid afon y gogledd yn bwyta wyau pysgod cynhenid, ond roeddent hefyd yn eu hatal rhag nythu (Dorn a Mittelbach 2004). Ym Mhrydain, mae presenoldeb cimwch arwyddol yr afon eisoes yn effeithio'n

negyddol ar faint poblogaethau brithyll (*Salmo trutta*) ac eog (*S. salar*), gan ei fod yn mynd â chysgodfannau oddi wrth y pysgod. Mae hyn yn cynyddu risg y pysgod o gael eu bwyta gan ysglyfaethwyr (Griffiths et al. 2004; Bubb et al. 2009).

Fel yn achos cimychiaid yr afon a chrancod manegog Tsieina, gall pysgod ymledol hefyd achosi niwed ecolegol drwy gystadlu yn erbyn rhywogaethau cynhenid, er mai diffygiol yw'r dystiolaeth, mewn cymhariaeth, o effeithiau natur ymosodol pysgod ymledol, megis y llyfrothen uwchsafn, y belica a'r swilyn tagell-goch ym Mhrydain hyd yma (gweler Klaar et al. 2004; Copp et al. 2010; Stakénas et al. 2012). Serch hynny, mae ymchwil mewn gwledydd eraill yn dangos bod natur ymosodol pysgod ymledol yn medru effeithio ar rywogaethau cynhenid, ac felly mae potensial i hyn ddigwydd ym Mhrydain. Dangosodd Almeida et al. (2014), er enghraifft, bod y swilyn tagell-goch mewn afonydd ar gyfandir Ewrop yn ymosod ar nifer o anifeiliaid dyfrol gwahanol, gan gynnwys pysgod, amffibiaid a chimychiaid yr afon (cynhenid). Yng Nghanada, cysylltir cyflwyniad y swilyn tagell-goch â lleihad sylweddol ym mhoblogaethau'r grothell dri-phigyn (*Gasterosteus aculeatus*), er bod diffyg tystiolaeth gadarn mai cystadleuaeth oedd yn benodol gyfrifol am hyn (Kynard 1979; Jordan et al. 2009).

Hyd yn hyn, prif effaith negyddol yr Amphipoda ymledol (Tabl 2.1) yw ysglyfaethu ar rywogaethau cynhenid gan gynnwys pysgod ifanc ac ystod eang o infertebratau eraill (Dick et al. 2002; MacNeil et al. 2012; MacNeil et al. 2013; Rewicz et al. 2014). Yn aml, bydd y berdysyn rheibus yn ymosod ar (ond nid yn bwyta) anifeiliaid eraill, tra dangosodd Dodd et al. (2014) ei fod yn ysglyfaethu'n aml ar facroinfertebratau cynhenid ac yn tyfu llawer mwy o ran maint na'r berdysyn cynhenid (*Gammarus pulex*). Yn ogystal, dangosodd MacNeil et al. (2013) fod presenoldeb y berdysyn rheibus yn gysylltiedig â lleihad yn niferoedd sawl gwahanol rywogaeth o facroinfertebrat. Yn yr Iseldiroedd, arweiniodd natur ymosodol y berdysyn rheibus at ddifodiant berdys cynhenid (*Gammarus duebeni*) yn ogystal â gostyngiad mawr yn nwysedd poblogaeth berdysyn ymledol arall (*G. tigrinus*) (Rewicz et al. 2014).

Gall nifer o rywogaethau ymledol gwahanol ymledu i ardal newydd dros gyfnod o amser. Medrant ryngweithio â'i gilydd yn gadarnhaol (*invasional meltdown*; Simberloff a Holle 1999; Simberloff 2006) neu mewn ffordd sy'n effeithio'n negyddol ar ei gilydd. Er enghraifft, dangosodd James et al. (2015a) fod cimwch afon y gogledd, a

gyflwynwyd i'r afon Lea yn 2004, yn fwy ymosodol, ac yn lleihau niferoedd cimychiaid arwyddol yr afon (ymledol) a oedd eisoes yn bresennol yn yr ardal ers yr 1970au. Tra bod y gostyngiad yn niferoedd cimwch arwyddol yr afon yn gadarnhaol, crea presenoldeb dwy rywogaeth o gimychiaid yr afon (ymledol) yn yr un cynefin heriau llawer mwy nag yn achos presenoldeb un rhywogaeth yn unig. Er enghraifft, gall y naill rywogaeth a'r llall ledi pla cimychiaid yr afon ac mae'r ddwy rywogaeth yn tyfu i fod yn llawer mwy o faint na chimychiaid crafanc wen yr afon cynhenid. Bydd hyn yn ei hun yn arwain at leihad sylweddol ym mhoblogaethau'r macroffyttau ac anifeiliaid benthig, prif fwyd y ddwy rywogaeth ymledol (Ahern et al. 2008; James et al. 2015a).

2.5.2 Heintiau a pharasitiaid

Gall llwyddiant ac effeithiau ymledwyr ddibynnu ar barasitiaid a heintiau (yn deillio naill ai o'u hardaloedd cynhenid, neu'n rhai a wynebant yn yr ardaloedd yr ymledant iddynt) (Blackburn ac Ewen 2016). Weithiau, gall anifail ymledol fod yn organeb letyol newydd i barasit anfrodorol. Er enghraifft, ym Mhrydain mae'r belica yn organeb letyol i barasit estron (*Neoergasilus japonicus*). Ar hyn o bryd, cyfyng yw dosbarthiad y parasit ond ceir darogan y gall y parasit bellach ymledu cyhyd â dosbarthiad llawn y belica, sy'n organeb letyol newydd (Beyer et al. 2005; Pinder a Gozlan 2005). Mewn modd tebyg, mae'r llyfrothen uwchsafn yn organeb letyol i barasit mewngelloi (*Sphaerothecum destruens*), sydd â photensial i niweidio pysgod cynhenid Prydain (Beyer et al. 2005). Ar y llaw arall, wrth newid cynefin gall lleihad yn ffawna parasitig rhywogaeth ymledol gynnig mantais i'r organeb letyol. Fel arfer, nifer fechan o anifeiliaid ymledol a drosglwyddir o un ecosystem i'r llall; o ganlyniad, nifer fechan o barasitiaid cynhenid a gyflwynir ar y cyd (Torchin et al. 2002; Colautti et al. 2004). Disgrifir y broses hon gan y Rhagdybiaeth Dianc Rhag Gelynyon (*Enemy Release Hypothesis*; Keane a Crawley 2002). Mewn ecosystem newydd, mae rhai ymledwyr yn colli eu parasitiaid naturiol; gwna hyn hwy yn ymledwyr sy'n fwy tueddol o oroesi (Torchin et al. 2002; Arundell et al. 2015; Blackburn ac Ewen 2016). Er enghraifft, mae'n debyg fod y berdysyn rheibus sydd wedi sefydlu nifer o boblogaethau ymledol ym Mhrydain wedi 'dianc' rhag eu parasitiaid Microsporidia naturiol (Arundell et al. 2015).

Gall rhywogaethau estron gyflwyno a lledaenu clefydau a fydd yn lladd a dinistrio poblogaethau rhywogaethau cynhenid yr ardal newydd. Disgrifir hyn gan y Rhagdybiaeth Arfau Newydd (*Novel Weapons Hypothesis*; Vilcinskis et al. 2013;

Vilcinskas 2015). Manteisia'r rhywogaeth ymledol ar y parasit fel 'arf biolegol'; yn syml, gall y parasit leihau'r gystadleuaeth am adnoddau gan rywogaethau cynhenid trwy eu heintio (Crowl et al. 2008; Vilcinskas et al. 2013; Vilcinskas 2015; Dunn a Hatcher 2015). Ceir enghraifft gyfarwydd o hyn gyda'r wiwer lwyd (*Sciurus carolinensis*); rhywogaeth ymledol ym Mhrydain sy'n trosglwyddo firws brech y wiwer (SQPV - *squirrelpox virus*) i'r wiwer goch (*S. vulgaris*) gynhenid (Collins et al. 2014). O leihau niferoedd y wiwer goch, wyneba'r wiwer lwyd lawer llai o gystadleuaeth am fwyd a chynefin (Collins et al. 2014). Mewn ecosystemau dyfrol, tebyg yw buchedd poblogaethau cimychiaid yr afon o Ogledd America sydd ag ymwrthedd i bla cimwch yr afon, er eu bod yn gludyddion ohono. Nid felly yn achos rhywogaethau eraill o gimychiaid yr afon, yn enwedig y rheini sy'n gynhenid i Ewrop; bydd y rhain yn cael eu lladd mewn byr amser o ddod i gysylltiad â chael eu heintio gan y ffwng sy'n achosi'r pla (Lodge et al. 2000). Mewn modd tebyg, mae amffibia byd-eang yn cael eu difa gan yr haint *Batrachochytrium dendrobatidis*, a all gael ei gario gan rywogaethau ymledol megis y marchlyffant americanaidd (Marchant 2012a).

Ceir trydydd damcaniaeth, sy'n ymwneud â Rhagdybiaeth Ymwrthedd Biotig enwog Elton (1958) (*Biotic Resistance Hypothesis*). Yn wahanol i'r ddwy ddamcaniaeth uchod, tybia'r ddamcaniaeth hon y bydd rhywogaeth ymledol yn dioddef o symud i gynefin newydd sy'n anghyfarwydd iddynt, a hynny o achos effeithiau negyddol y parasitiaid cynhenid. Er bod arbrofion wedi ceisio profi'r ddamcaniaeth hon, erys diffyg tystiolaeth hyd yn hyn (Blackburn ac Ewen 2016).

2.5.3 Effeithiau strwythurol

Yn aml, daw prif effeithiau rhywogaeth ymledol yn fwyaf amlwg pan fyddant yn effeithio ar agweddau ffisegol a strwythurol yr ecosystem. Gelwir rhywogaethau sy'n effeithio ar ecosystem yn y fath fodd yn beirianwyr ecosystem (*ecosystem engineers*, Jones et al. 1994). Achosir newidiadau amlwg gan rai ymledwyr; bydd cimychiaid yr afon, er enghraifft, yn codi gwaddod i'r golofn ddŵr (Creed a Reed 2004; Zhang et al. 2004), yn addasu prosesau geomorffig a newid strwythur afonydd trwy dyllu i lannau'r afon, gweithred sydd hefyd yn aflonyddu'r swbstrad (Lodge et al. 2000; Statzner et al. 2000; Usio a Townsend 2004; Williams et al. 2010; Yamamoto 2010). Mewn modd tebyg, tylla cranc manegog Tsieina i lannau afonydd mawr gan wneud glan yr afon yn fwy tebygol o gwmpo (Strayer 2010; Williams et al. 2010). Yn ogystal, wrth i'r crancod

fudo drwy'r dŵr mewn niferoedd uchel ar eu taith i atgenhedlu yn y môr, gallant nid yn unig amharu ar lif dyfrffyrdd, ond gallant hefyd rwystro pysgod eraill, megis eogiaid, rhag mudo (Strayer 2010; Williams et al. 2010). Ar y llaw arall, gall anifeiliaid fel y cregyn deuglawr achosi newidiadau mawr i ecosystem estron trwy hidlo maetholion a phlanctonau o'r dŵr (Ward a Riccardi 2007; Strayer 2010; Aldridge et al. 2014; Roy et al. 2014). Mae hyn yn effeithio ar y gadwyn fwyd trwy leihau cystadleuaeth i'r cyanobacteria, sydd wedyn yn ffynnu ac yn gollwng tocsinau i'r dŵr (Strayer 2010; Aldridge et al. 2014; Roy et al. 2014). Er enghraifft, gall cregyn glas rhesog hidlo rhwng 25 a 100% o ddŵr yr afon, sy'n arwain at gwmp o ~ 80% ym miomas planctonau (Strayer et al. 1999). Yn ogystal, gallant newid strwythur cylchredau carbon, ffosffad a nitrogen drwy ysgarthu maetholion i'w cregyn (Ozersky et al. 2015). Arwain hyn at argaeledd llai o faetholion at ddefnydd rhywogaethau eraill.

2.5.4 Effeithiau economaidd

Gall goblygiadau economaidd sefydliad rhywogaethau ymledol mewn ecosystem fod yn sylweddol. Er enghraifft, amcangyfrifir bod rheoli rhywogaethau ymledol yn costio dros £1.7 biliwn yn flynyddol ym Mhrydain (Williams et al. 2010). Daw hyn, yn gyntaf, o'r gost o ddelio â chanlyniadau effeithiau negyddol uniongyrchol yr ymledwyr, megis difrod strwythurol. Amcangyfrifir, er enghraifft, bod lliniaru ymddygiad tyllu cimychiaid arwyddol yr afon (Tabl 2.1) i lannau afonydd yn costio tua £2.7 miliwn y flwyddyn (Williams et al. 2010). Hefyd, ceir costau ynghlwm wrth yr ymdrech i waredu anifeiliaid ymledol. Er enghraifft, mae'r gost o waredu'r llyfrothen uwchsafn dros £50,000 y tro (Britton et al. 2006, 2010a), ac y mae fel arfer yn broses lwyddiannus.

Yn aml, ac yn arbennig yng nghyd-destun anifeiliaid a gyflwynwyd ar gyfer dyframaethu neu'r farchnad acwaria, gall yr ymledwyr effeithio'n gadarnhaol ar yr economi er eu bod yn peri i fioamrywiaeth ddirywio. Er enghraifft, yn Seland Newydd, mae'r farchnad pysgota brithyll ymledol werth tua \$300 miliwn. Ar yr un pryd, dadleolir pysgod cynhenid sy'n perthyn i deulu'r Galaxiidae gan arwain at newid yn y gadwyn fwyd (Simon a Townsend 2003; Townsend 2003). Ym Mhrydain, gwaharddwyd malwen ddŵr (*Pomacea canaliculata*) yn 2012 rhag cael ei mewnfario am fod potensial iddi achosi niwed drwy ddifrodi microffyttau (Strayer 2010). Yn draddodiadol, roedd y falwen yn ychwanegiad pwysig a chyffredin iawn i'r fasnach anifeiliaid acwaria. Cafwyd ymateb chwyrn gan y fasnach anifeiliaid acwaria wrth iddynt ddarogan colli

incwm sylweddol, a dadlau nad oedd unrhyw dystiolaeth bod y falwen yn cael effaith niweidiol. Mewn achosion o'r fath, mae'n anodd rheoli effeithiau negyddol rhywogaeth ymledol pan fo elwa economaidd yn rhan bwysig o'r hafaliad (Simon a Townsend 2003; Strayer 2010).

2.6 Rheoli ymledwyr

Mae'n anodd iawn gwaredu anifeiliaid ymledol o'u cyflwyno i lynnoedd ac mae bron yn amhosibl gwneud hynny mewn afonydd gan fod y boblogaeth yn cyrraedd lefel uchel iawn (Peay a Dunn 2014). Yn ogystal, yn aml bydd y poblogaethau'n cynnwys nifer o anifeiliaid ifanc, bach, ac amhosibl yw dal holl aelodau'r boblogaeth (Freeman et al. 2010). Tra gellid defnyddio gwenwyn, mae natur amhenodol y tocsinau'n golygu bod nifer o rywogaethau eraill yn cael eu difa ar yr un pryd (Freeman et al. 2010). Un o'r heriau a wyneba awdurdodau wrth geisio atal symudiad pellach ymledwyr yw diffyg gwybodaeth ymysg y cyhoedd. Er enghraifft, sefydlwyd poblogaeth fwyaf Prydain o gimychiaid crafanc gul yr afon (ymledol) o ganlyniad i lori a dorrodd i lawr ar draffordd yr M25 (Peay et al. 2010). Gyda'r bwriad o'u hachub, rhyddhaodd y gyrrwr yr holl gimychiaid i lyn cyfagos.

Heb amheuaeth, y dull gorau o atal ymlediad rhywogaethau o'r fath yw lleihau'r nifer a fewnforir i'r wlad. Ym mis Awst 2016, cyflwynwyd deddfwriaeth newydd gan yr Undeb Ewropeaidd i reoli 37 rhywogaeth ymledol drwy atal eu marchnata, eu bridio a'u cadw (EU Commission 2016), ond bellach, ansicr yw dyfodol y ddeddfwriaeth ar ôl y bleidlais i adael yr Undeb Ewropeaidd. Er i nifer o'r rhywogaethau sydd ar y rhestr (e.e. cimwch arwyddol yr afon, y llyfrothen uwchsafn a chranc manegog Tsieina) fygwth fflora a ffawna Prydain, nid felly yn achos rhywogaethau eraill (e.e. yr hwyaden goch). Mae'n debyg y bydd rhaid i Lywodraeth Prydain gyhoeddi ei deddfwriaeth ei hun, gan gydweithio â gwledydd cyfagos cyfandir Ewrop.

Bu darganfod dulliau o atal symudiad anifeiliaid dyfrol ymledol yn flaenoriaeth i Asiantaeth yr Amgylchedd Lloegr a Chyfoeth Naturiol Cymru ers nifer o flynyddoedd. Er mwyn gwneud hyn, mae angen deall gallu'r ymledwyr i oroesi ym Mhrydain, yn ogystal â'u hymddygiad a photensial i wasgaru. Un trefniant syml, er enghraifft, i atal trosglwyddiad anifeiliaid bach fel yr Amphipoda o un porthladd i'r llall fyddai cyfnewid dŵr balast lled hallt (*brackish*) a gesglir gan longau pan fyddant yn y porthladd â dŵr

hallt o ganol y môr. Nid yw'r Amphipoda yn medru goroesi yn y fath lefelau uchel o halen (Rewicz et al. 2014), ac felly mae'r risg o'u cyflwyno drwy ddŵr balast yn llawer is. Yn ogystal, gall ymgyrch megis 'Gwirio, Glanhau, Sychu', a anogir fel ffordd o geisio arafu lledaeniad rhywogaethau ymledol, fod yn fodd effeithiol iawn o leihau cyflwyno pellach drwy offer megis esgidiau pysgota (Anderson et al. 2015). Wrth ddilyn y system 'Gwirio, Glanhau a Sychu', dangosodd Anderson et al. (2015) fod 15 munud mewn dŵr poeth (45°C) yn lladd saith rhywogaeth ymledol, tra bu i'r mwyafrif a oedd heb eu trin fyw allan o'r dŵr am dros bythefnos (Anderson et al. 2015). Yr her fawr a wyneba asiantaethau sy'n ceisio rheoli rhywogaethau ymledol yw sicrhau bod y cyhoedd yn deall pwysigrwydd golchi eu hoffer yn rheolaidd ar ôl eu defnyddio, ynghyd â sylweddol'r perygl sy'n gysylltiedig â symud anifeiliaid i ardaloedd newydd.

Yn y dyfodol, bydd defnyddio dulliau genetig a molecwlar i adnabod a dilyn hynt a helynt rhywogaethau ymledol yn hanfodol. Trwy ddefnyddio'r dulliau hyn, deuir i ddeall sut mae rhywogaethau ymledol yn cyrraedd ardal newydd, a hefyd o ble y daethant (Darling 2015; Comtet et al. 2015). Dangosodd Filipová et al. (2010), er enghraifft, trwy astudiaethau o'r fath, bod poblogaethau ymledol cimwch afon y gogledd (Tabl 2.1) sydd bellach yn Llundain wedi tarddu o boblogaeth ymledol yn yr Iseldiroedd, yn hytrach nag o'u cartref cynhenid yng Ngogledd America. Hefyd, gellid defnyddio dulliau molecwlar i adnabod rhywogaethau ymledol yn ystod cyfnodau cryptig o'u bywydau (Comtet et al. 2015), neu i ganfod a yw organeb yn cario haint (gweler Pennod 5). Defnyddiodd Mrugała et al. (2014) ddulliau genetig o'r fath i sefydlu bod cimychiaid yr afon (addurnol) yn cario dau wahanol fath o haint, y naill a'r llall â'r potensial i ladd rhywogaethau cynhenid. Yn ogystal, gellir defnyddio dulliau eDNA (*environmental-DNA*) i adnabod rhywogaethau ymledol a hynny trwy samplio ychydig iawn o ddŵr y cynefin er mwyn canfod crynodiad isel iawn o DNA rhywogaeth benodol yn y dŵr. Er enghraifft, trwy ddefnyddio dulliau eDNA darganfu Dejean et al. (2012) fod y marchlyffant americanaidd yn bresennol mewn 38 o lynnoedd yn Ffrainc, tra mai mewn saith llyn yn unig yr adnabuwyd presenoldeb y llyffant trwy ddulliau traddodiadol.

2.7 Newid hinsawdd a bygythiadau eraill

Nid rhywogaethau ymledol yw'r unig fygythiad i ecosystemau dŵr croyw Prydain; ceir amryw o ffactorau eraill megis llygredd, gorddefnydd o ddŵr a newid hinsawdd sy'n

rhyngweithio â'i gilydd, ac yn effeithio ar rywogaethau cynhenid ac ymledol (Sala et al. 2000; Xenopoulos et al. 2005; Dudgeon et al. 2006; Clarke 2009; Strayer 2010). Bydd effeithiau newid hinsawdd, er enghraifft, yn parhau am flynyddoedd i ddod, a dim ond poblogaethau'r rhywogaethau mwyaf ymaddasol fydd yn goroesi'n llwyddiannus (Bierwagen et al. 2008; Clarke 2009). Gyda'r hinsawdd yn newid ar raddfa gyflymach nag a welwyd yn ystod y mileniwm diwethaf, ceir darogan y gall tymheredd cyfartalog y blaned, ar y raddfa gyfredol, godi rhwng 2.6 – 4.8°C erbyn 2100 (IPCC 2014). Yn ogystal, cynyddu a wna'r tebygolrwydd o lifogydd a thybir y bydd niferoedd uwch o rywogaethau ymledol dŵr croyw'n cael eu golchi ar hyd afonydd i gynefinoedd newydd (Bierwagen et al. 2008; Heino et al. 2009). Ceir prinder sylweddol mewn astudiaethau ymchwil sy'n canolbwyntio ar effeithiau rhyngweithiol newid hinsawdd ar rywogaethau ymledol, er y rhagwelir mewn sawl astudiaeth y bydd rhywogaethau ymledol dŵr cynnes yn ehangu eu dosbarthiad (Heino et al. 2009; Strayer 2010). Credir y gall newid hinsawdd effeithio naill ffordd neu'r llall ar ddosbarthiad rhywogaethau ymledol eraill (Bierwagen et al. 2008; Gallardo ac Aldridge 2013). Er enghraifft, credir y bydd cregyn glas rhesog yn debygol o elwa'n sylweddol o ganlyniad i newid hinsawdd gan y byddant yn ehangu eu dosbarthiad wrth i dymheredd y byd godi (Gallardo ac Aldridge 2013). Tra effeithir ar bob rhywogaeth i ryw raddau gan newid hinsawdd, yn gyffredinol, bydd rhywogaethau ymledol yn medru addasu'n haws na rhywogaethau eraill gan eu bod yn medru goddef amrediad hinsoddol ehangach (Bierwagen et al. 2008; Gallardo ac Aldridge 2013). Mae'n anodd bod yn sicr ynghylch sut y bydd ffactorau megis newid hinsawdd a llygredd yn rhyngweithio â'i gilydd i effeithio ar rywogaethau, ac mae'n debyg y bydd yr effeithiau'n ddibynnol ar y rhywogaeth neu'r ecosystemau sydd o dan sylw. O ran ecosystemau dŵr croyw, bydd ymateb dynoliaeth i'r problemau sy'n gysylltiedig â newid hinsawdd, fel prinder dŵr a llifogydd, yn arddweud i ba raddau y bydd rhywogaethau'n medru goroesi (Strayer 2010; Strayer a Dudgeon 2010).

2.8 Casgliadau

Amcan y bennod hon oedd crynhoi gwybodaeth am amryw o anifeiliaid anfrodorol sydd wedi llwyddo i gytreffu ecosystemau dŵr croyw Prydain. Yn ogystal, trafodir yr anifeiliaid hynny sydd naill ai yn y broses o ymledu (e.e. y berdysyn cythreulig a chimwch afon y gogledd), neu sy'n debygol iawn o gael eu cyflwyno i amgylchedd Prydain yn y dyfodol (e.e. cimwch brith yr afon). Amlygir effeithiau sylweddol yr

anifeiliaid hyn ar yr ecosystemau; mae'r rhain yn cynnwys lleihau bioamrywiaeth gynhenid, newidiadau ffisegol, a lledaenu heintiau a pharasitiaid. Heb amheuaeth, bydd rhywogaethau ymledol yn parhau i fod yn heriol dros y blynyddoedd i ddod wrth i systemau trafndiaeth y byd ehangu a gwella, yn enwedig yng ngwledydd llai datblygedig y byd. Yn ogystal, gan mai system ddynamig yw ymlediad rhywogaethau, gyda rhai'n gwasgaru'n arafach na'i gilydd, mae'n rhaid derbyn nad yw'r nifer o rywogaethau sydd yn y broses o ymledu ar hyn o bryd, na'u heffeithiau, yn gwbl amlwg hyd yn hyn (Strayer 2010; Rouget et al. 2016). Tra bod systemau rheolaeth yn cael eu darparu i ddelio â rhywogaethau ymledol, bydd yr effeithiau negyddol yn anodd ei hosgoi heb sicrhau dealltwriaeth a chydweithrediad y cyhoedd. Bydd ffactorau eraill megis newid hinsawdd, llygredd a cholli cynefinoedd hefyd yn effeithio ar rywogaethau ymledol (Strayer 2010), gan arwain at effeithiau negyddol sylweddol ar fioamrywiaeth ecosystemau dŵr croyw Prydain.

Gan edrych i'r dyfodol, mae ymchwil arbrofol pellach i gynyddu ein dealltwriaeth o lwyddiant anifeiliaid ymledol yn hanfodol wrth geisio rhagfynegi eu dosbarthiad ym Mhrydain dros y degawdau nesaf. Un ffactor hanfodol i'w deall yw sut bydd ymddygiad anifeiliaid ymledol yn helpu iddynt wasgaru i gynefinoedd newydd. Yn ogystal, dylid ceisio profi defnyddioldeb gwahanol dechnegau (megis dulliau eDNA) er mwyn gallu eu defnyddio i ddarganfod anifeiliaid ymledol yn gyflym ynghyd â delio â'r bygythiad yn sydyn ac yn effeithlon. O ddweud hyn, atal cyflwyno anifeiliaid yn y lle cyntaf – ac nid eu gwaredu ar ôl iddynt gyrraedd – yw'r modd hawsaf a'r mwyaf cost-effeithiol o ddelio ag anifeiliaid ymledol.

Pennod 3: Gwasgariad cimychiaid yr afon cynhenid ac ymledol dros y tir

Caiff llawysgrif ei haddasu o'r bennod hon, a'i chyflwyno i gyfnodolyn Biological Invasions: Thomas, J. R., Nightingale, J., Hunt, R., Masefield, S., Hallam, J., McCabe, G., Wood, M. J., Hart, A. G., Griffiths, S. W., Cable, J. Terrestrial emigration behaviour of native and non-native crayfish species.

JRT ysgrifennodd y llawysgrif. Casglwyd y data gan JRT mewn cydweithrediad â JN, RH, SM, JH. Cyfrannodd AGH, SWG a JC drwy goruchwilio'r gwaith a sylwi ar y llawysgrif.

3.1 Crynodeb

Mewn cymhariaeth ag anifeiliaid cyffelyb cynhenid, mae ymledwyr yn fwy gwancus, ymwrthol i barasitiaid, ac yn medru goroesi amodau amgylcheddol mwy eang. Er hyn, prin yw'r astudiaethau sy'n cymharu tueddiad anifeiliaid ymledol a chynhenid i wasgaru. Yn ogystal, mae gwaith ymchwil sy'n ymdrin â thueddiad anifeiliaid dyfrol i wasgaru yn ffocysu ar symudiadau o fewn un cynefin (h.y. afon neu lyn), ond, er mwyn iddynt gynyddu eu cwmpas cyffredinol, rhaid iddynt adael y dŵr a chroesi tir. Mae'n bosibl i ddecapodau fel cimychiaid yr afon allfudo o'r dŵr a cherdded dros y tir, er mwyn cyrraedd cynefinoedd dyfrol newydd, ond prin yw astudiaethau o'r fath ymddygiad. Yma, gan ddefnyddio arena arbrofol yn y labordy, aseswyd ymddygiad gwasgaru dros y tir tair rhywogaeth o gimychiaid yr afon sy'n bresennol ym Mhrydain (Arbrawf 1); cimwch crafanc wen yr afon (*Austropotamobius pallipes*) cynhenid, cimwch coch y gors (*Procambarus clarkii*) ymledol a chimwch arwyddol yr afon (*Pacifastacus leniusculus*) ymledol. Yn ogystal, profwyd tueddiad cimychiaid arwyddol yr afon ymledol i wasgaru dros y tir naill ai fel unigolion neu mewn grwpiau (Arbrawf 2). Yn ystod yr arbrawf, symudodd canran uwch o gimychiaid crafanc wen yr afon allan o'r dŵr, ac roedd y rhywogaeth hon yn gyflymach wrth gerdded allan o'r dŵr. Ond, ar gyfartaledd, gadawodd y ddwy rywogaeth ymledol (cimychiaid coch y gors a chimychiaid arwyddol yr afon) y dŵr yn fwy aml. Yn yr ail arbrawf, dangoswyd bod cimychiaid arwyddol yr afon yn fwy tueddol o adael y dŵr pan gawsant eu profi yn unigol yn hytrach na mewn grŵp. Mae'r astudiaeth yn dangos bod gwasgaru dros y tir yn nodweddiadol ymddygiadol bwysig i'w ystyried wrth geisio rheoli cimychiaid yr afon ymledol, systemau dyframaeth a chadwraeth cimychiaid yr afon cynhenid.

3.2 Cyflwyniad

O'u cymharu â rhywogaethau cynhenid, ceir tystiolaeth gref bod anifeiliaid ymledol yn tueddu i ddelio ag amrediad hinsoddol mwy eang (Lenz et al. 2011; Bates et al. 2013; Lejeusne et al. 2014), bod yn fwy ymosodol (Bubb et al. 2009) a gwancus (McKnight et al. 2016), ac yn ffynnu o fewn ardaloedd sydd wedi'u haddasu drwy brosesau anthropogenig megis dinasoedd (Cadotte et al. 2017; Padayachee et al. 2017). Hyd yn oed o fewn aelodau o'r un rywogaeth, gall poblogaethau ymledol ymddwyn yn wahanol i rai cynhenid. Er enghraifft, mae morgrug yr Ariannin (*Linepithema humile*) o ardaloedd lle maent yn ymledol yn fwy tebygol o archwilio cynefinoedd newydd, darganfod bwyd a bod yn fwy ymosodol na phoblogaethau'r rhywogaeth sy'n byw yn eu hardal gynhenid (Blight et al. 2017). Er hyn, prin yw astudiaethau sydd wedi cymharu tueddiad anifeiliaid ymledol a chynhenid i wasgaru.

Mae gwasgariad yn broses sy'n cynnwys tri cham; allfudo o'r cynefin cynhenid, symud rhwng cynefinoedd a mewnfudo i gynefin newydd. Gall anifeiliaid cael eu hysgogi i allfudo o'u cynefin gan ffactorau megis dwysedd y boblogaeth (Enfjäll a Leimar 2005) a chystadleuaeth oddi wrth gydryw ymosodol, sy'n gyrru allan unigolion israddol (Hudina et al. 2014). Ar y llaw arall, os yw presenoldeb cydryw yn fanteisiol (e.e. drwy gynyddu'r siawns o osgoi ysglyfaethwyr neu effeithlonrwydd bwydo), gall anifeiliaid fod yn llai tueddol o allfudo pan fyddant mewn grŵp (Bowler a Benton 2005). Ar ôl iddynt allfudo, rhaid i anifeiliaid teithio er mwyn darganfod cynefin newydd, a gall y cam hwn cynnwys croesi ardal anffafriol cyn cyrraedd cynefin newydd addas (Bowler a Benton 2005). Yna, bydd rhaid i anifail ddewis mewnfudo a setlo mewn cynefin newydd, sydd yn dibynnu ar faint (Kuussaari et al. 1996; Baguette et al. 2000) ac ansawdd y cynefin (Bowler a Benton 2005). Yn gyffredinol, mae gwahaniaethau yn nhueddiad unigolion, poblogaethau a rhywogaethau i wasgaru (Roland et al. 2000; Bowler a Benton 2005; Cote et al. 2010).

Yn aml, canolbwyntia astudiaethau ar wasgariad organebau dyfrol ar eu symudiadau o fewn corff o ddŵr, yn enwedig symudiadau i fyny ac i lawr afonydd (e.e. Bubb et al. 2002, 2004). Er hyn, ar ôl gael eu cyflwyno, bu'n rhaid i'r mwyafrif o rywogaethau dyfrol anffrodorol gyrraedd cynefinoedd cyfagos naill ai ar gefn anifeiliaid arall neu trwy gael eu cludo gan bobl (Shurin a Havel 2002; Anastácio et al. 2014). Mae cimychiaid yr

afon yn gramenogion dŵr croyw sydd â phwysigrwydd masnachol dros y byd, a phan fyddant yn ymledu, gall yr anifeiliaid hyn achosi niwed sylweddol i ecosystemau (Peay et al. 2010; Gherardi 2010). Mae cimychiaid yr afon o Ogledd America, megis cimychiaid coch y gors (*Procambarus clarkii*) a chimychiaid arwyddol yr afon (*Pacifastacus leniusculus*), yn rhywogaethau sy'n cael eu casglu a'u bwyta, ond sydd hefyd yn dianc o systemau dyframaeth a sefydlu poblogaethau ymledol (Holdich et al. 2009a). Arweiniodd cyflwyniad cimychiaid yr afon estron i Ewrop at ddifodiant nifer o boblogaethau cimychiaid yr afon gynhenid (megis cimychiaid crafanc wen yr afon, *Austropotamobius pallipes*); hynny o achos drechddisodliad cystadleuol (Hill a Lodge 1999; Bubb et al. 2006; Hudina et al. 2011; Hanshew a Garcia 2012) a hefyd trwy ledaeniad yr haint angheuol, pla cimychiaid yr afon (*Aphanomyces astaci*, gweler Pennod 5). Tuedda cimychiaid yr afon Americanaidd fod yn fwy mewn maint, yn fwy ymosodol (Peay et al. 2010; Gherardi 2010; Haddaway et al. 2012) ac i wasgaru'n bellach yn y dŵr o'u cymharu â rhywogaethau cynhenid Ewropeaidd (Bubb et al. 2006).

Gall llwyddiant cimychiaid yr afon ymledol cael ei briodoli, o leiaf yn rhannol, i'w gallu i gytrefu cynefinoedd dyfrol cyfagos, symud dros rwystrau (coredau neu raeadrau), ac i ddianc o gaethiwed drwy wasgaru a cherdded dros y tir (Kerby et al. 2005; Larson et al. 2009; Holdich et al. 2014; Puky 2014; Ramalho ac Anastácio 2015). Tra gall pob cimwch yr afon oddef rhywfaint o amser allan o'r dŵr, mae rhai rhywogaethau yn fwy tueddol o symud dros y tir na rhai eraill. Mae cimychiaid yr afon sy'n tyllu, er enghraifft, yn byw allan o'r dŵr am nifer o fisoedd mewn tyllau gwlyb yn y ddaear (Huner a Linqvist 1995). Allfuda cimychiaid yr afon eraill allan o'r dŵr yn gymharol anaml, er awgryma astudiaethau blaenorol (Tabl 3.1) bod cimychiaid yr afon yn gadael y dŵr yn fwy aml na chysidrir yn gyffredinol. O'r naw rhywogaeth cimwch yr afon anfrodorol sy'n bresennol ym Mhrydain, cimwch arwyddol yr afon a chimwch coch y gors sydd wedi cael eu cofnodi fel rhai gwasgaru dros y tir (Holdich et al. 2014; Ramalho ac Anastácio 2015). Er bod tipyn o wybodaeth yn bodoli ynglŷn â gwasgariad a symudiadau cimychiaid yr afon o fewn y dŵr (e.e. Bubb et al. 2004, 2006), ar y cyfan, erys diffyg gwybodaeth ar wasgariad anifeiliaid dros y tir, yn enwedig gwahaniaethau rhwng rhywogaethau ymledol a chynenid. Prin caiff yr ymddygiad hwn ei gofnodi neu ei fesur yn uniongyrchol.

Tabl 3.1 – Cyflymder symudiadau cimychiaid yr afon cynhenid (*Austropotamobius pallipes*) ac anffrodorol i Brydain yng nghynefinoedd dyfrol neu dros y tir. Ni cheir data cymharol ar gyfer *Orconetes virilis*, *Astacus leptodactylus* a *Procambarus acutus*.

Rhywogaeth	Symudiad yn y dŵr	Cyfeirnodau	Symudiad dros y tir	Cyfeirnodau
<i>Austropotamobius pallipes</i>	~2 m e ⁻¹	Bubb et al. (2006)	1.5 cm e ⁻¹	Pond (1975)
<i>Pacifastacus leniusculus</i>	~5 m e ⁻¹	Bubb et al. (2006)	“byw am ddiwrnoda u neu wythnosau”	Holdich et al. (2014)
	4.1 m e ⁻¹	Bubb et al. (2004)		
	17.5 m e ⁻¹	Anastácio et al. (2015)		
<i>Procambarus clarkii</i>	2.5 - 38 m e ⁻¹	Aquiloni et al. (2005)	Hyd at 1 km	Souty-Grosset et al. (2016)
	8.8 m e ⁻¹	Anastácio et al. (2015)	0.25 - 1 km	Lutz a Wolters (1999)
	0.61 – 1.81 m e ⁻¹	Gherardi et al. (2000)	90 m a ⁻¹	Ramalho ac Anastácio (2015)
	1 – 11 m e ⁻¹	Gherardi et al. (2002)		
	4 km e ⁻¹	Gherardi a Barbaresi (2000)		
<i>Orconectes limosus</i>	7.2 m e ⁻¹	Buřič et al. (2009)	20 m	Puky (2014)
<i>Orconectes rusticus</i>	29 m e ⁻¹	Byron and Wilson (2001)	0.051 m e ⁻¹	Claussen et al. (2000)
<i>Astacus astacus</i>	7.6 m e ⁻¹	Hudina et al. (2008)		

Cyrhaedda cimychiaid yr afon ymledol dwysedd poblogaeth uchel (hyd at 15 unigolyn m⁻²; Guan a Wiles 1997) a gwasgara'r rhywogaeth hon yn bellach mewn afonydd o'u cymharu â chimychiaid yr afon cynhenid (e.e. Bubb et al. 2004, 2006). Er hyn, anaml cysidrir gwasgariad dros y tir wrth astudio ymddygiad a gweithgarwch cimychiaid yr afon, ac o ganlyniad, mae effaith dwysedd poblogaeth neu wahaniaethau rhwng

rhywogaethau yn aneglur. Bydd deall effaith y ffactorau hyn ar dueddiad cimychiaid yr afon i allfudo o'r dŵr a cherdded dros y tir yn hanfodol wrth geisio lliniaru ymlediant poblogaethau ymledol, lleihau'r nifer sy'n dianc o systemau ddyframaeth ac i sicrhau goroesiad rhywogaethau cynhenid pwysig sydd yn cael eu trawsblannu i gynefinoedd newydd fel rhan o ymdrechion cadwraeth (Holdich et al. 2014).

Bu prinder astudiaethau sy'n cymharu tueddiad rhywogaethau ymledol a chynhenid i wasgaru; does dim arbrofion uniongyrchol sydd wedi asesu tueddiad cimychiaid yr afon i wasgaru dros y tir. Er mwyn deall yr ymddygiad hwn yn well, cynhaliwyd dau arbrawf yn y bennod hon. Yn Arbrawf 1, cymharwyd tueddiad cimychiaid yr afon ymledol a chynhenid i wasgaru dros y tir, yn ogystal â'u cyflymder wrth gerdded allan o'r dŵr. Yn Arbrawf 2, profwyd tueddiad cimychiaid arwyddol yr afon i allfudo o'r dŵr pan gawsant eu profi naill ai mewn grwpiau neu fel unigolion. Rhagdybir bod cimychiaid yr afon ymledol yn fwy tueddol o wasgaru o'u cymharu â rai cynhenid, a'u bod yn fwy tueddol o wasgaru mewn grwpiau oherwydd cystadleuaeth mewnrywogaethol.

3.3 Methodoleg

3.3.1 Nodyn moesegol

Ymgwymerwyd yr arbrofion hyn yn unol â chanllawiau Cymdeithas Astudiaethau Ymddygiad Anifeiliaid ar gyfer defnyddio anifeiliaid yn ystod dysgu neu ymchwilio. Casglwyd cimychiaid yr afon ymledol dan drwydded Cyfoeth Naturiol Cymru (rhif y drwydded: NT/CW065-C-652/5706/01), a chadwyd y rhywogaethau ymledol o dan drwydded Cefas (W C IFLA 002) ym Mhrifysgol Caerdydd. Casglwyd a magwyd cimychiaid crafanc wen yr afon dan drwydded Cyfoeth Naturiol Lloger. Ni roddwyd cimychiaid yr afon o dan amodau niweidiol yn ystod yr arbrofion, er, fel rhywogaethau ymledol, gwaredwyd cimychiaid arwyddol yr afon a chimychiaid coch y gors drwy eu rhewi (-20°C) ar ôl i'r arbrawf orffen, yn unol â Deddf Bywyd Gwyllt a Chefn Gwlad, 1981. Cynhaliwyd pob arbrawf dan amodau yn unol ag argymhellion Bwrdd Ymgymhorol Lles Anifeiliaid Gerddi Sŵolegol Bryste.

3.3.2 Casglu a chynnal anifeiliaid

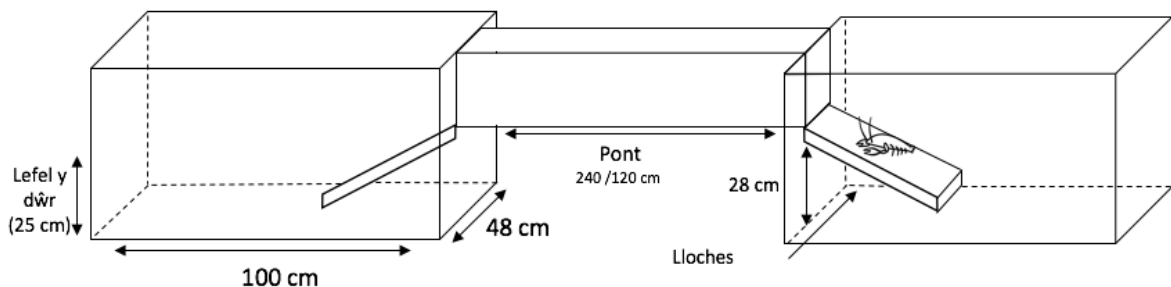
Casglwyd cimychiaid arwyddol yr afon dros un noson yng ngwanwyn 2016 o lyn preifat ym Mhowys, Cymru, tra casglwyd cimychiaid gors yr afon o lyn cyhoeddus yn Hampstead Heath, Llundain. Cafodd y ddwy rywogaeth eu dal gan drapiau sylindraidd ('Trappy Traps', Collins Nets Ltd., Dorset) gydag abwyd (bwyd cath) dros nos. Cludwyd unigolion o'r ddwy rywogaeth i labordy dyfrol Prifysgol Caerdydd; cawsant eu cynnal mewn tymheredd o $13 \pm 1^\circ\text{C}$ a system olau 12 awr o oleuni : 12 awr o dywyllwch.

Magwyd cimychiaid crafanc wen yr afon gynhenid a ddefnyddir yn yr arbrawf hwn o fewn system dyframaeth yng Ngwlad-yr-haf; roedd yr anifeiliaid hyn yn rhan o raglen cadwraeth hirdymor Gerddi Sŵolegol Bryste (Clifton, Lloegr). O achos risg uchel trosglwyddo pla cimychiaid yr afon angheuol o gimychiaid arwyddol yr afon a chimychiaid coch y gors i gimychiaid crafanc wen yr afon, cadwyd y cimychiaid crafanc wen yr afon yng Ngerddi Sŵolegol Bryste ar hyd yr arbrawf cyfan. Cadwyd y cimychiaid crafanc wen yr afon o fewn tanciau caeedig allanol (golau naturiol, tymheredd = $13 \pm 2^\circ\text{C}$).

Cynhaliwyd poblogaethau cimychiaid yr afon (ym Mhrifysgol Caerdydd a Gerddi Sŵolegol Bryste) o fewn tanciau wedi eu llenwi gyda dŵr di-glorin (dwysedd o 20-25 unigolyn m^{-2}), 2 cm o raeau a digonedd o lochesi (briciau a photiau plastig). Hidlwyd dŵr y tanciau yn fiolegol a chyfnewidiwyd 50% o'r dŵr hynny yn wythnosol er mwyn cynnal safon dŵr da. Defnyddiwyd profion Salifert Profi (Dijkgraaf 13, 6921 RL Duiven, Yr Iseldiroedd) i wirio ansawdd y dŵr. Bwydwyd y cimychiaid yr afon ar gymysgedd o Tubifex (Shirley Aquatics, Solihull, Lloegr) a phys rhewedig; yn ychwanegol, bwydwyd cimychiaid crafanc wen yr afon ar blancton (*Artemia*, *Daphnia* a *Mysida*) fel rhan o'r rhaglen gadwraeth. Er mwyn adnabod yr anifeiliaid, marciwyd pob cimwch yr afon ar yr argragen gyda marciwr melyn di-wenwynig (Dykem, UDA). Yn ogystal, fe'u tagiwyd (yn dilyn Bubb et al. 2002) gyda thagiau-PIT (Passive Integrated Transponder); tagiwyd cimychiaid arwyddol yr afon a chimychiaid coch y gors gyda thagiau-PIT 7.5 mm (ISO 11784, Loligo Systems, Denmarc) tra defnyddiwyd tagiau-PIT 8 mm (Torvan ID100A, RFID Systems LTF, Lloegr) ar gyfer y cimychiaid crafanc wen yr afon.

3.3.3 Trefn yr arbrawf

Er mwyn asesu tueddiad cimychiaid yr afon i adael y dŵr, adeiladwyd arena arbrofol a oedd yn cynnwys dau danc (H 100 cm x LI 48 cm x U 53 cm) gyda rampiau symudol (H 43 cm x LI 29 cm; goledd 30°); roedd hyn yn galluogi i'r cimychiaid yr afon cyrraedd pont o dir (H 240 cm x LI 20 cm x U 20 cm) (Ffig. 3.1). Gorchuddiwyd y rampiau a'r bont gyda graen er mwyn rhoi gafael i'r cimychiaid yr afon wrth iddynt gerdded allan o'r dŵr. Roedd y gwagle tan y rampiau yn dyblu fel lloches i'r cimychiaid yr afon. Defnyddiwyd camerâu CCTV is-goch (Sentient Pro HDA DVR 8 Channel CCTV, Maplin, Lloegr) er mwyn recordio ymddygiad yr anifeiliaid. Dadansoddwyd y fideo gan gyftri y nifer o ymadawiadau o'r dŵr gan bob cimwch yr afon. Mesurwyd hyd yr argragen a chofnodwyd rhyw'r cimychiaid yr afon cyn dechrau'r arbrowfion.



Ffigwr 3.1 – Arena arbrofol a ddefnyddiwyd er mwyn asesu ymddygiad cimychiaid yr afon. Roedd yr anifeiliaid yn medru cyrraedd y bont (hyd o 240 cm ar gyfer cimychiaid arwyddol yr afon a chimychiaid coch y gors neu 120 cm ar gyfer cimychiaid crafanc wen yr afon) a cherdded allan o'r dŵr trwy ddefnyddio'r rampiau. Llenwyd y tanciau gyda dŵr di-glorin hyd at tua 3 cm yn is na lefel y bont.

Yn ystod Arbrawf 1 (cymhariaeth rhywogaethau), a gynhaliwyd rhwng Tachwedd a Rhagfyr 2016, aseswyd tueddiad cimychiaid arwyddol yr afon a chimychiaid coch y gors i adael y dŵr, yn ogystal â'u cyflymder wrth gerdded dros y bont (Ffig. 3.1). Yn dilyn hyn, cafodd yr arbrawf ei ail-redeg ym mis Chwefror 2017 ar gimychiaid crafanc wen yr afon. Oherwydd pwysigrwydd cadwraeth yr anifeiliaid hyn, a photensial effeithiau negyddol ffisiolegol o fod allan o'r dŵr (Taylor a Wheatley 1981) oherwydd eu maint llai (Claussen et al. 2000), rhoddwyd caniatâd (gweler nodyn moesegol isod) i arbrofi ar gimychiaid crafanc wen yr afon gan ddefnyddio hyd bont hanner maint hynny a ddefnyddiwyd ar gyfer profion ar y rhywogaethau ymledol (120 cf. 240 cm).

Ar ddechrau pob prawf, rhoddwyd un cimwch yr afon (Tabl 3.2) yn y dŵr ar un ochr yr arena arbrofol am 09:00 gadawyd iddo ymglyfarwyddo â'r arena hyd at 20:00. Ar gyfer

y profion ar gimychiaid arwyddol yr afon a chimychiaid coch y gors, diffoddwyd y golau yn awtomatig am 20:00 a recordiwyd ymddygiad y cimychiaid yr afon nes 08:00 trannoeth. Casglwyd data ar ymddygiad cimychiaid crafanc wen yr afon yn ystod oriau tywyllwch (19:00-07:00) o dan gyfundrefn golau naturiol (oherwydd lleoliad gwahanol yr arena o'i gymharu â'r profion yng Nghaerdydd). Yn ystod y profion hyn, roedd machlud haul rhwng 17:00-18:00; cododd yr haul rhwng 07:00-08:00.

Tabl 3.2 – Hyd yr argragen a nifer y cimychiaid yr afon a ddefnyddiwyd yn ystod Arbrawf 1 (cymhariaeth rhywogaethau) ac Arbrawf 2 (unigolion vs. grwpiau – cimychiaid arwyddol yr afon yn unig). G = gwrywaidd, B = benywaidd.

Arbrawf 1	Maint yr argragen gyfartalog (mm)	Amrediad (mm)	Nifer
Cimychiaid arwyddol yr afon	47.9	38.6 - 59.3	5G 10B
Cimychiaid coch y gors	58.8	47.3 - 71.3	13G 4B
Cimychiaid crafanc wen yr afon	34.3	30.6 - 38.2	10G 10B
Arbrawf 2			
Grwpiau	47.2	38.4 - 59.3	41G 39B
Unigolion	48.6	38.4 - 59.3	11G 17B

Yn ystod Arbrawf 2 (unigolion vs. grwpiau), aseswyd effaith presenoldeb cydryw ar dueddiad cimychiaid arwyddol yr afon i adael y dŵr. O achos argaeledd cyfyngedig cimychiaid crafanc wen yr afon a chimychiaid coch y gors, nid oedd yn bosib cynnal yr arbrawf hwn ar y rhywogaethau hyn. Yn gyntaf, aseswyd ymddygiad cimychiaid arwyddol yr afon yng ngrwpiau o wyth unigolyn (n = 10 grŵp) am 12 awr; hyn er mwyn asesu tueddiad cimychiaid yr afon i adael y dŵr ym mhresenoldeb dwysedd uchel o'u cydryw (cymysgedd benywaidd a gwrywaidd, ac amryw o feintiau); adlewyrcha dwysedd y cimychiaid yr afon yn y profion hyn ddwysedd naturiol poblogaethau ymledol. Profwyd pob grŵp unwaith dros 12 awr. Yn dilyn hyn, ailbrofwyd is-set (n = 28) o'r cimychiaid yr afon, y tro hyn fel unigolion, ar ôl cyfnod o 3-4 mis heb fynediad i ardaloedd allan o'r dŵr (i leihau'r siawns bod y cimychiaid yr afon wedi dysgu i ddringo allan o'r dŵr yn ystod y prawf cyntaf).

3.3.4 Dadansoddiad ystadegol

Perfformiwyd pob dadansoddiad ystadegol ym meddalwedd R (R Core Team 2017). Yn ystod Arbrawf 1 (cymhariaeth rhywogaethau), ar gyfer pob cimwch yr afon unigol, cyfrifwyd y nifer o ymadawiadau o'r dŵr yn ogystal â'r amser treuliodd yr unigolyn allan

o'r dŵr dros gyfnod o 12 a. Diffiniwyd ymadawiad o'r dŵr pan oedd mwy na hanner corff cimwch yr afon allan o'r dŵr ac ar y bont. Cyfrifwyd cyflymder (cm e^{-1}) cimychiaid yr afon wrth iddynt gerdded ar y bont dros bellter penodol (h.y. 120 cm) er mwyn gallu cymharu rhwng y rhywogaethau; yn achos y rhywogaethau ymledol, cyflawnwyd hyn drwy ddefnyddio marcwr 120 cm ar y bont wrth ddadansoddi'r fideo, tra yn achos y cimychiaid crafanc wen yr afon, defnyddiwyd pellter cyfan y bont. Ni chymharwyd yr amser a dreuliwyd gan gimychiaid yr afon allan o'r dŵr rhwng rhywogaethau, o achos gwahaniaeth maint y pontydd.

Dangosodd prawf dadansoddiad amrywiant (ANOVA) bod y tair rhywogaeth yn arwyddocaol o wahanol o ran maint yr argragen (cimwch crafanc wen yr afon < cimwch arwyddol yr afon < cimwch coch y gors; $F_{2,49} = 100.6$, $p < 0.001$), ac felly, cafodd y data hyn eu safoni (canoli-cyfartalog) o fewn rhywogaeth, cyn cael eu cynnwys yn y modelau (isod). O achos niferoedd isel, nid oedd yn bosib arbrofi ar niferoedd cytbwys o unigolion benywaidd a gwrywaidd o gimychiaid arwyddol yr afon a chimychiaid coch y gors, felly nid oedd yn bosib asesu gwahaniaethau rhwng y ddau ryw ymhob rhywogaeth.

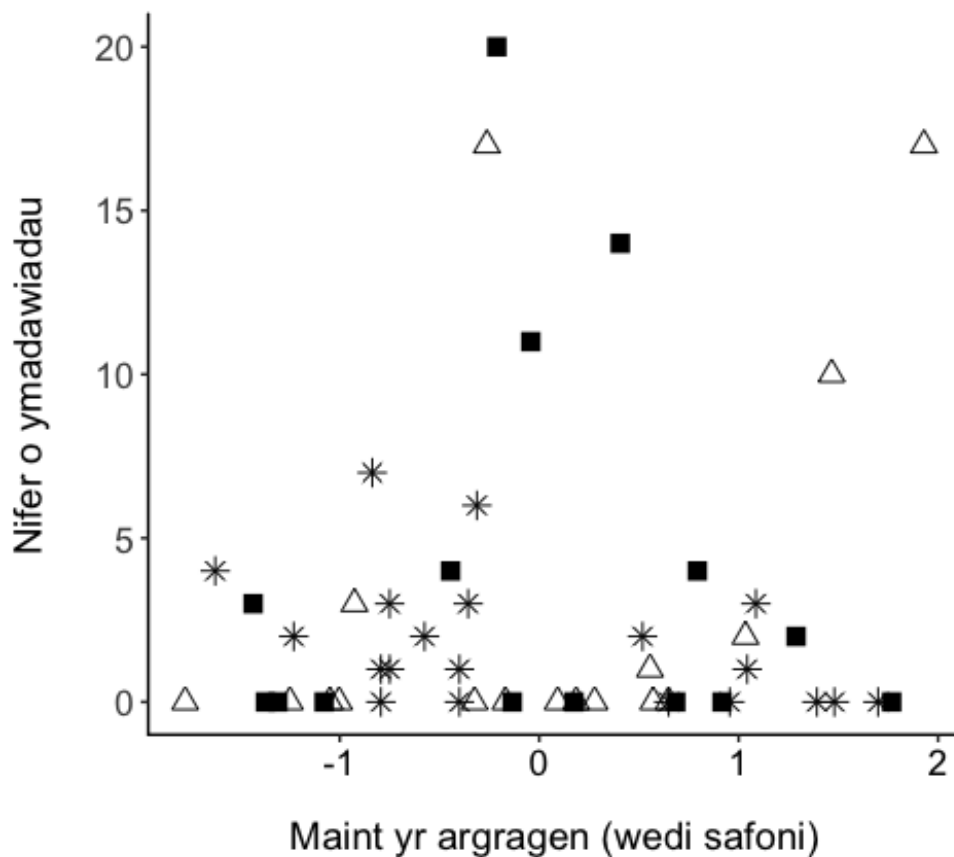
Ym mhecyn *gamlss* (Rigby a Stasinapolous 2005), defnyddiwyd modelau adiol cyffredinoleg ar gyfer lleoliad, maint a siâp (*generalised additive models for location, scale and shape*; cyfeirir at y modelau hyn fel modelau GAMLSS o hyn ymlaen) gyda dosraniad binomaidd negyddol wedi'u gymhwyso at sero (*zero adjusted negative binomial*; cyfeirir at y dosraniad fel ZANBI o hyn ymlaen) i brofi effaith rhywogaeth, maint yr argragen (wedi'i safoni) neu ryw ar duedd cimychiaid yr afon i adael y dŵr (nifer o ymadawiadau). Cynnwys y model dau bamedr; tebygolrwydd ac amllder yr ymddygiad. Defnyddiwyd model GAMLSS gyda dosraniad NO ('normal') i asesu effaith rhywogaeth, maint yr argragen (wedi'i safoni) a rhyw ar gyflymder cimychiaid yr afon wrth iddynt gerdded dros dir (cm e^{-1}). Lleihawyd y modelau GAMLSS ar sail Maen Brawf Wybodaeth Akaike. Cadarnhawyd tybiaeth o weddilleb a dosraniad normal drwy wiriad gweledol.

Ar gyfer Arbrawf 2 (unigolion vs. grwpiau), defnyddiwyd prawf rhestr arwyddedig Wilcoxon (fesul pâr) er mwyn asesu a oedd gwahaniaeth arwyddocaol rhwng y nifer o weithiau y bu i gimychiaid arwyddol yr afon adael y dŵr fel unigolion ac mewn grwpiau.

Yn ychwanegol, defnyddiwyd model GAMLSS gyda dosraniad gamma wedi'i gymhwyso at sero (*zero adjusted gamma*; cyfeirir at y dosraniad fel ZAGA o hyn ymlaen) er mwyn asesu a oedd cysylltiad rhwng maint yr argragen a rhyw ar y nifer o weithiau a wnaeth cimychiaid arwyddol yr afon adael y dŵr mewn grwpiau ($n = 80$). Cynnwys y model hwn term ar-hap 'Rhif grŵp', er mwyn rheoli gwahaniaethau rhwng y grwpiau yn ystadegol.

3.4 Canlyniadau

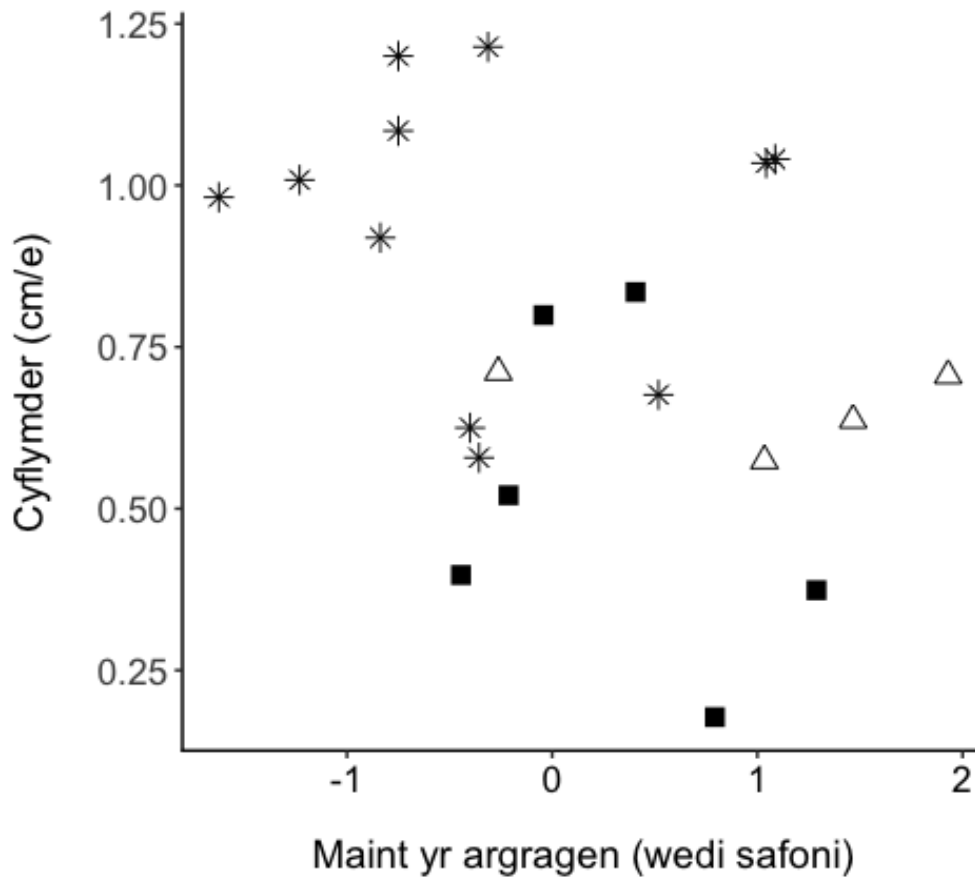
Yn ystod Arbrawf 1 (cymhariaeth rhywogaethau), symudodd mwy na hanner (65%) o gimychiaid crafanc wen yr afon (cynhenid) allan o'r dŵr o leiaf unwaith, tra yn achos y ddwy rywogaeth ymledol, 53% o gimychiaid coch y gors adawodd y dŵr a 46.6% o gimychiaid arwyddol yr afon. Er hyn, ar y cyfan, roedd y nifer o ymadawiadau gan gimychiaid yr afon ymledol (cimwch coch y gors: $t_{47} = 2.703$, $p = 0.009$; cimwch arwyddol yr afon: $t_{47} = 2.808$, $p = 0.007$; Ffig. 3.2) o'u cymharu â chimychiaid crafanc wen yr afon (cynhenid).



Ffigwr 3.2 – Nifer o weithiau ymadawodd cimychiaid crafanc wen yr afon (*Austropotamobius pallipes*, cynhenid *), cimychiaid coch y gors (*Procambarus clarkii*, ymledol, ■) a chimychiaid arwyddol yr afon (*Pacifastacus leniusculus*, ymledol, △) y dŵr dros gyfnod o 12 a. Cafodd maint yr argragen ei safoni (canolgyfartalog) o fewn y rhywogaethau.

Fesul pob ymadawiad, treuliodd cimychiaid coch y gors ar gyfartaledd 6 mun 26 e (cyfeiliornad safonol \pm 1 mun 56 e) allan o'r dŵr, tra gwariodd cimychiaid arwyddol yr afon 8 mun 38 e (\pm 6 mun 26 e) (pont 240 cm); treuliodd cimychiaid crafanc wen yr afon 2 mun 10 e (\pm 45 e) allan o'r dŵr (pont 120 cm).

O'r unigolion hynny a gerddodd pellter o 120 cm, roedd cimychiaid crafanc wen yr afon ($n = 11$) yn arwyddocaol gyflymach (cm e^{-1}) o'u cymharu â chimychiaid coch y gors ($n = 4$; $t_{17} = -2.452$, $p = 0.025$) a chimychiaid arwyddol yr afon ($n = 6$; $t_{17} = -4.204$, $p < 0.001$; Ffig. 3.3). Ni effeithiodd rhyw na maint argragen (wedi'i safoni) cimychiaid yr afon ar eu tueddiad i adael y dŵr, nac ar eu cyflymder wrth gerdded dros y bont.



Ffigwr 3.3 – Cyflymder (cm e^{-1}) cerdded cimychiaid crafanc wen yr afon (*Austropotamobius pallipes*, cynhenid *), cimychiaid coch y gors (*Procambarus clarkii*, ymledol, ■) a chimychiaid arwyddol yr afon (*Pacifastacus leniusculus*, ymledol, △) wrth gerdded allan o'r dŵr (dros bellter o 120 cm). Cafodd maint yr argragen eu safoni (canoli-cyfartalog) o fewn y rhywogaethau.

Yn ystod Arbrawf 2 (unigolion vs. grwpiau), mewn grwpiau, ymadawodd 33.8% o gimychiaid yr afon y dŵr o leiaf un waith; gwnaethant hynny 2.85 (± 2.58) o weithiau ar gyfartaledd. Ni effeithiodd maint yr argragen na rhyw ar yr ymddygiad hwn. Gadawodd cimychiaid yr afon y dŵr yn fwy aml pan gawsant eu hail-brofi fel unigolion (is-set, $n = 28$), o'u cymharu â phan eu profwyd mewn grwpiau (prawf rhestr arwyddedig Wilcoxon $V = 42$, $p = 0.032$). O'r unigolion hynny, gadawodd 57.1% y dŵr ar gyfartaledd 3.56 (± 2.71) gwaith.

3.5 Trafodaeth

Yn Arbrawf 1, cymharwyd tueddiad cimychiaid yr afon ymledol a chynhenid i wasgaru gan ymadael a'r dŵr. Am y tro cyntaf, dangoswyd bod cimychiaid crafanc wen yr afon yn medru gwasgaru dros y tir; ni profwyd hyn yn uniongyrchol cyn yr astudiaeth bresennol. Darganfuwyd bod canran uwch o gimychiaid crafanc wen yr afon cynhenid

wedi gadael y dŵr, ac roedd y rhywogaeth hon hefyd yn gyflymach wrth gerdded dros y tir o'u cymharu â'r cimychiaid yr afon ymledol. Fodd bynnag, ar y cyfan, roedd y nifer o ymadawiadau yn uwch ar gyfer y cimychiaid yr afon ymledol (cimychiaid coch y gors a chimychiaid arwyddol yr afon). Yn ogystal, yn ystod Arbrawf 2, gadawodd cimychiaid arwyddol yr afon y dŵr yn fwy aml pan gawsant eu profi yn unigol i gymharu â phan gawsant eu profi mewn grwpiau.

Yn Arbrawf 1, annisgwyl oedd darganfod bod canran uchel o gimychiaid crafanc wen yr afon wedi gadael y dŵr (o leiaf un waith) o'i gymharu â'r ddwy rywogaeth ymledol; hynny oherwydd ni chysidrir cimychiaid crafanc wen yr afon fel anifeiliaid sy'n dueddol o wasgaru dros y tir yn aml (Peay a Dunn 2014). Fodd bynnag, o'r cimychiaid yr afon hynny a wnaeth allfudo o'r dŵr yn ystod yr arbrawf hwn, symudodd y ddwy rywogaeth ymledol, ar gyfartaledd, yn fwy aml. Cytuna'r canlyniad hwn gyda gwaith blaenorol. Yn gyffredinol, credir bod rhywogaethau ymledol yn fwy goddefgar o wahaniaethau ac eithafion amgylcheddol (fel disychu) o'u cymharu â rhai cynhenid (Lenz et al. 2011; Bates et al. 2013; Lejeune et al. 2014). Er enghraifft, yng Ngogledd America, roedd cimychiaid yr afon cynhenid (*Orconectes neglectus chaenodactylus*) yn llai goddefgar o ddisychiad yn y labordy o'u cymharu â rhai ymledol (*Orconectes eupunctus*). Gall rhywogaethau ymledol ffynni o fewn ecosystemau dinesig eithafol o wahanol i rai naturiol, neu gynefinoedd sydd wedi'u dirywio gan weithgaredd dynol (Cadotte et al. 2017). Yn ogystal, dangosodd Lenz et al. (2011) bod infertebratau morol ymledol yn goroesi straen amgylcheddol (diffyg ocsigen, eithafion dymheredd a halltedd) yn well o'u cymharu â rhywogaethau tebyg cynhenid.

Mae cimychiaid coch y gors a chimychiaid arwyddol yr afon yn medru byw allan o'r dŵr a goroesi sychder am gyfnodau cymharol hir (Cruz a Rebelo 2007; Holdich et al. 2014; Banha a Anastácio 2014); bu cimychiaid coch y gors yn enwedig yn adnabyddus fel rhywogaeth sy'n gwasgaru dros y tir, gan ymestyn ei goroesiad trwy fyw mewn tyrchfeydd neu byllau dŵr, a bwydo ar blanhigion daearol (Grey a Jackson 2012; Ramalho a Anastácio 2015). Yn y dŵr, arddangos cimychiaid yr afon ymledol wasgariad pellach a gweithgarwch uwch, gan deithio dwywaith pellter cimychiaid crafanc wen yr afon (Bubb et al. 2006). O ran anifeiliaid eraill, er bod yn gyffredinol ddiffyg gwybodaeth ar allu cymharol anifeiliaid ymledol a chynhenid i wasgaru, dangosodd ychydig o waith blaenorol bod llwyddiant anifeiliaid ymledol yn gallu cael

ei gysylltu â'u gallu i wasgaru. Er enghraifft, yng ngogledd America, yn wahanol i fisglod cynhenid, gall y gragen las resog (*Dreissena polymorpha*) wasgaru yn gyflym ac yn bell pan fônt yng nghyfnod bywyd larfa, ac mae'r rhywogaeth hon hefyd yn medru cynhyrchu edeifion er mwyn atodi i wynebaw symudol (Johnson a Carlton 1996). Yn debyg, mae pysgod mosgitos (*Gambusia* spp.) ymledol hefyd yn fwy tebygol o wasgaru ac i symud ymhellach na rhywogaethau tebyg cynhenid (Rehage a Sih 2004). Ychwanega canlyniadau'r astudiaeth bresennol at y gronfa wybodaeth sy'n cymharu rhywogaethau ymledol a chynhenid.

O ran eu cyflymder wrth gerdded dros y tir, roedd cimychiaid arwyddol yr afon a chimychiaid coch y gors yn arafach, ond yn fwy o ran maint o'u cymharu â chimychiaid crafanc wen yr afon. Mae ymadael â'r dŵr yn ymddygiad peryglus i gimychiaid yr afon, a bydd symud a gwasgaru yn gyflymach yn lleihau'r tebygolrwydd o ddisychiant neu gael eu dal gan ysglyfaethwyr. Gall decapodau eraill gerdded ar y tir llawer yn gyflymach o'u cymharu â chimychiaid yr afon ($\sim 0.8 \text{ cm e}^{-1}$); cerdda crancod ysbryd o'r gewns *Ocypode* hyd at 2 m e^{-1} (Claussen et al. 2000). Ar y tir, ni all cimychiaid yr afon gyfeirio eu symudiadau tuag at ddyfroedd cyfagos (Marques et al. 2015) ac mae cyflymder cerdded yr anifeiliaid yn gostwng wrth iddynt ddisychu (Claussen et al. 2000). Dangosodd Claussen et al. (2000) bod cimychiaid rhydlyd yr afon (*Orconectes rusticus*) sy'n drymach yn cerdded yn fwy cyflym dros y tir, o ganlyniad i'w maint cymharol mwy a champau ehangach; ni welwyd y perthynas hon yng nghanlyniadau'r arbrawf presennol, ble roedd cimychiaid crafanc wen yr afon yn gyflymach wrth iddynt gerdded ar y tir, er iddynt fod yn llai mewn maint. Er i Claussen et al. (2000) ddarganfod canlyniadau i'r gwrthwyneb, posib bod hyn oherwydd iddynt gymharu cimychiaid yr afon o'r un rhywogaeth (h.y. cimychiaid rhydlyd yr afon) yn hytrach na rhywogaethau gwahanol eu maint, fel yn yr astudiaeth bresennol. Ar y tir, mae pwysau cimychiaid yr afon tua 400-600% yn fwy i gymharu â phan ydynt yn y dŵr (Pond 1975), ac felly gall cyflymder uwch y cimychiaid crafanc wen yr afon yn yr astudiaeth bresennol fod o ganlyniad i'w pwysau ysgafnach, ond camau mwy eang a adawodd iddynt gerdded ar y graean yn well (ni fesurwyd maint y camau, fodd bynnag).

Gall anifeiliaid unigol ymadael cynefinoedd i chwilio am eu cydryw, os bod byw mewn grŵp yn lleihau'r risg oddiwrth ysglyfaethwyr neu gynyddu'r gallu i chwilio am fwyd (Bowler a Benton 2005). Tuedda'r fritheg Glanville (*Melitaea cinxia*) i ymadael cynefin

pan fydd dwysedd y boblogaeth yn isel; credir i'r gloÿnnod byw hyn canfod dwysedd isel o'u cydryw fel arwydd bod y cynefin o safon wael, sy'n gyrru iddynt ymadael (Kuussaari et al. 1996). Caiff gwasgariad hefyd eu hybu gan newidiadau yn nwysedd poblogaeth nifer o infertebratau a fertebratau, ymhle all cystadleuaeth rhwng unigolion am adnoddau gynyddu'r nifer o anifeiliaid sy'n ymadael. Yn Arbrawf 2, profwyd tueddiad cimychiaid arwyddol yr afon i wasgaru dros y tir naill ai mewn grŵp neu fel unigolion (doedd dim modd gwneud yr arbrawf hwn ar y ddwy rywogaeth arall oherwydd diffyg niferoedd). Ymadawodd cimychiaid arwyddol yr afon y dŵr yn llai aml yn y grwpiau, o'u cymharu â phan gawsant eu profi fel unigolion. Roedd y grwpiau (wyth unigolyn) tua dwysedd uchel boblogaethau ymledol (Guan a Wiles 1997), ac felly gallwn ragdybio bod cimychiaid yr afon yn llai tebygol o wasgaru dros y tir pan fyddant mewn poblogaethau dwys. Gan eu bod yn anifeiliaid ymosodol iawn (e.e. James et al. 2015a), sefydla cimychiaid arwyddol yr afon hierarchaeth goruchafiaeth trwy ryngweithiadau cystadleuol, gyda'r unigolion cryfaf yn ennill adnoddau megis lloches a bwyd (Vorbürger a Ribí 1999; Ahvenharju a Ruohonen 2007; Martin a Moore 2008), a'r rhai gwan yn cael eu gwthio tuag at ymylon y cynefin (Hudina et al. 2014). Gyda hynny, mae'n annhebygol bod yr unigolion arwahanedig a brofwyd yma wedi ymadael â'r dŵr yn fwy aml er mwyn ceisio darganfod eu cydryw. Rheswm mwy tebygol am y canlyniad hwn yw bod y cimychiaid yr afon yn llai gweithgar ac wedi gwario llai o amser yn archwilio'r arenau ym mhresenoldeb cimychiaid yr afon eraill, gan iddynt wario fwy o amser yn rhyngweithio gydag unigolion arall yn y grŵp dros y cyfnod hwn (er ni fesurwyd hyn yn ystod yr arbrawf hwn). O ganlyniad, mae'n debygol bod y cimychiaid yr afon wedi cael fwy o amser i archwilio'r arenau, ac i gerdded allan o'r dŵr pan oeddent ar eu pennau eu hunain, i gymharu â phan gawsant eu profi mewn grwpiau. Mae angen profi, felly, dilysrwydd y canlyniad hwn mewn sefyllfa naturiol.

Yn yr astudiaeth bresennol, am y tro cyntaf, cymharwyd tueddiad cimychiaid yr afon cynhenid ac ymledol i wasgaru dros y tir. Dangosodd yr arbrofion bod cimychiaid yr afon cynhenid ac ymledol yn medru allfudo o'r dŵr a gwasgaru dros y tir, er tuedda unigolion y rhywogaethau ymledol wneud hynny tua thair gwaith yn fwy aml, ar gyfartaledd. Ychwanega hyn at dystiolaeth bod rhywogaethau ymledol yn gwasgaru yn well o'u cymharu â rhywogaethau cynhenid cyffelyb. Crea cimychiaid yr afon ymledol broblem os byddant yn ymadael a'r dŵr mewn ymateb i ymdrechion rheolaeth (e.e. lleihau lefel y dŵr a gosod gwenwyn), gan iddynt bron a sicrhau eu hail-cyflwyno

ar ôl cerdded nôl i'r dŵr (Peay a Dunn 2014). Bu unigolion sy'n gadael y dŵr hefyd yn fwy tebygol o ddianc o lynnoedd dyframaeth a cherdded dros y tir i ddyfroedd dŵr croyw cyfagos (Holdich et al. 2014; Marques et al. 2015). Yn ogystal, gall cerdded dros y tir galluogi i gimychiaid yr afon ymledol symud dros goredau, rhaedrau a rhwystrau eraill yn y dŵr.

Dangosodd yr arbrawf hwn hefyd y dylid cysidro y gall cimychiaid yr afon gynhenid gerdded allan o'r dŵr pan fyddant yn cael eu magu fel rhan o raglenni cadwraeth, er enghraifft, pan gaiff cimychiaid crafanc wen yr afon eu harwahanu i arch-safleoedd (Holdich et al. 2014). Mae'r safleoedd hyn yn llynnoedd sydd prin yn cael eu defnyddio gan bobl ac sydd ymhell o ddyfroedd croyw arall, hynny er mwyn lleihau'r risg o drosglwyddo pla cimychiaid yr afon. O ganlyniad, does dim cyfle i gimychiaid crafanc wen yr afon sydd yn gwasgaru dros y tir i ddarganfod cynefinoedd dyfrol newydd, er posibil iddynt geisio gadael y dŵr a disychu neu gael eu hysglyfaethu. Hyd yn hyn, does dim astudiaeth sydd wedi asesu'r rhywogaeth hon o ran ei gallu i wasgaru dros y tir yn y maes, ond, dyma gam nesaf y gwaith presennol. Yn gyffredinol, amlyga arbrofion yr astudiaeth hon bwysigrwydd deall gwahanol ffyrdd o wasgaru gan anifeiliaid, a dylid cymryd y gwaith hwn mewn i ystyriaeth wrth geisio rheoli poblogaethau ymledol, yn ogystal â rhai cynhenid.

Pennod 4: Gwasgariad cimychiaid yr afon dros y tir yn ystod cyfnodau bywyd bregus

Caiff llawysgrif ei haddasu o'r bennod hon, a'i chyflwyno i gyfnodolyn: Aquatic Conservation: Marine and freshwater ecosystems: Thomas, J. R., Fisher, J., Griffiths, S. W., Cable, J. Terrestrial dispersal of invasive signal crayfish during vulnerable life stages.

JRT ysgrifennodd y llawysgrif. Casglwyd y data mewn cydweithrediad â JF. Cyfrannodd SWG a JC drwy oruchwilio'r gwaith a sylwi ar y llawysgrif.

4.1 Crynodeb

Dibynna llwyddiant rhywogaethau ymledol ar y nifer ac amllder o 'gyflwyniadau' i gynefinoedd newydd, yn ogystal â gallu organebau i wasgaru yn ystod gwahanol gyfnodau bywyd. Yn achos decapodau dyfrol fel cimychiaid yr afon, gallant wasgaru drwy adael y dŵr, cerdded dros y tir a chanfod cynefin dŵr croyw newydd. Yn y rhan fwyaf o achosion, bydd angen o leiaf dau unigolyn (benyw a gwryw) i wasgaru a llwyddo canfod cynefin addas newydd er mwyn sefydlu poblogaeth lwyddiannus. Ar y llaw arall, gall un cimwch yr afon beichiog cyflwyno cannoedd o'u hepil i gynefin cyfagos. Er hyn, bodola diffyg gwybodaeth ar dueddiad cimychiaid yr afon i wasgaru dros y tir pan fyddant yn feichiog. Yn ogystal, mae'n aneglur i ba raddau bydd cimychiaid yr afon yn debygol o wasgaru dros y tir pan fyddant yn ifanc a bach eu maint. Yn yr astudiaeth hon, cynhaliwyd dau arbrawf: cymharwyd tueddiad cimychiaid arwyddol yr afon (*Pacifastacus leniusculus*) beichiog a heb wyau i wasgaru dros y tir, tra yn Arbrawf 2, aseswyd gallu cimychiaid arwyddol yr afon ifanc i adael y dŵr. Darganfuwyd bod dim gwahaniaeth arwyddocaol yn nhueddiad cimychiaid yr afon beichiog a heb wyau i adael y dŵr. Yn ogystal, ni adawodd cimychiaid yr afon ifanc y dŵr os oeddent yn llai na ~16 mm (hyd yr argragen). Dyma'r astudiaeth gyntaf i asesu tueddiad cymharol cimychiaid yr afon beichiog a heb wyau i wasgaru dros y tir ag i asesu gallu cimychiaid yr afon ifanc i adael y dŵr. Trafodir goblygiadau'r canlyniadau hyn ar gyfer rheoli cimychiaid yr afon ymledol.

4.2 Cyflwyniad

Wrth i rywogaethau ymledu i gynefinoedd newydd, bydd y tebygolrwydd iddynt lwyddo i gytrefu yn dibynnu ar y nifer o unigolion sydd yn cael eu cyflwyno ac yn goroesi yn y cynefin newydd (pwysau epilol) (Sakai et al. 2001; Lockwood et al. 2005). Mewn rhai achosion, bydd angen nifer o gyflwyniadau gwahanol i gynefin cyn i'r rhywogaeth allu

sefydlu poblogaeth. Er enghraifft, llwyddodd y drudwy (*Sturnus vulgaris*) ac aderyn y to (*Passer domesticus*) i ymledu ar draws Gogledd America dim ond ar ôl nifer o gyflwyniadau gwahanol (Sakai et al. 2001). Yn debyg, dangosodd Britton a Gozlan (2013) bod angen 11 pâr o lyfrothod uwchsafn (*Pseudorasbora parva*) i gyrraedd trothwy tebygolrwydd 95% bod y cyflwyniad yn un llwyddiannus (h.y. bod y boblogaeth yn sefydlu). Bydd tebygolrwydd rhywogaeth i gytrefu mewn cynefin newydd yn dibynnu ar y nifer o gyflwyniadau gwahanol, ond hefyd y nifer o unigolion sydd yn cael eu cyflwyno ar yr un pryd. Dangosodd Sinclair ac Arnott (2016) bod cyflwyno nifer o'r berdys codog (*Hemimysis anomala*) ar yr un pryd yn fwy tebygol o sefydlu poblogaeth ymledol i gymharu â phan roedd nifer bychan yn cael eu cyflwyno yn fwy aml. Gellir rhagdybio, felly, bod cyflwyno unigolion sydd yn feichiog, neu'n cario epil yn chwarae rôl allweddol wrth i rywogaeth ymledu a chytrefu ardal newydd, gan i'r unigolion hynny cynrychioli nifer luosog o organebau.

Mae'n bosib i oedran organebau ymledol effeithio ar eu gallu i wasgaru, ac o ganlyniad eu llwyddiant yng nghyfeirioedd dieithr. Roedd anifeiliaid o ffylwm y Bryosoa yn fwy tebygol o oroesi yn nŵr balast a setlo mewn cynefin newydd pan oeddent yn llai nag wythnos oed (Schimanski et al. 2017). Yn ogystal, gall strategaethau gwasgaru anifeiliaid newid yn ystod gwahanol gyfnodau bywyd. Er enghraifft, bydd anifeiliaid fel pryfed, gölynnod byw a gwyfynod yn fwy tebygol o wasgaru ymhell fel oedolion sydd yn hedfan i gymharu â phan fyddant yng nghyfnod bywyd larfa. Bu rhai ymledwyr yn wasgarwyr enwedig o dda yn ystod pob cyfnod bywyd. Er enghraifft, mae'r gragen las resog (*Dreissena polymorpha*), sydd yn rhywogaeth ymledol hynod o lwyddiannus, yn medru gwasgaru ymhell ac yn gyflym yn ystod cyfnod bywyd larfa planctonaidd, ond hefyd mewn ffordd wahanol pan fyddant yn oedolion sy'n glynu wrth wynebau symudol (Johnson a Carlton 1996).

Bu cimychiaid yr afon yn ddecapodau ymledol llwyddiannus (gweler Pennod 2), hynny i raddau oherwydd eu ffrwythlondeb, goddefgarwch ffisiolegol a'r rhwyddineb o'u symud o un man i'r llall (Gherardi 2010; Westhoff a Rosenberger 2016) gan iddynt gael eu cludo i ddyfroedd newydd gan bysgotwyr neu anifeiliaid (Anastácio et al. 2014), ond hefyd ei gallu i ymadael â'r dŵr a cherdded dros y tir (gweler Pennod 3). Effeithia gimychiaid yr afon ymledol yn uniongyrchol ar yr holl gadwyn fwyd; er enghraifft, drwy leihau dwysedd macroinfertebratau a physgod, biomas planhigion y

dŵr, a goroesedd amffibiaid (James et al. 2014). Arweinia cimychiaid yr afon hefyd at gynnydd arwyddocaol yng nghyfradd prosesau dadelfennu (Lodge et al. 2000; James et al. 2014). Ym Mhrydain, er bod nifer o rywogaethau o gimychiaid yr afon wedi'u cyflwyno, cimychiaid arwyddol yr afon (*Pacifastacus leniusculus*) sy'n fwyaf cyffredin (Holdich et al. 2014). Trwy gystadlu am adnoddau a lledu clefydau, achosodd cimwch arwyddol yr afon colledion dramatig ym mhoblogaethau'r rhywogaeth gynhenid, cimwch crafanc wen yr afon (*Austropotamobius pallipes*) (Holdich et al. 2009b). O ganlyniad yr effeithiau negyddol hyn, credir i gimychiaid arwyddol yr afon gostio dros £2.7 miliwn yn flynyddol ym Mhrydain i'w rheoli (Williams et al. 2010).

Ar ôl cyfnod gori, ym Mhrydain, bydd wyau cimychiaid arwyddol yr afon yn deor rhwng mis Mawrth a diwedd Gorffennaf, gyda channoedd o gimychiaid yr afon ifanc yn deor ar yr un pryd. Gall yr unigolion ifanc hynny wasgaru wrth noflithro i lawr yr afon yn ystod llif uchel, ond gallant hefyd gael eu cludo i gynefinoedd newydd (hyd at 150 km) gan lynu wrth blu adar y dŵr (Anastácio et al. 2014). Serch hynny, dioddefa cimychiaid yr afon ifanc cyfradd marwolaeth uchel oherwydd ysglyfaethwyr megis pysgod, larfau pryfed a chimychiaid yr afon aeddfed (Holdich et al. 2014), ac felly mae'n fuddiol iddynt allu gwasgaru a symud oddi wrth y pryderon hyn. Tra bod cimychiaid yr afon aeddfed wedi'u recordio yn symud dros y tir (gweler Penodau 3 a 5), mae'n aneglur os ydy cimychiaid yr afon ifanc yn medru ymddwyn yn y fath ffordd.

Bu rhai unigolion o fewn poblogaethau yn fwy parod i wasgaru na rhai eraill, a gall hyn ddibynnu ar gyfnod eu bywyd atgenhedlol (Bowler a Benton 2005). O ran adar, gall gwasgariad cael ei gyrru gan fethiant atgynhyrchu; roedd gwennoliaid coed America (*Tachycineta bicolor*) a fethodd atgynhyrchu, tua deg gwaith yn fwy tebygol o wasgaru yn ystod y flwyddyn ganlynol o'u cymharu ag unigolion a oedd yn llwyddiannus. O ran y Decapoda, mae symud allan o'r dŵr a gwasgaru dros y tir yn galluogi cimychiaid yr afon i oroesi yn sgil sychder neu newidiadau hinsoddol eraill, gan hefyd hwyluso'u gallu i gytrefu cynefinoedd newydd (Cruz a Rebelo 2007; Grey a Jackson 2012). Er mwyn gallu sefydlu poblogaeth newydd, byddai angen i nifer o gimychiaid yr afon unigol ymadael â'r dŵr, cerdded dros y tir, a chyrraedd cynefin dŵr croyw addas, cyfagos, gan osgoi bygythiadau megis ysglyfaethwyr a disychiad. Er hyn, mae'n bosib i gimychiaid yr afon beichiog (h.y. sy'n cario wyau ar yr abdomen) benywaidd ehangu'r boblogaeth yn sylweddol, os byddant yn gwasgaru yn y fath ffordd. Cluda cimychiaid

arwyddol yr afon benywaidd rhwng 200-400 o wyau ar y tro, sydd yn cael eu gori am ryw 6 fis cyn iddynt ddeor (Holdich et al. 2014), ac felly mae cyfnod hir i'r cimychiaid yr afon benywaidd hyn allu cerdded dros y tir a chyflwyno cannoedd o'u disgynyddion i gynefin newydd. A dweud hynny, aneglur yw tueddiad cimychiaid yr afon beichiog i ymadael â'r dŵr o'u cymharu ag unigolion sydd ddim yn cario wyau.

Rhannwyd yr astudiaeth hon i ddau arbrawf. Anelodd Arbrawf 1 i gymharu tueddiad cimychiaid arwyddol yr afon beichiog neu heb wyau i ymadael â'r dŵr a'u cyflymder wrth gerdded dros y tir, tra brofodd Arbrawf 2 tueddiad cimychiaid arwyddol yr afon ifanc i ymadael â'r dŵr. Rhagdybir bod cimychiaid yr afon heb wyau yn fwy tueddol o wasgaru dros y tir, tra ni ddisgwylir i gimychiaid yr afon ifanc i wasgaru dros y tir.

4.3 Methodoleg

4.3.1 Nodyn moesegol

Yn ystod yr arbrofion hyn, dilynwyd canllawiau sefydliadol a chenedlaethol (Animals Scientific Procedures Act 1986) o ran gofalu am, a defnyddio anifeiliaid ar gyfer ymchwil. Casglwyd cimychiaid yr afon o'r trapiau bob dydd o dan drwydded Cyfoeth Naturiol Cymru (rhif y drwydded: CE068-N-315). Fel rhywogaeth ymledol, cafodd pob cimwch yr afon ei rhewi (-20°C) ar ddiwedd yr arbrofion, yn unol â Deddf Bywyd Gwyllt a Chefn Gwlad, 1981.

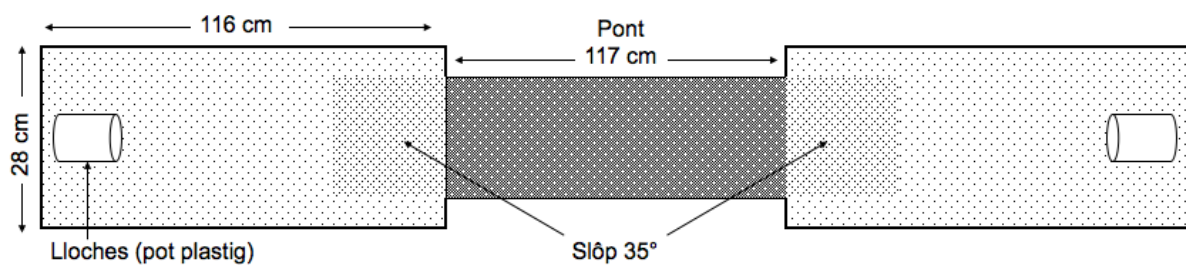
4.3.2 Casglu a chynnal anifeiliaid

Casglwyd cimychiaid arwyddol yr afon (*Pacifastacus leniusculus*) ifanc (n = 17) o Afon Bachawy, Painscastle, Llanfair ym Muallt, Cymru yn ystod yr Haf 2014 gan ddefnyddio rhwydi. Amrywiodd hyd argragen y cimychiaid yr afon rhwng 8.5 - 26.5 mm, ac amcangyfrir oedran y cimychiaid yr afon rhwng 0+ a 2 mlwydd oed. Casglwyd cimychiaid arwyddol yr afon beynwaidd, beichiog (n = 10) a heb wyau (n = 7) o lyn preifat yn yr un dalgylch trwy ddefnyddio trapiau silindrog (Trappy Traps, Collins Nets Ltd., Dorset, Lloegr) dros gyfnod o wythnos yn ystod Gwanwyn 2014. Roedd maint argragen cimychiaid yr afon beichiog rhwng 32.4 - 54.2 mm (44.1 mm ar gyfartaledd) a cimychiaid yr afon heb wyau rhwng 42.0 - 51.1 mm (47.4 mm ar gyfartaledd). Er nid oedd yn bosib cyfrifo'r wyau ar abdomen cimychiaid yr afon beichiog, roeddent yn cario > 100 o wyau yr un.

Cludwyd yr anifeiliaid i labordy dyfrol Prifysgol Caerdydd, lle cawsant eu cynnal mewn tanciau a oedd yn cynnwys 70 L o ddŵr di-glorin ($13^{\circ}\text{C}\pm 1$) am o leiaf pythefnos cyn i'r arbrofion ddechrau. Ychwanegwyd 2 cm o raean a llochesi (potiau plastig) i'r tanciau, a bwydwyd y cimychiaid yr afon yn ddyddiol gyda phys rhewedig a *Tubifex*. Newidiwyd 50% o'r dŵr yn wythnosol er mwyn cynnal safon ddŵr da yn y tanciau.

4.3.3 Arbrawf 1 – Cimychiaid yr afon beichiog / heb wyau

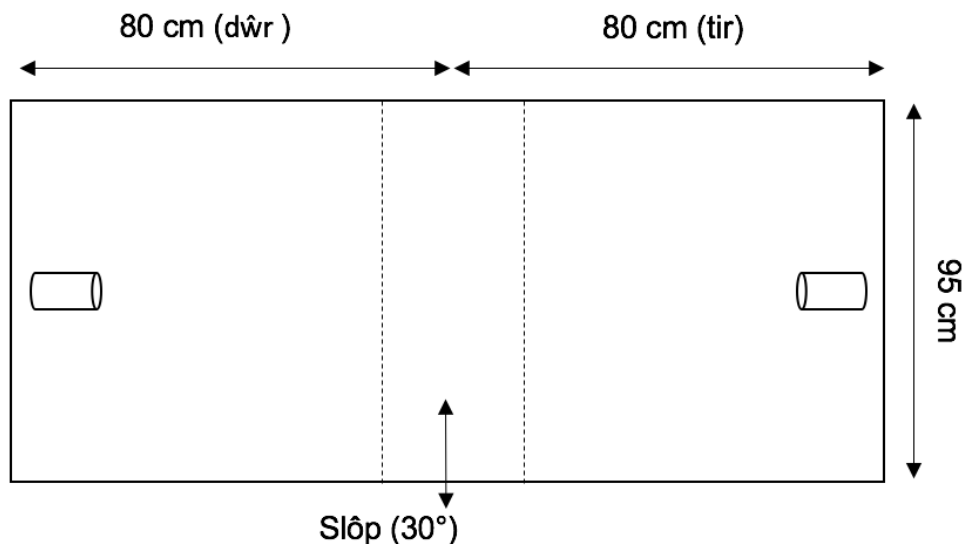
Aseswyd tueddiad cimychiaid yr afon benywaidd o fewn arena a oedd yn cynnwys dau danc (H 120 cm x LI 28 cm x D 25 cm) wedi'u cysylltu gan bont (H 120 cm) a gogwydd graean (35°) a oedd yn arwain allan o'r dŵr i'r bont (Ffig. 4.1). Cafodd y tanciau eu llanw gyda dŵr di-glorin i ddyfnder o 20 cm (roedd tua 3 cm o'r slôp allan o'r dŵr). Mesurwyd maint argragen y cimychiaid yr afon am tua 10:00, cyn eu rhoi yn yr arena i setlo ar hyd y dydd. Rhoddwyd cimwch yr afon yn un o'r tanciau (newidiwyd y tanc bob yn ail brawf) a throwyd y goleuni bant yn awtomatig am 22:00; casglwyd data ar eu hymddygiad hyd 08:00 y diwrnod dilynol (10 awr). Newidiwyd y dŵr cyn y prawf dilynol ar gimwch yr afon arbrofol wahanol.



Ffigwr 4.1 – Arena arbrofol a ddefnyddiwyd i asesu ymddygiad cimychiaid arwyddol yr afon (*Pacifastacus leniusculus*) benywaidd (beichiog a heb wyau). Cafodd dau danc eu cysylltu gan bont a oedd yn caniatáu i gimychiaid yr afon gerdded allan o'r dŵr a chroesi i'r tanc arall. Roedd 2 cm o raean yn y tanciau (arlliwio golau) a oedd yn ffurfio slôp (30°) allan o'r dŵr yn arwain i'r bont, a oedd hefyd wedi'i gorchuddio â graean (arlliwio dywyll).

4.3.4 Arbrawf 2 – Cimychiaid yr afon ifanc

Er mwyn asesu ymddygiad cimychiaid arwyddol yr afon ifanc, rhoddwyd un cimwch yr afon ar y tro ($n = 17$) yn yr arena (Ffig. 4.2). Defnyddiwyd graean i greu slôp tuag at ganol yr arena, er mwyn i'r cimychiaid yr afon gael hanner arena a oedd o dan y dŵr, a hanner a oedd yn 'sych'. Roedd lloches (tiwb PVC) o fewn y dŵr ac ar y tir (Ffig. 4.2).



Ffigwr 4.2 – Arena arbrofol a ddefnyddiwyd i asesu ymddygiad cimychiaid arwyddol yr afon (*Pacifastacus leniusculus*) ifanc o ran eu symudiadau allan o'r dŵr. Roedd lloches (tiwb PVC) yn y dŵr ac ar y tir.

Mesurwyd y cimychiaid yr afon (maint yr argragen) am tua 10:00, cyn eu rhoi yn yr arenau priodol i ymaddasu ar hyd y dydd. Yna, diffoddwyd y golau yn awtomatig am 20:00; recordiwyd eu hymddygiad hyd 08:00 trannoeth (12 awr). Yn dilyn bob prawf, cafodd y cimychiaid yr afon ifanc eu symud o'r arena a newidiwyd y dŵr, cyn i'r prawf nesaf ddechrau am 10:00.

4.3.5 Dadansoddiad ystadegol

Defnyddiwyd meddalwedd R ar gyfer pob dadansoddiad ystadegol (R Core Team 2017). Profwyd y cimychiaid yr afon unwaith yr un.

Ar gyfer Arbrawf 1 (cimychiaid yr afon benywaidd / heb wyau), cyfrifwyd y nifer o ymadawiadau a'r amser a wariwyd allan o'r dŵr drwy dadansoddi'r data fideo. Hefyd, recordiwyd yr amser a gymerwyd iddynt groesi'r bont gyfan (h.y. 120 cm), er mwyn gallu amcangyfrif cyflymder symud dros y tir. Defnyddiwyd Modelau Llinol Cyffredin (MLIC) gyda dosraniad *poisson* a linc *log* i asesu a oedd maint yr argragen neu 'statws' (h.y. beichiog / ddim yn feichiog) wedi effeithio'n arwyddocaol ar y nifer o ymadawiadau o'r dŵr neu'r amser a wariwyd ar y tir. Dadansoddiwyd data ar yr amser a wariwyd gan y cimychiaid yr afon yn y llochesi gan ddefnyddio MLIC arall, ond y tro hwn gyda dosraniad *gaussian* a linc *identity*. Cymharwyd cyflymder cyfartalog cerdded dros y bont cimychiaid yr afon beichiog / heb wyau trwy brawf Mann-Whitney.

Ar gyfer Arbrawf 2 (cimychiaid yr afon ifanc), cyfrifwyd y nifer o ymadawiadau a'r amser a wariwyd allan o'r dŵr drwy dadansoddi'r data fideo. Yn ogystal, nodwyd a wariodd y cimychiaid yr afon amser yn y lloches a oedd allan o'r dŵr. Defnyddiwyd dadansoddiad atchwel i asesu a oedd cydberthynas rhwng maint yr argragen a'r nifer o ymadawiadau o'r dŵr neu'r amser a wariwyd allan o'r dŵr.

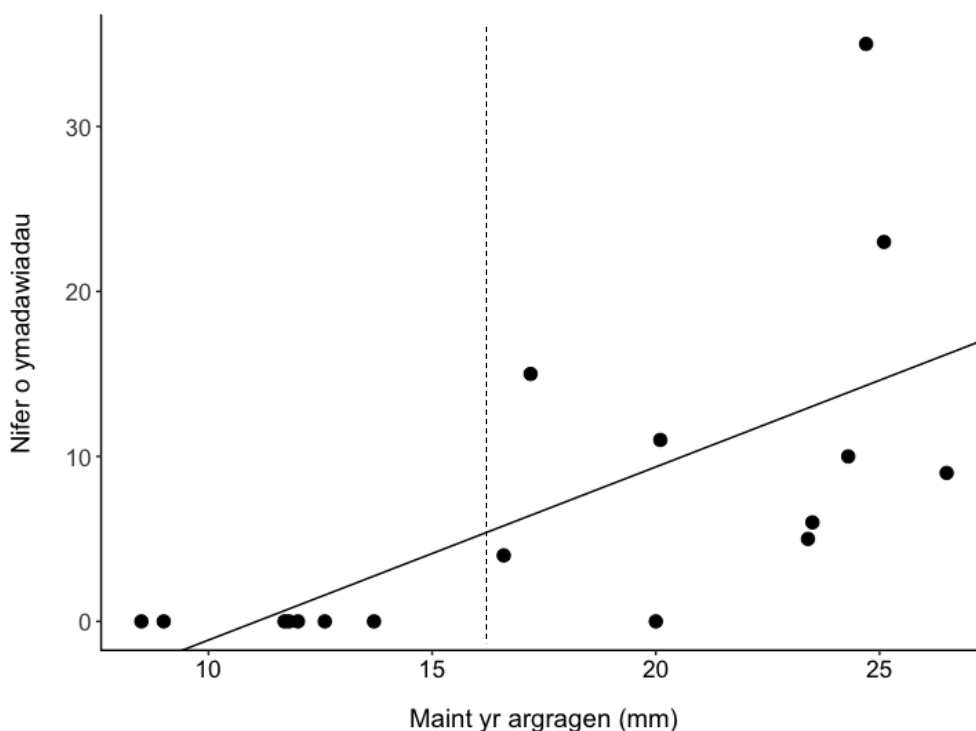
4.4 Canlyniadau

4.4.1 Arbrawf 1 - Cimychiaid yr afon beichiog / heb wyau

Ymadawodd cimychiaid arwyddol yr afon beichiog y dŵr 6.9 (± 2) gwaith ar gyfartaledd dros 8 a, gan dreulio 2 mun 15 e (± 20 e) allan o'r dŵr bob tro; ymadawodd yr unigolion heb wyau 9.4 (± 3.3) gwaith a threulio 2 mun 4 e (± 11 e) y tro allan o'r dŵr. Doedd dim gwahaniaeth arwyddocaol yn y nifer o ymadawiadau o'r dŵr ($F_{1,11} = 0.519$, $p = 0.482$), yr amser a wariwyd allan o'r dŵr ($F_{1,14} = 0.120$, $p = 0.734$) nac yr amser a wariwyd o fewn lloches ($F_{1,15} = 0.001$, $p = 0.980$) rhwng cimychiaid yr afon beichiog a heb wyau. Doedd dim cysylltiad arwyddocaol chwaith rhwng maint yr argragen â'r nifer o ymadawiadau o'r dŵr ($F_{1,14} = 0.266$, $p = 0.614$), amser allan o'r dŵr ($F_{1,14} = 1.284$, $p = 0.275$) nac yr amser a wariwyd o fewn lloches ($F_{1,15} = 2.315$, $p = 0.149$). O'r unigolion hynny a groesodd y bont (120 cm), cerddodd cimychiaid yr afon heb wyau ychydig yn gyflymach (0.930 cm e^{-1}) o'u cymharu ag unigolion beichiog (0.712 cm e^{-1}), er roedd y gwahaniaeth hwn ddim yn ystadegol arwyddocaol (Prawf Wilcoxon: $W = 8$, $p = 0.073$).

4.4.2 Arbrawf 2 - Cimychiaid yr afon ifanc

Dros gyfnod o 12 a, symudodd 53% o gimychiaid arwyddol yr afon ifanc allan o'r dŵr; roedd cysylltiad positif rhwng maint yr argragen a thueddiad i adael y dŵr (Ffig. 4.3; $t_{15} = 3.408$, $p = 0.004$) yn ogystal â'r amser a wariwyd allan o'r dŵr ($t_{15} = 2.942$, $p = 0.010$). Ymadawodd 90% o gimychiaid yr afon ifanc a oedd yn fwy na 13.7 mm y dŵr o leiaf un waith (Ffig. 4.3). Roedd y cimwch yr afon lleiaf i adael y dŵr 16.6 mm mewn maint (yr argragen); gadawodd y dŵr bedair gwaith a gwario 2 mun 18 e allan o'r dŵr. Doedd dim cysylltiad rhwng maint yr argragen a'r amser treuliodd y cimychiaid yr afon ifanc allan o'r dŵr ($t = 36$, $p = 0.737$). Treuliodd y cimychiaid yr afon hynny a adawodd y dŵr o leiaf un waith ($n = 9$), 2 mun 20 e (± 10 e), allan o'r dŵr ar gyfartaledd, gan ymadael 13.1 (± 3.4) gwaith ar gyfartaledd dros gyfnod o 12 a. Ni threuliodd y cimychiaid yr afon ifanc amser yn y lloches allan o'r dŵr.



Ffigwr 4.3 – Nifer o ymadawiadau o’r dŵr gan gimychiaid arwyddol yr afon (*Pacifastacus leniusculus*) ifanc dros 12 a. Symudodd unigolion < 16.6 mm (maint yr argragen) i arwyneb y dŵr, ond nid ar y tir. Dynodir dadansoddiad atchwel y data gan linell ddu ($R^2 = 0.400$). Dynodir y llinell ddotiog trothwy maint y cimychiaid yr afon cyn iddynt adael y dŵr.

4.5 Trafodaeth

Dangosodd yr astudiaeth hon bod maint (ac felly, oedran) yn ffactor allweddol sy’n effeithio ar dueddiad cimychiaid yr afon i wasgaru drwy gerdded allan o’r dŵr yn ystod cyfnod bywyd cynnar; ni symudodd cimwch yr afon a oedd llai na 16.6 mm o ran maint yr argragen allan o’r dŵr o gwbl. Awgryma hyn bod ‘trothwy’ maint i’w cyrraedd cyn i’r anifeiliaid allu gwasgaru dros y tir, a bod cimychiaid yr afon llai na’r trothwy maint hyn yn medru gwasgaru yn y dŵr yn unig, gan iddynt ddynesu at arwyneb y dŵr, heb gerdded ar y tir. Roedd perthynas bositif rhwng y nifer o ymadawiadau o’r dŵr a maint yr argragen. Ni welwyd gwahaniaeth arwyddocaol yn nhueddiad cimychiaid yr afon beichiog a rhai heb wyau i ymadael â’r dŵr ac archwilio cynefinoedd daearol.

Mae gwasgaru yn ffactor bwysig sy’n effeithio ar lwyddiant poblogaethau a rhywogaethau, yn enwedig yn ystod cyfnodau bywyd cynnar (Johnson a Carlton

1996). Er enghraifft, mae crwbanod môr gwyrdd (*Chelonia mydas*) yn dibynnu ar gyfnod nofio parhaus am nifer o ddyddiau ar ôl iddynt adael eu traeth geni, hynny er mwyn iddynt wasgaru yn llwyddiannus a chyrraedd y môr agored (Okuyama et al. 2009). I gramenogion dyfrol, mae gwasgaru dros y tir yn ymddygiad hynod o beryglus oherwydd y risg uchel iddynt gael eu disychu neu ysglyfaethu (Bubb et al. 2008). Er hyn, ceir tystiolaeth bod gwasgariad dros y tir yn chwarae rôl bwysig yn ystod ymlediant llwyddiannus decapoda ymledol. Mae cimychiaid coch y gors (*Procambarus clarkii*) a chimychiaid brith yr afon (*Procambarus fallax cf. virginialis*) yn gwasgaru dros y tir yn aml (Chucholl et al. 2012; Grey a Jackson 2012), yn enwedig yn sgil newidiadau amgylcheddol sydyn fel draenio caeau padi reis (Ramalho a Anastácio 2015). Dangosodd yr astudiaeth bresennol bod maint cimychiaid yr afon ifanc (ac yn gysylltiedig â hynny, eu hoedran), yn arddweud cychwyn ymddygiad ymadael a'r dŵr. Roedd maint argragen yr unigolyn lleiaf a adawodd y dŵr yn 16.6 mm, ac mae'r canlyniad hwn yn cyfateb yn agos gyda chanlyniadau astudiaeth flaenorol Ramalho a Anastácio (2015); yn yr astudiaeth honno, arsylwyd bod cimychiaid coch y gors aeddfed yn symud dros y tir, ac er bod unigolion llai na 16 mm (hyd yr argragen) yn bodoli yn y dŵr, ni welwyd yr unigolyn hynny yn gwasgaru yn yr un modd. Effeithir symudiadau cramenogion ar y tir yn sylweddol gan dymheredd a lleithder yr aer; caiff cyflymder cerdded cimychiaid yr afon eu haneri am bob 10% o ddisychiad (yn 25°C); oherwydd anweddiad dŵr o'r corff (Claussen et al. 2000). Awgryma canlyniadau'r astudiaeth hon bod cimychiaid yr afon ifanc yn cyrraedd trothwy maint o ~ 16 mm o ran maint yr argragen cyn iddynt allu gadael y dŵr a gwasgaru dros y tir; cyn hynny, byddant yn dueddol o wasgaru o fewn y dŵr yn unig. Rheswm posib am hyn yw bod arwynebedd arwyneb y corff yn gymharol uchel pan fyddant yn llai na'r trothwy maint, ac yn cynyddu'r risg o ddisychiad yn sylweddol (Claussen et al. 2000).

Doedd dim gwahaniaeth arwyddocaol yn nhueddiad cimychiaid yr afon benywaidd i wasgaru dros y tir os oeddent yn feichiog neu beidio. Mewn poblogaethau gwyllt, er enghraifft yn yr Afon Lee, bu cymhareb cyfartal o gimychiaid arwyddol yr afon benywaidd a gwrywaidd (Almeida et al. 2013). Dangosodd gwaith blaenorol bod symud dros y tir yn ymddygiad weddol aml ymysg cimychiaid yr afon benywaidd heb wyau; er enghraifft, yn astudiaeth Ramalho ac Anastácio (2015), o'r cimychiaid coch y gors hynny a wasgarodd dros y tir, roedd tua thraean ohonynt yn fenywaidd, ond dim ond degfed rhan o'r rheini oedd yn cario wyau neu egin a oedd newydd ddeor.

Mae cimychiaid yr afon ymledol yn tueddu i gario mwy o wyau o'u cymharu â rhywogaethau cynhenid. Dangosodd Pârvulescu et al. (2015) bod cimychiaid rhesog yr afon (*Orconectes limosus*) ymledol yn cario tua 35% yn fwy o wyau o'u cymharu â chimychiaid crafanc gul yr afon (*Astacus leptodactylus*) cynhenid. Mae'r astudiaeth bresennol yn dangos bod dim effaith arwyddocaol presenoldeb wyau ar yr abdomen ar dueddiad cimychiaid yr afon benywaidd i wasgaru dros y tir. Amlyga'r canlyniad bod cimychiaid yr afon sy'n cario wyau, er efallai yn gymharol llai niferus o'u cymharu â chimychiaid yr afon aeddfed arall (Ramalho ac Anastácio 2015), yr un mor debygol o ymadael â'r dŵr a cherdded dros y tir yr un mor gyflym. Yn gyffredinol, mae cyflwyniad nifer o organebau anfrodorol ar y tro yn fwy tebygol o arwain at sefydliad poblogaeth ymledol na chyflwyniad ychydig o organebau yn fwy aml (Sinclair ac Arnott 2016). Yn achos cimychiaid yr afon, bydd gwasgariad llwyddiannus unigolyn beichiog sy'n cario cannoedd o wyau bron yn sicrhau sefydliad poblogaeth newydd yn y cynefin newydd. Ar y llaw arall, mae'n debygol y byddai angen nifer o gimychiaid yr afon benywaidd a gwrywaidd i gyrraedd yr un cynefin er mwyn sefydlu poblogaeth newydd (Britton a Gozlan 2013).

Mae cimychiaid arwyddol yr afon yn cario cannoedd o wyau, ac mae'r wyau hyn yn cael eu gori am amser hir, rhwng 166 i 280 diwrnod ym Mhrydain o ddechrau Hydref hyd at ddiwedd y Gwanwyn / ddechrau'r Haf (Holdich et al. 2014). Bu'r cyfnod yn un gymharol hir sy'n rhoi cyfle i gimychiaid yr afon beichiog i gytrefu cynefinoedd newydd trwy wasgaru dros y tir. Gwerth nodi, fodd bynnag, bod gweithgarwch a gwasgariad cimychiaid yr afon yn lleihau yn ystod tymereddau isel y gaeaf, ac felly nid ydynt yn symud yn bell yn y dŵr. Er hyn, gan fod wyau cimychiaid yr afon yn deor tuag at ddiwedd mis Mawrth, neu hyd yn oed mis Gorffennaf (Holdich et al. 2014), bu dal cyfnod hir o dymereddau uwch pan fydd cimychiaid yr afon beichiod yn weithgar ac yn debygol o wasgaru dros y tir.

Ar y cyfan, mae'r arbrawf hwn wedi dangos bod cimychiaid yr afon beichiog ac ifanc yn medru ymadael â'r dŵr, a bod maint yr anifeiliaid yn ffactor bwysig sy'n effeithio ar gychwyniad yr ymddygiad hwn yn ystod cyfnodau bywyd cynnar. Yn gyffredinol, amlyga'r astudiaeth bwysigrwydd deall gwahaniaethau ymddygiad anifeiliaid yn ystod cyfnodau gwahanol o'u bywyd (Strayer 2010; Sinclair ac Arnott 2016). Cwyd canlyniadau'r astudiaeth oblygiadau penodol ar gyfer systemau rheoli stociau

masnachol cimychiaid yr afon, ond hefyd o ran rheoli rhywogaethau ymledol a chynhenid. Er enghraifft, dylid cysidro ymadawiad cimychiaid yr afon beichiog wrth ddylunio strategaethau i leihau poblogaethau ymledol, megis gostwng lefelau'r dŵr a chyflwyno gwenwyn, fel sydd yn digwydd yn y DU (Peay a Dunn 2014). Mae cimychiaid yr afon yn ymadael a llynnoedd pan bydd lefel y dŵr yn cael eu lleihau (Peay a Dunn 2014; Ramalho ac Anastácio 2015), a gall hyn hybu i unigolion beichiog i wasgaru dros y tir i gynefinoedd dŵr croyw cyfagos, neu aros allan o'r dŵr nes i'r llynnoedd ail-lenwi. Ar y llaw arall, mae'r astudiaeth hon yn dangos gall cimychiaid yr afon ifanc, sydd ddim yn gadael y dŵr gael eu targedu gan wenwyn, yn enwedig gan fod yr unigolion hynny yn amhosib i'w dal trwy ddefnyddio trapiau silindrog traddodiadol. O ran dyframaeth, mae ymadawiad cimychiaid yr afon beichiog nid yn unig yn lleihau cynhyrchiant, ond hefyd yn cynyddu'r risg o gyflwyno rhywogaethau newydd i gynefinoedd dŵr croyw cyfagos pan gaiff llynnoedd dyframaeth eu cydosod o fewn cyrraedd cimychiaid yr afon (gallant gerdded hyd at 1 km mewn rhai achosion; Souty-Grosset et al. 2016). Yn olaf, dylai rhaglennu cadwraeth sydd yn ail-gyflwyno cimychiaid yr afon cynhenid i ddyfroedd arwahanedig ystyried y gall unigolion beichiog, ymadael â'r dŵr ar ôl iddynt gael eu hail-gyflwyno i'r cynefin newydd. Bydd yr anifeiliaid hyn mewn perygl o gael eu dal gan ysglyfaethwyr daearol neu i ddisychu a thrigo. Un trefniant syml i geisio atal cimychiaid yr afon rhag gadael y dŵr yw, o'u cyflwyno, lleihau'r nifer o ardaloedd lle mae slôp yn arwain allan o'r dŵr i lan y llyn / afon; gellir gwneud hynny drwy ffensio, er enghraifft.

Pennod 5: Effaith pla cimychiaid yr afon ar ymddygiad cimychiaid yr afon ymledol

Caiff llawysgrif ei haddasu o'r bennod hon, bydd yn cael ei chyflwyno i gyfnodolyn: Animal Behaviour. Thomas, J. R., Robinson, C., Ellison, A., Matthews, E., Griffiths, S. W., Consuegra, S., Cable, J. Infected crayfish play it safe: Aphanomyces astaci reduces crayfish movement on land.

JRT ysgrifennodd y llawysgrif. Casglwyd y data mewn cydweithrediad â CR, AE, EM. Cyfrannodd SWG, SC a JC drwy oruchwilio'r gwaith a sylwi ar y llawysgrif.

5.1 Crynodeb

Caiff parasitiaid effaith dra phwysig ar ecosystemau ac organebau, er, yn achos anifeiliaid, nid yw eu heffaith ar ymddygiad wedi ei ddeall yn llawn. Gall parasitiaid ddylanwadu ar ymddygiad anifeiliaid yn bwrpasol er mwyn cynyddu'r siawns o gael eu lledu, neu hefyd fel sgil-ffaith patholeg yr haint. Caiff cimychiaid yr afon eu heintio gan bla cimychiaid yr afon (*Aphanomyces astaci*), pathogen sy'n angheuol i gimychiaid yr afon o Ewrop, er bod cimychiaid yr afon o Ogledd America yn gymharol wrthiannol. Er hyn, does dim astudiaeth hyd yn hyn sydd wedi asesu effaith y pla ar ymddygiad cimychiaid yr afon ymledol. Yn y bennod hon, defnyddiwyd arena yn y labordy i fonitro effaith yr haint ar ymddygiad cimychiaid yr afon. Yn ogystal, aseswyd effaith yr haint ar ymateb yr anifeiliaid i ddianc neu i fygwth. Dangosodd yr arbrawf bod pla cimychiaid yr afon yn lleihau gweithgarwch cimychiaid arwyddol yr afon, a'u tueddiad i adael y dŵr, yn enwedig yn ystod y dydd. Roedd cimychiaid yr afon a gafodd eu heintio hefyd yn llai tebygol o ymateb i ysgogiad cyffyrddol. Mae canlyniadau'r arbrawf hwn yn ychwanegu i'r gronfa wybodaeth ar effeithiau anuniongyrchol parasitiaid ar anifeiliaid; gall hyn effeithio ar eu gallu i ymledu a chytrefi cynefinoedd newydd.

5.2 Cyflwyniad

Yn hanesyddol, prin gafodd rôl parasitiaid o fewn ecosystemau ei hystyried, gyda'r ffocws yn tueddu i fod ar effaith grwpiau troffig megis yr ysglyfaethwyr neu anifeiliaid llysysol (Hudson et al. 2006). Yn fwy diweddar, mae gwyddonwyr wedi dod i ddeall bod parasitiaid (h.y. organebau sy'n byw drwy effeithio'n negyddol ar organeb letyol a thynnu adnoddau wrthynt), yn cael effaith hynod o bwysig ar gymunedau ac ecosystemau, gan newid deinameg poblogaethau, rhyngweithiadau cystadleuol a bioamrywiaeth (Hudson et al. 2006; Tompkins et al. 2011; Cable et al. 2017). Gall

effaith parasitiaid fod yn drychinebus. Er enghraifft, mae amffibiaid y byd yn cael eu difa gan y parasit *Batrachochytrium dendrobatidis*; ffwng sy'n heintio dros 700 rhywogaeth o frogaod, llyffantod a madfallod, ond sydd hefyd yn medru heintio pysgod (Liew et al. 2017) a chimychiaid yr afon (McMahon et al. 2012). Er i barasitiaid gael effeithiau negyddol o'r fath, maent yn rhan hanfodol o ecosystemau a chymunedau iach (Hudson et al. 2006). Yn ogystal, wrth reoli dwysedd phoblogaeth un rhywogaeth, gall parasitiaid bod yn fanteisiol i rywogaethau eraill gan leihau cystadleuaeth rhyngrywogaethol (Hatcher et al. 2012). Mae tystiolaeth, hefyd, bod parasitiaid yn dylanwadu'n gryf ar gylchred maetholion bioddaeargemegol, trwy reoli dwysedd organebau lletyol, ond hefyd trwy newid eu hymddygiad a nodweddion gweithredol (Hatcher et al. 2014; Preston et al. 2016).

Gall parasitiaid newid ffenoteip organebau lletyol trwy addasu eu hymddangosiad neu effeithio ar eu hymddygiad, naill ai yn bwrpasol, neu fel sgil-effaith patholegol (Barber a Huntingford 1995; MacNab a Barber 2011; Bakker et al. 2017; Barber et al. 2017). Yn aml, cynyddu'r newidiadau hyn y tebygolrwydd i'r parasit gwblhau'i gylchred bywyd, sydd yn digwydd pan gaiff yr organeb letyol ganolig ei hysglyfaethu gan yr organeb letyol terfynol. O ran newidiadau ymddangosiad, ar riffiau cwrel, mae'r parasit *Podocotyloides stenometra* yn achosi i bolypau'r cwrel i droi yn binc a chwyddo; o ganlyniad, mae'r polypau yn methu encilio i'r cwrel, ac yn cael eu bwyta gan yr organeb lletyol terfynol, sef glöyn graenog y môr (*Chaetodon multicolor*) (Aeby 1991). Un o esiamplau mwyaf enwog y ffenomen o barasit yn newid ymddygiad anifeiliaid yw effaith y parasit mewngellol, *Toxoplasma gondii*, sy'n heintio anifeiliaid endothermig. Cathod (Felidae) yw organeb letyol terfynol y parasit, er i gnofilod ac anifeiliaid endothermig arall hefyd cael eu heintio. Mae'r parasit yn medru addasu ymddygiad cnofilod trwy leihau eu hanhoffter o gathod; cynyddu tebygolrwydd y cnofilod o gael eu hysglyfaethu gan gathod, ac o ganlyniad mae'r parasit yn fwy tebygol o gyrraedd ei organeb letyol terfynol (Webster 2001). Mae tystiolaeth hefyd bod *T. gondii* yn heintio ac yn newid ymddygiad pobl (Flegr et al. 2002; Flegr 2007). Yn yr un modd, trwy newid crynodiad niwrodrosoglwyddyddion yn yr ymennydd, mae'r mwydyn parasitig *Paragordius tricuspidatus* yn gorfodi i'r criciedyn (*Nemobius sylvestris*) lletyol neidio i'r dŵr; yna, mae'r parasit yn dod allan o'r corff, ac yn nofio i ffwrdd i baru (Thomas et al. 2003).

Mewn rhai achosion, yr organebau lletyol sy'n newid eu hymddygiad yn fwriadol mewn ymateb i gael eu heintio gan barasitiaid. Mae pilcod y Caribî (*Poecilia reticulata*) yn dewis nofio yn nyfroedd cynhesach pan fyddant wedi'u heintio â'r parasit, *Gyrodactylus turnbulli*; mae'r tymheredd uwch yn niweidiol i'r parasit hynny (Mohammed et al. 2016). Ar y llaw arall, gall ymddygiad yr organeb letyol newid oherwydd effeithiau patholegol y parasit. Mae larfa'r parasit, *Hymenolepis diminuta*, yn lleihau ymateb encilio a gweithgarwch y chwilen (*Tribolium confusum*), ac mae hyn o ganlyniad i effaith patholegol y parasit (Robb a Reid 1996). Mewn modd tebyg, mae'r parasit *Moniliformis moniliformis* yn lleihau ymateb encilio'r chwilen ddu (*Periplantea americana*), er mae'n aneglur os yw'r ymateb hwn o ganlyniad i batholeg y parasit neu fod y parasit yn newid yr ymddygiad hwn yn bwrpasol (Libersat a Moore 2000). Yn ogystal, gall parasitiaid nid yn unig effeithio ar ymddygiad yr organeb lletyol, ond hefyd ar ymddygiad anifeiliaid arall yn y boblogaeth. Er enghraifft, dangosodd Behringer et al. (2006), bod cimychiaid pigog y Caribî (*Panulirus argus*) yn newid eu hymddygiad er mwyn atal rhannu lloches gyda chimychiaid a oedd wedi'u heintio â firws angheuol. Pwysig, felly, yw deall sut mae parasitiaid yn medru newid nodweddion organebau, gan iddynt allu effeithio ar ryngweithiadau rhyngrywogaethol, strwythur y we fwyd, dosraniad organebau a bioamrywiaeth (Wood 2007; Lefèvre et al. 2009).

Mae gwasgariad yn broses gostus i anifeiliaid (Bonte et al. 2012), ac er bod parasitiaid yn effeithio'n sylweddol ar ffitrwydd anifeiliaid letyol, ni ystyrir eu heffaith yn aml mewn astudiaethau ar symudiad a gwasgariad (Iritani 2005; Binning et al. 2017). Gall parasitiaid effeithio ar ymddygiad gwasgaru anifeiliaid mewn dwy brif ffordd. Ar un llaw, gall anifeiliaid sydd wedi'u heintio bod yn fwy tueddol o symud i gynefin newydd, er mwyn ceisio dianc rhag parasitiaid yn y gymuned (Binning et al. 2017). Er enghraifft, mae gwenoliaid dibyn America (*Hirundo pyrrhonota*) yn fwy tebygol o symud i gynefin magu newydd os byddant yn dioddef lefelau uchel o barasitiaid (Brown a Brown 1992). Ar y llaw arall, gall anifeiliaid sydd wedi'u heintio fod yn llai parod i symud a gwasgaru oherwydd effaith negyddol y parasitiaid ar eu ffitrwydd (Iritani 2005; Debeffe et al. 2014). Mae *Paramecium caudatum* yn llai tebygol o wasgaru pan maent wedi'u heintio â'r bacteria *Holospora undulata* (Fellous et al. 2011). Wrth newid ymddygiad anifeiliaid a'u tueddiad i wasgaru, mae parasitiaid yn effeithio'n sylweddol ar strwythur cymunedau, yn enwedig dosraniad rhywogaethau mewn cynefinoedd (Binning et al. 2017).

Chwarae parasitiaid rôl bwysig wrth i rywogaethau ymledu i ecosystemau newydd (gweler Pennod 2). Bu canlyniadau uniongyrchol parasitiaid yn weddol amlwg, yn enwedig os yw'n arwain at farwolaeth anifeiliaid. Ond, bodola llai o wybodaeth ynghlyn ag effeithiau anuniongyrchol parasitiaid; newid ffenoteip, ymddygiad neu gylchred bywyd organebau lletyol ymledol (Dunn et al. 2012). Bydd llwyddiant anifeiliaid ymledol yn dibynnu ar effeithiau anuniongyrchol parasitiaid, gan addasu eu rhyngweithiadau â rhywogaethau cynhenid (Bauer et al. 2005; Dunn et al. 2012) neu gan effeithio ar eu gwasgariad i gynefinoedd newydd. Yn Ffrainc, mae'r parasit cynhenid, *Pomphorhyncus laevis*, yn newid ymddygiad yr Amphipoda cynhenid, *Gammarus pulex*; arwain hyn i *G. pulex* gael eu hysglyfaethu yn fwy aml, er ni effeithiodd y parasit ar yr Amphipoda ymledol, *G. roseli* (Tain et al. 2007). Posib i hyn arwain at leihad yn nwysedd y rhywogaeth gynhenid, sy'n fanteisiol i'r rhywogaeth ymledol. Ar y llaw arall, gall parasitiaid effeithio'n negyddol ar ymddygiad ymledwyr. Mae parasitiaid *Diplostomum* spp. yn heintio pysgod gan ffurfio plisg (*cataracts*) ar y llygaid. Yn achos y gobi crwn (*Neogobius melanostomus*) ymledol, roedd pysgod a oedd wedi'u heintio yn fwy tebygol o gael eu hysglyfaethu gan adar, sef yr organeb letyol terfynol (Flink et al. 2017). Yn ogystal, mae parasitiaid ymledol yn medru newid ymddygiad rhywogaethau cynhenid. Mae *Loxothylacus panopaei* yn barasit estron i UDA sy'n byw ar lleidgrancod fflat (*Euryanopeus depressus*) cynhenid; trwy effeithio ar symudiadau y crancod, cynyddda'r parasit y tebygolrwydd iddynt gael ei bwyta gan ysglyfaethwyr (Gehman a Byers 2017).

Mae cimychiaid yr afon yn organebau lletyol ar gyfer nifer o barasitiaid, gan gynnwys firysau, bacteria, mwydod a ffyngau (Longshaw et al. 2012; Kozubíková-Balcarová et al. 2013). Gall y parasitiaid hyn fod yn angheuol, ond gallant hefyd achosi clefydau cronig, hirdymor, sydd yn newid ymddygiad cimychiaid yr afon. Er enghraifft, trwy niweidio cyhyrau'r corff, mae'r parasit mewngello, *Thelohania contejeani*, yn newid ymddygiad cimychiaid crafanc wen yr afon (*Aphanomyces astaci*), gan leihau eu tueddiad i ymosod a chynyddu'r amser maent yn cymryd i drafod ysglyfaeth (Haddaway et al. 2012). Hefyd, mae parasitiaid *Microphallus* spp. yn defnyddio cimychiaid yr afon fel organebau lletyol canolog, gan gynyddu eu hawch am fwyd (Reisinger a Lodge 2016) a lleihau eu gallu i osgoi ysglyfaethwyr (Reisinger et al.

2015). Credir i hyn gynyddu'r tebygolrwydd i *Microphallus* gyrraedd yr organeb lletyol terfynol drwy gael eu hamlyncu.

Yn un o'r bygythiadau mwyaf sy'n wynebu bioamrywiaeth cimychiaid yr afon, mae pla cimychiaid yr afon (*Aphanomyces astaci*) yn un o'r pathogenau sydd wedi'i astudio mwyaf trylwyr (Svoboda et al. 2017). Mae pla cimychiaid yr afon yn medru difa poblogaethau cimychiaid yr afon o Ewrop (Filipová et al. 2013; Kozubíková-Balcarová et al. 2014). Yn aelod o'r Oomycota, mae'r pla yn fath o ffwng parasitig sy'n treiddio i gorff cimychiaid yr afon (Söderhäll et al. 1978) ac, er mwyn atgynhyrchu, crea'r pla swosborau sydd yn medru symud trwy'r dŵr er mwyn cael gafael ar organeb lletyol newydd (Cerenius a Söderhäll 1984). Yn y labordy, gall swosborau gadw i symud hyd at 5 diwrnod yn nhymeredd o 2°C (Svoboda et al. 2017). Os bydd y swosborau yn methu darganfod organeb lletyol newydd neu fod ffactorau amgylcheddol yn anffafriol iddynt (e.e. cynnydd tymheredd sydyn), maent yn colli eu fflagela, stopio nofio ac yn systio (Unestam 1966); gallant wedyn ail ddechrau nofio pan fu'r amgylchedd yn fwy ffafriol (Cerenius a Söderhäll 1984). Gall y broses hon ddigwydd hyd at dair gwaith, sy'n ymestyn cyfnod heintus pla cimychiaid yr afon i nifer o fisoedd (yn nhymeredd 2°C; Cerenius a Söderhäll 1984). Gall swosborau y pla gyrraedd dwysedd uchel (cannoedd o sborau / mL) o fewn afonydd sydd wedi'u heintio (Svoboda et al. 2017). Ar gyfartaledd, dangosodd Strand et al. (2012) bod cimychiaid yr afon sy'n cario'r pla yn gollwng ~ 2700 sbôr / wythnos a chaiff y swosborau eu cynhyrchu yn niferoedd llawer yn uwch pan fu cimychiaid yr afon lletyol yn marw neu'n bwrw hengroen (Makkonen et al. 2013).

Yn gyfredol, mae pump genoteip o'r pla yn hysbys (Grwpiau A-E). Cafodd Grŵp A (As) ei gyflwyno i Ewrop (Huang et al. 1994), ond erbyn hyn mae'r Grŵp hwn yn llai angheuol o'i chymharu â'r grwpiau eraill (Becking et al. 2015; Mrugała et al. 2016). Tuedda Grŵp B a C (Ps1 a Ps2) i heintio cimychiaid arwyddol yr afon; Grŵp D, cimychiaid coch y gors; a Grŵp E, cimychiaid rhesog yr afon; bu'r grwpiau hyn yn hynod o angheuol i gimychiaid yr afon o gyfandir Ewrop. Darganfu James et al. (2017) bod pla cimychiaid yr afon yn medru cael eu trosglwyddo o un rhywogaeth ymledol i un arall; roedd cimychiaid afon y gogledd (*Orconectes virilis*) gweddol 'newydd' i Brydain yn yr Afon Lea wedi dal y pla oddi wrth gimychiaid arwyddol yr afon ymledol o'r un afon.

Hyd at yn weddol ddiweddar, doedd dim prawf diagnostig i adnabod pla cimychiaid yr afon; arwydd cyntaf presenoldeb yr haint mewn cynefin oedd difodiant cimychiaid yr afon lleol. O fewn tua phythefnos o'i gyflwyno i lyn neu afon, mae'r pla yn lladd y mwyafrif o gimychiaid yr afon (e.e. BBC 2016), gyda'u cyrff i'w gweld ar hyd y glannau mewn niferoedd mawr. Yn ogystal, nid oedd modd cadarnhau yn weledol os oedd cimychiaid yr afon gwrthiannol (h.y. o Ogledd America) yn cario'r haint. Yn fwy diweddar, datblygwyd modd penodol i adnabod y pla trwy ddefnyddio dull molecwlâr (Oidtmann et al. 2004, 2006). Cafodd y dull hwn ei addasu i adwaith cadwynol polymeras meintiol (*quantitative polymerase chain reaction*; cyfeirir at hyn fel qPCR o hyn ymlaen) gan Vrålstad et al. (2009), prawf sydd yn fwy sensitif, gan ddarganfod crynodiad isel iawn o'r haint (< 1 sbôr ml⁻¹) (Tuffs a Oidtmann 2011; Strand et al. 2014), ac yn medru amcangyfrif gradd yr haint (h.y. i ba raddau mae'r cimwch yr afon wedi'i heintio).

Yn gyffredinol, caiff gimychiaid yr afon sy'n tarddu o Ogledd America eu hystyried yn wrthiannol i bla cimychiaid yr afon, gan iddynt gynhyrchu lefelau uchel o proffenoelocsidas, ymateb sy'n arwain at melaneiddio'r ffwng, a chyfyngu ei dyfiant yn yr argragen (Cerenius et al. 1988, 2003). Er hyn, mae tystiolaeth ddiweddar yn dangos y gallant hefyd gael eu heffeithio'n negyddol gan yr haint (gweler hefyd Atodiad 2), yn enwedig pan fyddant o dan straen gan ffactorau eraill (Aydin et al. 2014; Edsman et al. 2015). Dangosodd astudiaeth saith-mlynedd yn y Ffindir bod stociau cimychiaid arwyddol yr afon yn lleihau, gyda rhwng 45-79% yn arddangos effeithiau cronig pla cimychiaid yr afon, megis sobtiau wedi'u melaneiddio (Jussila et al. 2016). Mae'n bosib bod hyn o ganlyniad i glefyd sy'n datblygu pan fu cimychiaid yr afon wedi'u heintio â phla cimychiaid yr afon yn ogystal â rhywogaethau *Fusarium* spp. (Edsman et al. 2015). Mae'r ddwy haint yn lleihau'r nifer o pleopodau ar abdomen cimychiaid yr afon benywaidd, sydd o ganlyniad yn cario llai o wyau.

Er bod dylanwad pla cimychiaid yr afon ar rywogaethau cynhenid Ewrop wedi'i astudio yn drylwyr, does dim astudiaethau penodol sy'n ceisio deall effaith y pla ar ymddygiad rywogaethau sy'n wrthiannol i'r haint. Nod yr arbrawf hwn oedd asesu effaith pla cimychiaid yr afon ar ymddygiad cimychiaid arwyddol yr afon ymledol. O ran ymddygiad gwasgaru, posib y gall cimychiaid yr afon symud yn fwy aml neu wasgaru

dros y tir er mwyn osgoi'r haint. Ar y llaw arall, gall y pla newid ymddygiad cimychiaid yr afon, naill ai yn bwrpasol neu fel sgil-effaith patholegol.

5.3 Methodoleg

5.3.1 Nodyn moesegol

Ymgwymerwyd yr arbrofion hyn yn unol â chanllawiau Cymdeithas Astudiaethau Ymddygiad Anifeiliaid ar gyfer defnyddio anifeiliaid yn ystod dysgu neu ymchwilio. Casglwyd cimychiaid yr afon ymledol dan drwydded Cyfoeth Naturiol Cymru (rhif y drwydded: NT/CW065-C-652/5706/01), a chadwyd y rhywogaethau ymledol o dan drwydded Cefas (W C IFLA 002) ym Mhrifysgol Caerdydd. Cafodd pob cimwch arwyddol yr afon (ymledol) eu rhewi (-20°C) ar ddiwedd yr arbrofion, yn unol â Deddf Bywyd Gwyllt a Chefn Gwlad, 1981.

5.3.2 Casglu a chynnal anifeiliaid

Trapiwyd cimychiaid arwyddol yr afon (*Pacifastacus leniusculus*) o llyn preifat ym Mhowys, Cymru, rhwng mis Ionawr a mis Mawrth 2017 gan ddefnyddio trapiau silindrog ('Trappy Traps', Collins Nets Ltd, Dorset, DU) ac abwyd dros nos (bwyd cath). Casglwyd y cimychiaid yr afon o'r trapiau yn ddyddiol. Dewiswyd y safle hwn, gan i waith blaenorol ddangos bod cimychiaid yr afon a oedd yn y llyn heb eu heintio ag *Aphanomyces astaci* (gweler James et al. 2016); cafodd hyn ei gadarnhau trwy profi cimychiaid yr afon arwyddol yn ystod yr arbrawf (gweler isod). Ar ôl cael eu symud o'r trapiau, cafodd y cimychiaid yr afon eu rhoi mewn potiau gyda 500 mL o ddŵr y llyn, cyn iddynt gael eu cludo i labordy dyfrol Prifysgol Caerdydd. Unwaith roeddent yn y labordy, rhoddwyd y cimychiaid yr afon yn unigol yn nhanciau 20 L, a oedd yn cynnwys lloches (pot plastig) a charreg awyru. Cyn, ac yn ystod yr arbrawf, cynhaliwyd y cimychiaid yr afon mewn tymheredd o 13±1°C, cyfundrefn goleuni 12 awr o olau: 12 awr o dywyllwch, a fe'u bwydwyd ar gymysgedd o phys rhewedig a Tubifex (Shirley Aquatics, Solihull, Lloegr) bob yn ail ddydd. Ar ôl bwydo (~ 1 awr), newidiwyd 50% o'r dŵr er mwyn cynnal safon dŵr da. Bu'r cimychiaid yr afon yn y labordy am o leiaf 4 wythnos cyn i'r arbrawf ddechrau.

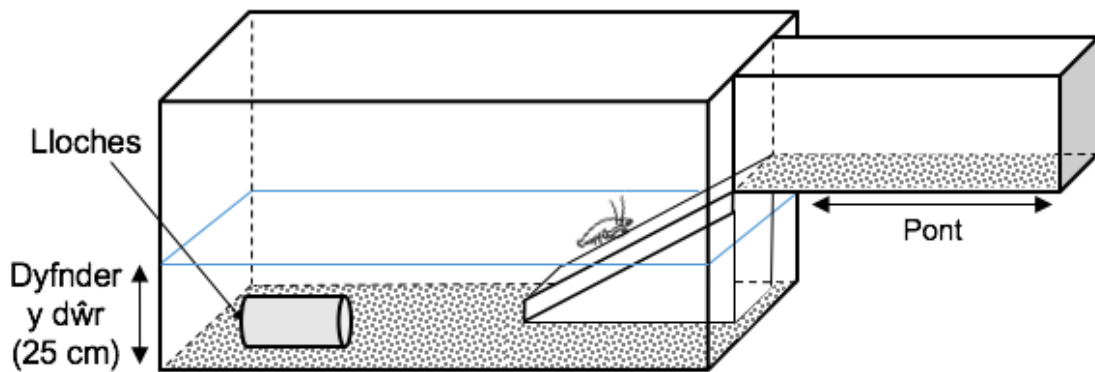
5.3.3 Meithrin pla cimychiaid yr afon

Yn yr arbrawf hwn, defnyddiwyd straen Grŵp B pla cimychiaid yr afon i heintio cimychiaid arwyddol yr afon (yn dilyn Becking et al. 2015; Mrugała et al. 2016). Tyfwyd y meithrin ar blatiau agar (dŵr di-glorin, glwcos a burum) yn dilyn Alderman (1986) a

chynhyrchwyd sborau ohono yn dilyn Cerenius et al. (1988). Yn fras, torrwyd 2-4 darn o'r meithrin (~ 2 mm² yr un) a'u trosglwyddwyd i fflasg a oedd yn cynnwys 200 mL o gyfrwng tyfu hylifol (glwcos a dŵr tanc, wedi'u awtoclaffio ac oeri). Crëwyd nifer o'r fflasgiau hyn ar y tro, er mwyn cynhyrchu digonedd o sborau. Cynhaliwyd y meithrin hylifol hwn mewn tymheredd o 16°C am 2-4 diwrnod ar siglwr, er mwyn annog tyfiant y mycelia. Ar ôl hyn, golchwyd y mycelia gyda dŵr di-glorin er mwyn annog gynhyrchiad swoborau (gwnant hyn mewn ymateb i ddiffyg maetholion); trosglwyddwyd y mycelia ar ôl eu golchi i fflasg newydd, a oedd yn cynnwys 500 mL o ddŵr di-glorin. Golchwyd y myceliwm 3-4 gwaith dros gyfnod o ~8 awr a throsglwyddwyd i dŵr di-glorin newydd bob tro, er mwyn cael gwared ar y maetholion i gyd. Wedi hyn, cadwyd y meithrin mewn tymheredd o 13±1°C am 24-36 awr nes i swosborau a oedd yn symud cael eu cynhyrchu. Cyfrifwyd y nifer o swosborau wrth ddefnyddio haemocytomedr. Dangosodd arbrawf rhagarweiniol (weler Atodiad 2), bod heintio cimychiaid arwyddol yr afon â 1000 sbôr mL⁻¹ am 1 wythnos yn briodol ar gyfer yr arbrawf hwn.

5.3.4 Trefn yr arbrawf

Aseswyd ymddygiad cimychiaid yr afon arwyddol mewn arena (Ffig. 5.1) a oedd yn cynnwys tanc (H 100 cm x LI 48 cm x D 53 cm) gyda mynediad i bont a orchuddiwyd ei gwaelod â graean (H120 cm x LI20 cm x D20 cm).



Ffigwr 5.1 – Arena arbrowl er mwyn asesu effaith pla cimychiaid yr afon (*Aphanomyces astaci*) ar ymddygiad cimychiaid arwyddol yr afon (*Pacifastacus leniusculus*). Llenwyd y tanc gyda dŵr di-glorin hyd at 3 cm yn is na lefel y bont. Gorchuddiwyd gwaelod y tanc, y ramp (goledd 30°) a'r bont gyda 1-2 cm o raeon.

Ar ddechrau'r arbrawf, gwahanwyd y cimychiaid yr afon i grŵp 'rheolyddion' (n = 12) a grŵp 'triniaeth' (n = 17). Dim ond cimychiaid yr afon gwrywaidd a ddefnyddiwyd yn yr arbrawf hwn; ni chasglwyd digon o rai benywaidd i allu profi ymddygiad cimychiaid yr afon benywaidd a gwrywaidd. Profwyd pob cimwch yr afon yn unigol ymhob rhan yr arbrawf. Digwyddodd yr arbrawf yn y drefn ganlynol: rhoddwyd cimwch yr afon yn yr arena (Ffig. 5.1) a gadawyd iddo ymaddasu dros nôs. Trannoeth, am 09:00, recordiwyd ymddygiad (gweithgarwch ar hyd y dydd / nos, defnydd lloches a symudiad ar y tir) y cimychiaid yr afon am 24 awr (gwahanwyd y data i 09:00 – 21:00 golau, 21:00 – 09:00 tywyllwch yn y dadansoddiad). Defnyddiwyd camerâu CCTV (Sentient Pro HDA DVR 8 Channel CCTV, Maplin, Rotheram, DU) er mwyn recordio ymddygiad y cimychiaid yr afon.

Ar ôl y cyfnod recordio cyntaf, symudwyd y cimychiaid yr afon i danc gwydr newydd (LI 30 cm x H 61 cm x D 37 cm) a gadawyd iddynt ymgyfarwyddo am 30 mun. Yna, yn dilyn Kasuya a Nagayama (2016), profwyd ymateb y cimychiaid yr afon i ysgogiad cyffyrddol (cael eu cyffwrdd ar y rostrwm am 10 e); ymatebodd y cimychiaid yr afon i'r cyffyrddiad gan fygwth (drwy codi eu craffangau), neu encilio (nofio'n sydyn am nôl). Ailadroddwyd y prawf hwn dair gwaith, gyda saib o 5 mun rhwng pob prawf; recordiwyd a oedd y cimwch yr afon yn bygwth neu beidio, yn ogystal a nodi a wnaeth y cimwch yr afon nofio am nôl neu peidio. Ar ôl y prawf hwn, gadawyd y cimychiaid yr afon yn y

tanc am 30 mun i setlo. Yna, defnyddiwyd ail brawf i edrych ar ymateb cywiro cimychiaid yr afon (h.y. recordiwyd yr amser (e) a gymerwyd iddynt droi nôl ar eu traed ar ôl iddynt gael eu troi wyneb i waered). Gwnaed hyn dair gwaith gyda saib 10 mun rhwng bob prawf). Os ymatebodd y cimwch yr afon gan nofio am nôl yn ystod un o'r profion, ail-brofwyd y cimwch yr afon hynny ar ôl 5 mun.

Ar ôl y profion, heintwyd cimychiaid yr afon o'r grŵp triniaeth gyda dŵs o 1000 sbôr mL⁻¹ mewn 500 mL o ddŵr am 12 awr. Ar yr un pryd, cafodd y cimychiaid yr afon o'r grŵp rheoli eu trin yn yr un modd, ond cawsant eu rhoi mewn 500 mL o ddŵr di-glorin, heb sborau. Ar ôl y cyfnod heintio, trosglwyddwyd y cimychiaid yr afon yn ôl i'w tanciau cychwynnol. Cawsant eu cynnal am wythnos, cyn i'r profion uchod (h.y. ymddygiad dros 24 awr, ymosoddedd/encilio, gwirio) gael eu hail-adrodd ar bob unigolyn.

5.3.5 Meintioli lefelau'r pla

Defnyddiwyd prawf Vrålstad et al. (2009) yn yr arbrawf hwn er mwyn meintioli *A. astaci* ym meinwe y cimychiaid yr afon arbrofol. Yn dilyn ddiwedd yr arbrawf, rhewyd y cimychiaid yr afon am 1 awr (-20°C) a mesurwyd maint yr argragen (mm). Yna, yn dilyn Vrålstad et al. (2009) dyrannwyd darn o'r telson a meinwe meddal yr abdomen. Cyfunwyd y ddau fath o feinwe (~20 mg yn gyfan gwbl), a chafodd y sampl ei lysio trwy ddefnyddio 'TissueLyser' (Qiagen). Echdynnwyd DNA o'r samplau gan ddefnyddio cit 'DNeasy' (Qiagen) a dilyn cyfarwyddiadau'r gwneuthurwyr. Meintolwyd pla cimychiaid yr afon ymhob cimwch yr afon (n = 27) gan ddefnyddio methodoleg qPCR *Taqman MGB* a ddisgrifiwyd yn Vrålstad et al. (2009), gydag ychydig newidiadau yn ôl Svoboda et al. (2014) er mwyn cynyddu penodolrwydd y prawf. Yn fras, gan ddefnyddio peiriant qPCR 'Biorad', roedd pob adwaith (25 µl) yn cynnwys 12.5 µl 'Taqman® Environmental Master mix', 4.5 µl H₂O, 500 µM primer ymlaen (AphAstITS-39; 5'-AAG GCT TGT GCT GGG ATG TT- 3'), 500 µM primer yn ôl (AphAstITS-97; 5'-CTT CTT GCG AAA CCT TCT GCT A-3'), 200 µM 'Taqman® MGB probe' (AphaAstITS-60; 5'-6-FAM-TTC GGG ACG ACC C- MGB-NFQ-3') a 5 µl DNA. Rhaglen qPCR: 10 mun 95°C, 50 x cylchred [15 e 95°C, 30 e 62°C]. Amcangyfrifwyd arddwysedd yr haint ymhob cimwch yr afon yn ôl methodoleg Vrålstad et al. (2009). Yn fras, cymharwyd canlyniad qPCR pob cimwch yr afon â chromlin safonol, er mwyn amcangyfrif arddwysedd yr haint; aseiniwyd lefel A0 (dim pla) hyd at A7 (dwysedd

uchel o'r pla) i bob cimwch yr afon. Caiff lefel A1 ei cysidro yn îs na lefel datrysiad cadarnhaol pla cimychiaid yr afon.

5.3.6 Dadansoddiad ystadegol

Dros 24 awr (12 awr o olau, 12 awr o dywyllwch) cyn, ac ar ôl i'r anifeiliaid gael eu heintio gan bla cimychiaid yr afon (ffug-heinito yn achos y grŵp rheolyddion), cyfrifwyd yr amser (e) y treuliodd y cimychiaid yr afon yn symud, mewn lloches, yn llonydd neu allan o'r dŵr. Dadansoddwyd y data gan eu gwahanu i dair cydran: ymddygiad cyn y driniaeth, ymddygiad y driniaeth wedi'u ffug-heintio (h.y. grŵp y rheolyddion) ac ymddygiad y driniaeth wedi'u heintio. Aseswyd y data gan ddefnyddio modelau GAMLSS (Rigby a Stasinopoulos 2005) gan ddewis teulu/dosraniad priodol ar gyfer y data; amser yn symud (teulu gamma), amser mewn lloches (dosraniad ZAGA), amser allan o'r dŵr (dosraniad ZAGA) ac amser yn llonydd (dosraniad normal).

Er mwyn asesu ymateb y cimychiaid yr afon i ysgogiad cyffyrddol (h.y. ymateb drwy fygwth neu encilio), sgoriwyd encilio a bygwth ar wahân. Ymhob prawf, ysgogwyd y cimychiaid yr afon dair gwaith, a nodwyd os y gwnaethant fygwth ac encilio bob tro; dadansoddwyd data'r unigolion ar sail yr ymateb mwyaf cyffredin o'r tri phrawf. Hynny yw, roedd yn rhaid i'r cimwch yr afon ymateb gan fygwth dwy waith allan o dair er mwyn gael ei nodi fel wedi 'bygwth'. Felly, aseswyd y data hyn mewn modd binomaidd (h.y. bygwth / dim bygwth, neu encilio / heb encilio), gan ddefnyddio modelau GAMLSS.

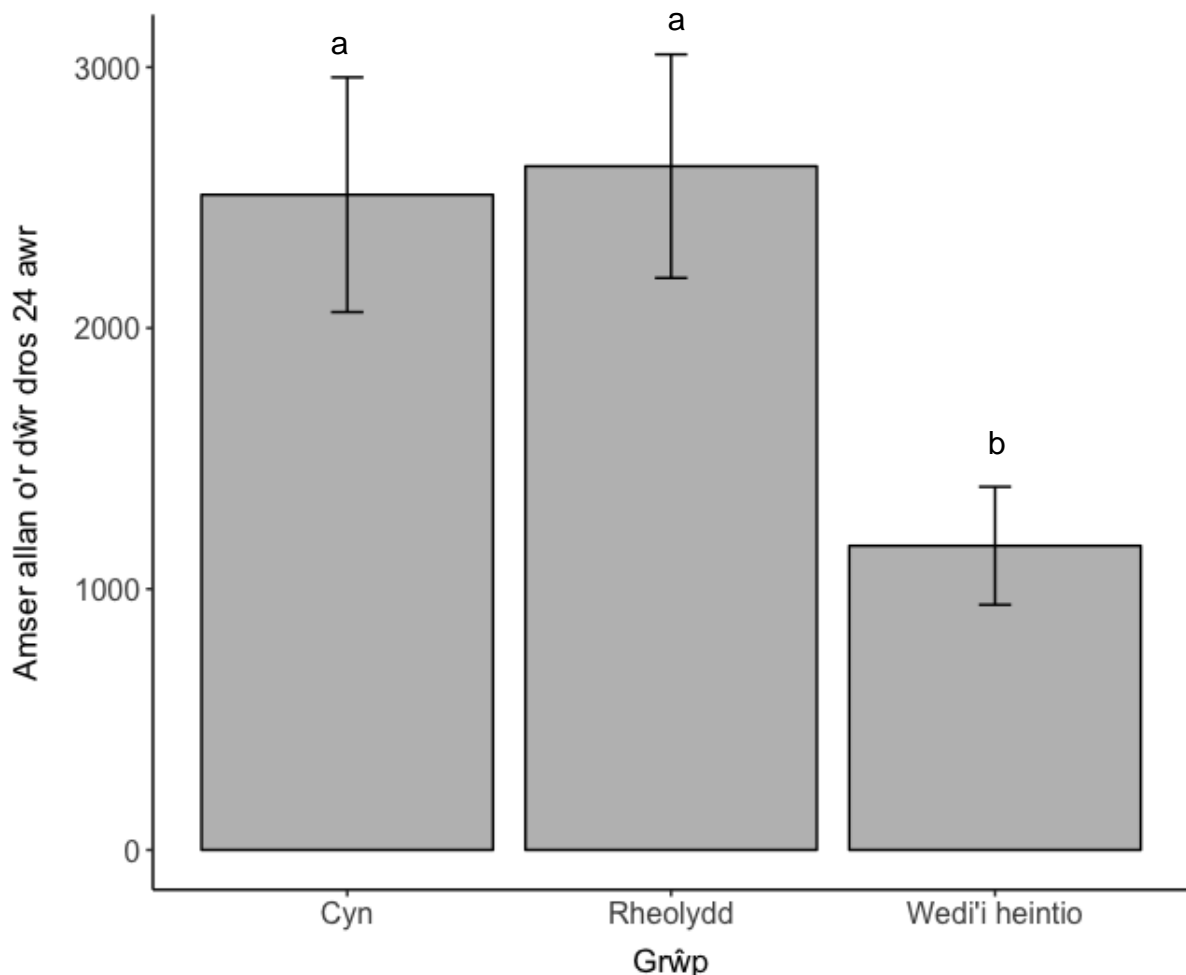
Ymhob model, cynnwys 'triniaeth' a 'maint yr argragen' fel newidynnau annibynnol, yn ogystal â 'rhif adnabod' fel newidyn ar-hap, er mwyn rheoli am gasglu data ar yr un anifail dwywaith.

5.4 Canlyniadau

Arddangosodd cimychiaid yr afon yn y grŵp triniaeth lefelau A3-A5 (positif am bla cimychiaid yr afon), a gadarnhaodd eu bod wedi'u heintio. Ar y llaw arall, arddangosodd grŵp y rheolyddion lefelau A0/A1, yn golygu bod y cimychiaid yr afon hyn efallai yn cario lefel isel iawn o'r pla.

Ar hyd y dydd (12 awr), roedd cimychiaid yr afon a oedd wedi'u heintio yn llai tebygol o adael y dŵr ($t_{12} = 2.468$, $p = 0.029$), gan hefyd dreulio llai o amser allan o'r dŵr o'u cymharu â chyn iddynt gael eu heintio ($t_{12} = -4.302$, $p < 0.001$). Yn ogystal, roedd perthynas bositif rhwng yr amser a dreuliwyd allan o'r dŵr ar hyd y dydd a maint yr argragen ($t_{12} = 2.308$, $p = 0.039$).

Ar y cyfan, dros y cyfnod cyfan (24 awr), treuliodd cimychiaid yr afon a oedd wedi'u heintio â phla cimychiaid yr afon ~50% yr amser allan o'r dŵr o'u cymharu â chyn iddynt gael eu heintio (Ffig. 5.2; $t_{15} = -3.063$, $p = 0.008$). Doedd dim gwahaniaeth arwyddocaol yn yr amser a dreuliwyd allan o'r dŵr gan grŵp y rheolyddion ar ôl gael eu ffug-heintio.

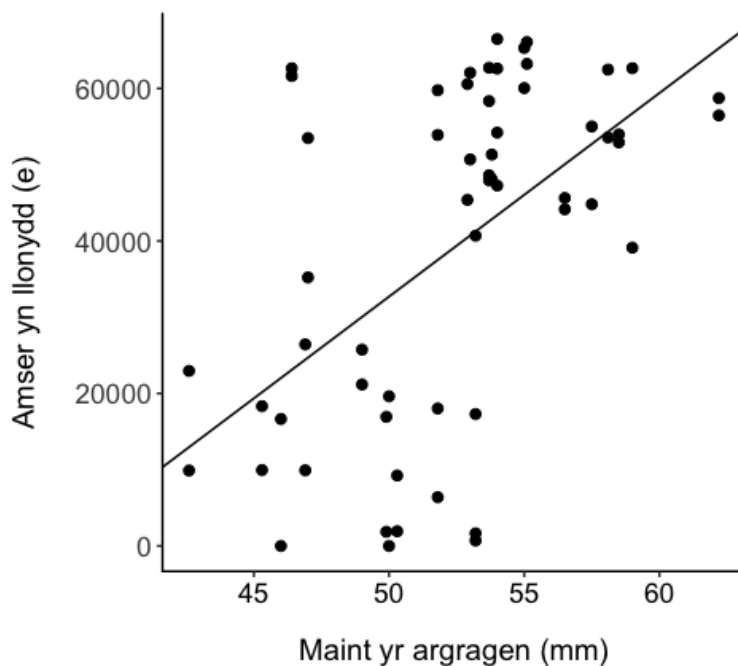


Ffigwr 5.2 – Amser a dreuliwyd (e) allan o'r dŵr dros gyfnod o 24 awr gan gimychiaid arwyddol yr afon (*Pacifastacus leniusculus*), cyn ac ar ôl iddynt gael eu heintio gan bla cimychiaid yr afon (neu ffug-heintio yn achos grŵp y rheolyddion). Dangosir cyfeiliornad safonol ar y bariau. Mae llythrennau gwahanol yn dynodi gwahaniaeth arwyddocaol.

Dros 24 awr, doedd dim gwahaniaeth arwyddocaol rhwng y grwpiau o ran yr amser yr oedd y cimychiaid yr afon yn symud. Fodd bynnag, pan dadansodwyd data yn ystod y cyfnod golau yn unig (12 awr), roedd cimychiaid yr afon a oedd wedi'u heintio yn llai gweithgar ($t_{41} = -2.646$, $p = 0.012$). Roedd grŵp y rheolyddion hefyd yn llai gweithgar, er roedd y gwahaniaeth hwn ddim yn ystadegol arwyddocaol. Nid oedd gwahaniaeth arwyddocaol rhwng y grwpiau dros nos, er roedd cysylltiad negatif rhwng maint yr argragen a gweithgarwch cimychiaid yr afon ($t_{49} = -2.198$, $p = 0.033$).

O ran yr amser a dreuliwyd yn y lloches, doedd dim gwahaniaeth arwyddocaol rhwng y grwpiau ar y cyfan, ond, roedd cimychiaid yr afon mwy o faint yn llai tebygol o fynd i mewn i'r lloches ($t_{14} = 3.372$, $p = 0.002$) a threulio llai o amser yn y lloches dros 24 awr o'u cymharu â chimychiaid yr afon llai mewn maint ($t_{14} = 3.813$, $p < 0.001$). Doedd dim gwahaniaeth arwyddocaol rhwng grwpiau yn yr amser a dreuliwyd yn y lloches ar hyd y dydd, ond, ar hyd yn nos gwariodd y grŵp rheolyddion ($t_{41} = 5.129$, $p < 0.001$) a'r grŵp a oedd wedi'u heintio ($t_{41} = 4.462$, $p < 0.001$) mwy o amser yn y lloches o'u cymharu â chyn y driniaeth. Yn ogystal, treuliodd cimychiaid yr afon mwy mewn maint llai o amser yn y lloches na rhai llai ($t_{41} = -3.475$, $p = 0.001$).

Ar y cyfan, ni effeithiodd y pla ar yr amser treuliodd cimychiaid yr afon yn llonydd, er roedd cimychiaid yr afon mwy mewn maint yn fwy llonydd o'u cymharu â rhai llai (Ffig. 5.3) yn ystod y cyfnod tywyllwch ($t_{37} = 2.932$, $p = 0.006$) a'r dydd ($t_{52} = 4.617$, $p < 0.001$).



Ffigwr 5.3 – Cydberthynas rhwng maint yr argragen (mm) a'r amser a dreuliwyd yn llonydd tu allan i'r lloches gan gimychiaid arwyddol yr afon (*Pacifastacus leniusculus*) (cyfunwyd data dydd a nos ar gyfer y ffigwr). Dynodir dadansoddiad atchwel y data gan linell ddu ($R^2 = 0.328$).

O ran ymateb i ysgogiad cyffyrddol, roedd y cimychiaid yr afon a gafodd eu heintio yn llai tebygol o ymateb drwy encilio na chyn iddynt gael eu heintio ($t_{34} = -3.601$, $p = 0.001$). Yn ogystal, lleihaodd tebygolrwydd cimwch yr afon i encilio wrth i faint yr argragen gynyddu ($t_{35} = -3.456$, $p = 0.002$). Doedd dim gwahaniaeth arwyddocaol rhwng y grwpiau o ran ymddygiad bygythiol (codi'r crafangau), er bod cimychiaid mwy mewn maint yn fwy tebygol o fwgwth o'u cymharu â rhai llai ($t_{35} = 3.005$, $p = 0.005$). Doedd dim gwahaniaeth arwyddocaol rhwng y grwpiau nag effaith maint yr argragen ar allu cimychiaid yr afon i droi eu hunain ben-i-waered (amseroedd cyfartalog: Cyn = $9.8 \text{ e} \pm 1.02$, Rheolydd = $8.81 \text{ e} \pm 1.83$, Triniaeth = $11.01 \text{ e} \pm 1.63$)

5.5 Trafodaeth

Am y tro cyntaf, profodd yr arbrawf hwn effaith pla cimychiaid yr afon ar ymddygiad cimychiaid arwyddol yr afon ymledol. Arweiniodd yr haint i gimychiaid yr afon ymadael y dŵr yn llai aml, treulio llai o amser ar y tir, ac i fod yn llai gweithgar i gymharu â phan oeddent heb eu heintio. Yn ogystal, roedd cimychiaid yr afon a gafodd eu heintio â'r pla yn llai tebygol o encilio mewn ymateb i ysgogiad cyffyrddol.

Gall parasitiaid newid ymddygiad anifail mewn tair prif ffordd: yn gyntaf, gall yr anifail lletyol newid ei hymddygiad er mwyn ceisio gwaredu'r parasit, yn aml gan ddewis amgylchedd anffafriol i'r parasit (Boltaña et al. 2013). Er bod tystiolaeth bod cimychiaid yr afon yn arddangos y fath newid ymddygiad mewn ymateb i bathogenau (Casterlin a Reynolds 1977, 1980), mae'n annhebygol bod hyn wedi digwydd yn achos yr astudiaeth hon. Roedd y newidiadau a welwyd yn ymddygiad y cimychiaid yr afon yn annhebygol o leihau lefelau'r pla yn eu cyrff; felly, doedd dim 'mantais' iddynt ymddwyn yn y fath ffordd. Yn ail, trwy newid ffisioleg yr anifail lletyol, gall parasitiaid newid ymddygiad yr anifail mewn ffordd sy'n cynyddu gwasgariad y parasit (Barber a Huntingford 1995; MacNab a Barber 2011; Bakker et al. 2017; Barber et al. 2017). Eto, mae'n annhebygol bod hyn wedi digwydd yn yr arbrawf presennol. Er bod rhai ffyngau o'r genws *Ophiocordyceps* yn enwog am newid ymddygiad arthropodau (e.e. Hughes et al. 2011), does dim tystiolaeth gyfredol bod pla cimychiaid yr afon a rhywogaethau tebyg yn medru rheoli ymddygiad anifeiliaid lletyol ar bwrpas. Yn olaf, gall ymddygiad anifail newid yn sgil-effaith patholeg y parasit; mae'n debygol mai dyma'r rheswm am y newid yn ymddygiad cimychiaid arwyddol yr afon yn yr arbrawf hwn. Er bod cimychiaid arwyddol yr afon yn 'wrthiannol' i'r haint (o'u cymharu â rhywogaethau cynhenid Ewrop), mae'r parasit yn dal i dyfu yng nghorff yr anifail, sydd yn gorfod 'ymladd' yn erbyn y parasit (Nyhlén a Unestam 1975; Cerenius et al. 2003). O ganlyniad, bydd unigolion sydd wedi cael eu heintio yn delio â'r haint drwy'r ymateb imiwn, sef melaneiddio hyffa'r ffwng (Unestam a Weiss 1970; Cerenius et al. 2003). Mae'n bosib bod yr ymateb imiwn hwn yn gysylltiedig â'r newid ymddygiad a welwyd.

Effeithia parasitiaid yn negyddol ar ffitrwydd organebau lletyol, a thrwy hynny lleihau eu tueddiad i wasgaru (Iritani 2005; Fellous et al. 2011). Dangosodd yr arbrawf presennol bod cimychiaid arwyddol yr afon a oedd wedi'u heintio â phla cimychiaid yr afon yn llai tebygol o wasgaru dros y tir i gyrraedd cynefinoedd dyfrol newydd. O ran cadwraeth cimychiaid yr afon cynhenid, mae'r canlyniad hwn yn un positif, gan fydd cimychiaid yr afon ymledol sydd wedi'u heintio yn llai tebygol o wasgaru a symud y pla i gynefinoedd newydd wrth gerdded dros y tir. Credir bod anifeiliaid yn llai tebygol o wasgaru pan fyddant wedi'u heintio er mwyn iddynt osgoi'r gost o wario egni ar symud (Debeffe et al. 2014). Mae rhochwyr Ffrengig (*Haemulon flavolineatum*) sydd wedi eu heintio ag isopod ecto-parasitig (*Anilocera haemuli*) yn llai tebygol o symud ar hyd y dydd neu symud i gynefin newydd liw nos (Welicky a Sikkell 2015). Yn ogystal,

dangosodd Debeffe et al. (2014) bod iyrchod (*Capreolus capreolus*) gwyllt sydd wedi'u heintio â pharasitiaid o ffylwm y Nematoda yn llai tebygol o wasgaru. Yn gyferbyniol, mae'r titw mawr (*Parus major*) yn cynyddu symudiadau a gweithgarwch pan fyddant wedi'u heintio â malaria (Dunn et al. 2011). Mewn rhai achosion, gall parasitiaid achosi marwolaeth anifeiliaid wrth iddynt wasgaru. Er enghraifft, mae'r protosoa parasitig, *Ophryocystis elektoscirra*, yn lleihau symudiadau gloënnod y llaethlys (*Danaus lexippus*), sydd yn gallu arwain at farwolaeth wrth iddynt wasgaru (Bradley ac Altizer 2005).

Yn ogystal â dangos bod cimychiaid yr afon sydd wedi'u heintio yn llai tebygol o wasgaru, roedd yr unigolion hynny a gafodd eu heintio hefyd yn llai tebygol o encilio mewn ymateb i ysgogiad cyffyrddol; effaith sy'n debygol o gynyddu'r tebygolrwydd iddynt gael eu dal gan ysglyfaethwyr. Yn debyg i effaith y parasit *Thelohania contejeani* (Haddaway et al. 2012), credir bod pla cimychiaid yr afon yn effeithio ar gyhyrau pwysig y corff, gan gynnwys y rheini sy'n gyfrifol am yr ymateb encilio. Gan fod y pla yn barasit sy'n treiddio i'r abdomen (Vrålstad et al. 2009), mae'n debygol bod lleihad yn ymateb encilio'r cimychiaid yr afon hynny a gafodd eu heintio yn sgil-effaith patholeg yr haint. Gall hyn esbonio pam bod cimychiaid yr afon sydd wedi'u heintio yn llai 'mentrus' o'u cymharu ag unigolion sydd heb eu heintio (h.y. roeddent yn llai parod i adael y dŵr, symud llai ar hyd y dydd ac yn treulio mwy o amser yn y lloches). Gall y newidiadau ymddygiadol hyn lleihau risg y cimychiaid yr afon o gael eu gweld gan ysglyfaethwyr. Mae effeithiau patholegol Acanthocephala pharasitaidd (*Moniliformis moniliformis*) yn lleihau ymateb encilio'r chwilen ddu (*Periplantea americana*) (Liberat a Moore 2000). Yn debyg, caiff malwod ddŵr sydd wedi'u heintio gan barasitiaid o genws y *Schistosoma* eu hysglyfaethu dwywaith yn fwy aml o'u cymharu â malwod sydd heb yr haint; hynny gan eu bod yn symud llai ac yn gadael y dŵr yn llai aml i osgoi ysglyfaethwyr (Swartz et al. 2015). Hefyd, mae'r burum parasitig (*Candida humicola*) yn lleihau ymateb encilio a newid tymheredd ffafriol y broga (*Rana aurora*), sy'n cynyddu tebygolrwydd y brogaod o gael eu hysglyfaethu (Lefcort a Blaustein 1995). Mae parasitiaid o genws Diplostomum yn heintio llygaid pysgod megis y gobi crwn (*Neogobius melanostomus*) ymledol sydd yn lleihau eu gallu i osgoi ysglyfaethwyr (Flink et al. 2017). Yn yr arbrawf cyfredol, mae'n bosib bod cimychiaid yr afon a oedd wedi'u heintio yn newid eu hymddygiad i leihau'r risg o ysglyfaethwyr gan eu bod yn ymwybodol i ryw raddau eu bod yn methu encilio'n effeithlon. Yn yr un

modd, mae cramenogion yn lleihau eu symudiadau ac yn tueddu i aros mewn lloches wrth iddynt fwrw hengroen, cyfnod pan fyddant yn methu encilio ac yn fregus (Thomas 1965; Cromarty et al. 2000).

Yn yr astudiaeth hon, gwelwyd newid yn ymddygiad cimychiaid arwyddol yr afon ar ôl iddynt gael eu heintio gyda 1000 sbôr ml⁻¹ am gyfnod o wythnos. Roedd lefelau'r haint yng nghyrrff y cimychiaid yr afon a brofwyd yn y categorïau A2 ac A3, sy'n gymharol isel yn ôl y grwpiau a dynodir gan Vrålstad et al. (2009) (A7 yw lefel uchafswm y dosbarthiad hwn). Dangosodd Strand et al. (2012) bod cimychiaid arwyddol yr afon sydd wedi'u heintio â'r pla yn gollwng ~2700 sbôr yr wythnos ar gyfartaledd. Mae'n bosib gall heintio cimychiaid arwyddol yr afon â'r pla am gyfnod hirach ysgogi ymateb mwy eithafol o ran ymddygiad, neu hyd yn oed marwolaeth cimychiaid arwyddol yr afon (gweler Atodiad 2). Pwysig yw cofio bod cimychiaid arwyddol yr afon (yn ogystal â chimychiaid yr afon arall o Ogledd America) yn cael eu hystyried yn 'wrthiannol' i'r haint hon (Cerenius et al 2003; Svoboda et al. 2017), er bod tystiolaeth ddiweddar (e.e. Aydin et al. 2014; Edsman et al. 2015) yn awgrymu bod yr anifeiliaid yn gallu dioddef o'r haint (gweler hefyd Atodiad 2). Mae'n bosib caiff hyn goblygiadau o ran llwyddiant cimychiaid arwyddol yr afon sydd wedi'u heintio wrth iddynt ymledu i gynefinoedd newydd, er, mae'r rhywogaeth hon wedi llwyddo i gytrefu ecosystemau newydd yn Ewrop (gweler Pennod 2). Yn ogystal, mae'n bosib y gall parasit gael effaith ychydig yn wahanol ar rywogaethau tebyg (Reisinger et al. 2015), ac felly, mae'n bosib caiff pla cimychiaid yr afon effaith wahanol ar gimychiaid yr afon arall o Ogledd America. Yn draddodiadol, tybiwyd bod pob cimwch yr afon ymledol o Ogledd America wedi'u heintio gan y pla, ond, mae gwaith mwy diweddar wedi dangos bod nifer o boblogaethau yn byw heb yr haint. Er enghraifft, yn Ffrainc dim ond 20% o boblogaethau cimychiaid arwyddol yr afon a brofwyd oedd yn bositif am y pla (Filipová et al. 2013) tra 56.5% o boblogaethau oedd yn bositif ym Mhrydain (James et al. 2016). Oherwydd hyn, gallwn ragdybio bod poblogaethau sydd heb yr haint yn fwy tebygol o adael y dŵr ac i wasgaru dros y tir. Dylid ceisio profi'r ddamcaniaeth hon yn y dyfodol drwy arbrofion pellach yn y maes.

Yn gyfredol ym Mhrydain, tuedda polisi sefydliadau sy'n delio â chimychiaid yr afon ymledol (e.e. Asiantaeth yr Amgylchedd Lloegr neu Cyfoeth Naturiol Cymru) i gymryd yn ganiataol bod pob cimwch arwyddol yr afon yn cario'r pla, gan fod hyn yn diogelu

rhag lledu'r haint yn fwy effeithlon na delio gyda phoblogaethau sydd wedi'u heintio yn wahanol i rheini sydd heb yr haint. Oherwydd hyn, mae'n annhebygol y bydd canlyniadau'r astudiaeth bresennol yn effeithio ar bolisiau rheolaeth. Yn hytrach, mae'r astudiaeth yn ychwanegu at ein dealltwriaeth o ddylanwad pla cimychiaid yr afon ar gimychiaid yr afon sy'n 'wrthiannol' i'r haint. Posib bod y fath effaith cynnil yn medru esbonio, i ryw raddau, y rheswm am gwmp yn niferoedd cimychiaid arwyddol yr afon sydd o bwysigrwydd economaidd i wledydd Llychlynnaidd. Er enghraifft, mae tua 39% o stociau cimychiaid arwyddol yr afon yn Y Ffindir wedi cwmpo yn y degawd diwethaf (Jussila et al. 2014), posib oherwydd pla cimychiaid yr afon (Jussila et al. 2016).

O ran yr amser a dreuliodd yn y lloches gan gimychiaid yr afon yn yr arbrawf hwn, treuliodd yr unigolion hynny a oedd wedi'u heintio mwy o amser yn y lloches o'i gymharu â chyn iddynt gael eu heintio. Ond, gwelwyd hefyd gynnydd arwyddocaol yn yr amser a dreuliodd grŵp y rheolyddion yn y lloches. Mae'n bosib bod hyn oherwydd bod y broses o heintio/ffug-heintio wedi ysgogi i gimychiaid yr afon y ddau grŵp (h.y. rheolyddion a thriniaeth) i fod yn fwy petrusgar, ac o ganlyniad, iddynt dreulio mwy o amser yn y lloches ar y cyfan. Mae'n bosibl, felly, bod cynnydd yn yr amser a dreuliodd yn y lloches ddim yn uniongyrchol o ganlyniad i bla cimychiaid yr afon. Er hyn, roedd y cynnydd a welwyd yn yr amser a dreuliodd yn y lloches yn fwy i'r grŵp a gafodd eu heintio o'i gymharu â grŵp y rheolyddion, felly mae'n bosib rhagdybio bod y pla wedi chwarae rôl i gynyddu affinedd y cimychiaid yr afon tuag at y lloches. Mewn modd tebyg, mae parasitiaid mewngelloi *Microphallus* yn cynyddu affinedd cimychiaid rhydlyd yr afon (*Orconectes rusticus*) am loches (Reisinger et al. 2015).

Roedd cimychiaid yr afon mwy mewn maint yn tueddu i fod yn llonydd tu allan i'r lloches, yn llai tebygol o encilio ac yn fwy tueddol o ymateb trwy fygwth o'u cymharu ag unigolion llai mewn maint. Sefydla cimychiaid yr afon systemau hierarchaeth ddominyddol, sydd yn dibynnu yn fawr ar faint y corff; effeithia hyn ar allu unigolion i ennill adnoddau (Martin a Moore 2008). Mae cimychiaid yr afon mawr yn fwy bygythiadwy ac ymosodol (Nakata a Goshima 2003), canlyniad a gafodd ei gadarnhau yn yr arbrawf presennol. Yn ogystal, gan eu bod yn fwy parod i amddiffyn eu hunain, roedd cimychiaid yr afon mawr yn fwy tebygol o dreulio amser yn llonydd tu allan i'r

lloches; treuliodd cimychiaid yr afon llai mewn maint mwy o amser yn y lloches, mwy na thebyg gan eu bod yn fwy petrusgar.

Dangosodd yr astudiaeth hon bod haint cronig gan barasit ymledol yn newid ymddygiad anifeiliaid ymledol, hyd yn oed rhai sydd yn wrthiannol i'r parasit; bydd hyn yn lleihau eu tebygolrwydd o wasgaru ac yn effeithio ar eu llwyddiant yn ecosystemau newydd. Mae parasitiaid yn chwarae rôl allweddol o fewn ecosystemau a chymunedau (Hudson et al. 2006; Barber et al. 2017), ac mae'r astudiaeth hon yn ychwanegu tystiolaeth bod parasitiaid yn medru cael effaith anuniongyrchol sylweddol ar rywogaethau allweddol. Bydd hyn yn effeithio'n enwedig ar lwyddiant rhywogaethau ymledol wrth iddynt ymledu i ecosystemau newydd (Vilcinskas 2015; Dunn a Hatcher 2015; Blackburn ac Ewen 2016).

Pennod 6: Effaith tymheredd ar allu nofio a gwasgaru pysgod anfrodorol

Caiff llawysgrif ei haddasu o'r bennod hon, bydd yn cael ei chyflwyno i gyfnodolyn: Freshwater Biology. Thomas, J. R., Chapman, A. C., Williams, C., Davies, G., Wilson, C. A. M. E., Muhawenimana, V., Griffiths, S. W., Cable, J. The effect of temperature on swimming performance of non-native fish. JRT ysgrifennodd y llawysgrif. Casglwyd y data mewn cydweithrediad â AC, CW, GD, a VM. Cyfrannodd SWG, CAMEW a JC drwy oruchwilio'r gwaith a sylwi ar y llawysgrif.

6.1 Crynodeb

Caiff tymheredd ddylanwad sylweddol ar brosesau metabolig a ffisioleg mewn anifeiliaid, yn enwedig o fewn cynefinoedd dyfrol. Amrywia tymheredd y dŵr o dymor i dymor, a bydd newid hinsawdd yn arwain at gynydd yn nhymeredd cyfartalog y byd yn ogystal ag amllder hafau eithafol o gynnes. Effeithia tymheredd ar ddosraniad anifeiliaid, yn ogystal â llwyddiant ymledwyr. Mae'r swilyn tagell-goch (*Lepomis gibbosus*) a'r llyfrothen uwchsafn (*Pseudorasbora parva*) yn bysgod estron i Brydain ac erys diffyg gwybodaeth ar yr effaith caiff tymheredd ar eu gallu i wasgaru. Er mwyn llenwi'r bwlch gwybodaeth hwn, profwyd perfformiad nofio parhaus (Arbrawf 1, U_{Crit}) a chflym (Arbrawf 2, ymateb-C) y swilyn tagell-goch a'r llyfrothen uwchsafn mewn tymereddau 15, 20 a 25°C. Darganfuwyd bod perfformiad nofio'r llyfrothen uwchsafn yn uwch na'r swilyn tagell-goch, a gafodd tymheredd effaith bositif ar berfformiad nofio parhaus y ddwy rywogaeth. O ran perfformiad nofio cyflym, ymatebodd y llyfrothen uwchsafn yn arafach na'r swilyn tagell-goch, ac effeithiodd tymheredd yn bositif ar ymateb y rhywogaeth honno. Trafodir goblygiadau'r canlyniadau i reolaeth y ddwy rywogaeth a'u photensial i wasgaru dros gyfnodau cynnes ac yn sgil newid hinsawdd.

6.2 Cyflwyniad

Effeithir rhywogaethau ymledol nid yn unig gan ffactorau biotig yn eu cynefin newydd (megis parasitiaid, gweler Pennod 5 neu ryngweithiadau â rhywogaethau cynhenid, Pennod 7), ond hefyd gan ffactorau anfiotig. Cysidrir tymheredd fel y prif ffactor anfiotig sydd yn effeithio ar organebau dyfrol (Hannah et al. 2008); hynny oherwydd bod tymheredd yn rheoli dosraniad, goroesiad, tyfiant a metabolig organebau (Hannah a Garner 2015). O ganlyniad, bydd y nodweddion bywyd hyn yn amrywio wrth i dymheredd y dŵr newid yn dymhorol, ond hefyd dros gyfnod hirdymor wrth i'r hinsawdd gynhesu yn fyd-eang (Bates et al. 2008; Jonsson a Jonsson 2009).

Yn gyffredinol, credir bod rhywogaethau ymledol yn fwy goddefgar o newidiadau i dymheredd dŵr o'u cymharu â rhywogaethau cynhenid (Bates et al. 2013). Er enghraifft, mae berdys ymledol yn medru goroesi tymereddau eithafol yn well o'u cymharu â rhai cynhenid (Lejeusne et al. 2014; Marie et al. 2017). Yn ogystal, yn Siapan, mae cimychiaid arwyddol yr afon (*Pacifastacus leniusculus*) ymledol yn medru dioddef tymheredd hyd at 31.1°C, hynny 4.1°C yn uwch o'u cymharu â chimychiaid yr afon cynhenid (*Cambaroides japonicus*) (Nakata et al. 2002). Mewn ecosystemau morol, mae infertebratau ymledol yn medru dioddef diffyg ocsigen, eithafion halltedd a thymereddau straenus yn fwy effeithlon, ac yn fwy tebygol o oroesi o'u cymharu â rhywogaethau cynhenid (Lenz et al. 2011). Ceir darogan, felly, y bydd nifer o rywogaethau ymledol yn ffynnu, tra bydd rhai cynhenid yn crebachu (Bierwagen et al. 2008; Clarke 2009; Gallardo ac Aldridge 2013).

O'r rhywogaethau hynny a gyflwynir i ecosystem newydd, fel rheol, canran isel (tua 1%) yn unig sy'n goroesi i fod yn rai ymledol ac achosi niwed ecolegol neu economaidd (Williamson a Fitter 1996; Gollasch a Nehring 2006; Chapple et al. 2012). Mewn rhai achosion, cynhelir poblogaethau bychan o rywogaethau anfrodorol sy'n tyfu'n araf, heb wasgaru ymhell nac achosi problemau amgylcheddol; cysidrir y rhywogaethau hyn fel rhai sydd mewn cyfnod oedi (*lag-phase*) (Sakai et al. 2001). Er enghraifft, yn achos cranc manegog Tsieina (*Eriocheir sinensis*), cafodd y rhywogaeth ei chyflwyno i Brydain yn 1935, er ni ddatblygodd yn anifail ymledol nes tua 40 mlynedd yn ddiweddarach, a hynny oherwydd marwolaeth unigolion hynaf y boblogaeth yn ystod cyfnod o sychder eithafol (Attrill a Thomas 1996; Herborg et al. 2005). Heb gystadleuaeth am adnoddau oddi wrth yr oedolion mawr, llwyddodd canran uchel o grancod ifanc fyw i oedran atgenhedlu, a ffynnodd y boblogaeth (Attrill a Thomas 1996; Herborg et al. 2005). Mewn modd tebyg, mae'n bosib gall newid hinsawdd ysgogi rhywogaethau anfrodorol sydd o fewn cyfnod oedi i wasgaru ymhellach, a dod yn rai ymledol, niweidiol (Zięba et al. 2010).

Cyflwynwyd o leiaf 38 rhywogaeth o bysgod anfrodorol i Gymru a Lloegr, er mai dim ond 24 o'r rheini sydd yn dal yn bresennol yn gyfredol (Britton et al. 2010b). O'r rhywogaethau hyn, ceir rhai sydd wedi llwyddo i ymledu a rhai eraill sydd wedi parhau heb effaith sylweddol. Mae'n bosib bod rhai o'r rhywogaethau hyn mewn cyfnod oedi,

ac mae modelau cyfateb-hinsoddol (Britton et al. 2010b; Fletcher et al. 2016) wedi dangos bod nifer ohonynt gyda'r potensial i ymledu lawer ymhellach, yn enwedig yn sgil newid hinsawdd. Canolbwyntia'r bennod hon ar ddwy o'r rhywogaethau hyn, sef y swilyn tagell-goch (*Lepomis gibbosus*), a'r llyfrothen uwchsafn (*Pseudorasbora parva*). Astudiwyd y ddwy rywogaeth hyn gan eu bod yn debygol o gynyddu eu cwmpas yn Ewrop, gan effeithio'n sylweddol ar ffawna cynhenid (Copp et al. 2004; Davies a Britton 2014, 2016) a hefyd gan eu bod, yn gyfredol, o ddiddordeb i Asiantaeth yr Amgylchedd Lloegr o ran strategaethau rheolaeth (Davies cyfath. pêrs.).

Yn gyfredol, mae cwmpas y swilyn tagell-goch a'r llyfrothen uwchsafn wedi'i gyfyngu i nifer fechan o lynnoedd ym Mhrydain (Booy et al. 2015), er bod y ddwy rywogaeth yn rhai ymledol nodedig dros y byd, yn enwedig ar gyfandir Ewrop (Britton et al. 2010b; Almeida et al. 2014). Cysidrwyd y llyfrothen uwchsafn, a gyflwynwyd o Asia, fel pysgodyn mwyaf ymledol Ewrop (Britton a Davies 2010). Yn ogystal, dynododd Casal (2006) y swilyn tagell-goch, sy'n wreiddiol o Ogledd America, yn un o bysgod mwyaf dinistriol y byd. Er hyn, cyflwynwyd y swilyn tagell-goch i Brydain dros ganrif yn ôl, a hyd yn hyn nid yw'r rhywogaeth wedi ymledu i'r fath raddau (Klaar et al. 2004; Copp et al. 2004; Tomeček et al. 2007). Ar y llaw arall, bu'r llyfrothen uwchsafn yn bresennol ym Mhrydain ers 1996, ac erbyn 2010 fe'u darganfuwyd mewn o leiaf 32 llyn (Britton a Davies 2010). Cychwynnwyd ar ymgyrch i waredu'r rhywogaeth o Brydain, ac erbyn 2014, lleihawyd y nifer o boblogaethau i wyth (Brazier 2014). Er hyn, mae potensial i'r poblogaethau hynny i ymledu ymhellach, ac mae'r tebygolrwydd i bysgod newydd gael eu cyflwyno yn y dyfodol yn uchel (Zięba et al. 2010). O ran y swilod tagell-goch mae potensial i'r rhywogaeth hon ymledu yn y dyfodol, yn enwedig yn sgil newid hinsawdd (Britton et al. 2010b) ac felly gall y rhywogaeth gael ei thargeddi i'w difa. Prif nod y bennod hon oedd asesu effaith tymheredd ar botensial y ddwy rywogaeth i wasgaru; yn ogystal, cymharwyd y ddwy rywogaeth, er mwyn esbonio sut mae'r ddwy rywogaeth wedi ymledu mewn patrwm gwahanol.

Oherwydd potensial y swilyn tagell-goch a'r llyfrothen uwchsafn i effeithio'n negyddol ar fioamrywiaeth Prydain, pwysig yw deall sut effaith caiff ffactorau anfiotig megis tymheredd ar eu gallu i symud ac i wasgaru. Yn aml, gwasgara pysgod ymledol trwy nofio allan o'u llyn cartrefol a thrwy nentydd neu afonydd tuag at gynefinoedd newydd (Davies a Britton 2016). I wneud hyn, defnyddia'r pysgod gwahanol ffyrdd o nofio er

mwyn symud (O'Steen a Bennet 2003; Tierny 2011). Un ffordd o fesur gallu pysgod i wasgaru yw asesu perfformiad nofio (Plaut 2001; Peake 2008; Tierny 2011). Bu U_{crit} (cyflymder nofio critigol) yn fodd safonol o fesur gallu nofio parhaus pysgod (Plaut 2001; Tierney 2011). Yn gyffredinol, caiff pysgodyn ei brofi mewn llithren ddŵr neu dwannel nofio, lle rheolir cyflymder y dŵr i lefel benodol. Caiff cyflymder y dŵr ei gynyddu mewn stepiau dros gyfnod penodol (5 cm e^{-1} bob 10 mun yn yr arbrawf presennol). Cyfrifwyd U_{crit} gan ddefnyddio gwerth cyflymder y dŵr a'r amser pan fydd y pysgodyn yn blino ac yn methu nofio ymhellach. Mae U_{crit} yn gyfatebol i weithgaredd, cyfradd fetabolig a maint corff pysgod; golyga hynny bod profion U_{crit} yn berthnasol er mwyn asesu gallu ffisegol a ffisiolegol pysgod i wasgaru (Plaut 2001). Yn ogystal â mesuriadau aerobig U_{crit} , posib mesur ymateb cyflym, anaerobig pysgod; diben y fath ymateb yn y bôn yw osgoi ysglyfaethwyr (Eaton et al. 1977; Temple et al. 1997), ond bydd pysgod hefyd yn defnyddio'r fath nofio gyflym wrth iddynt nofio yn llif uchel (Tierney 2011). Gelwir yr ymateb hwn yn ymateb-C, gan i bysgod ffurfio siâp C wrth iddynt wrthdroi'r pen o afael ysglyfaethwyr.

Wrth asesu effaith tymheredd ar berfformiad nofio pysgod, down i ddeall eu potensial i wasgaru ar hyd afonydd a nentydd i gynefinoedd newydd. Yn benodol, nod yr arbrofion hyn oedd mesur effaith tymheredd ar ddau fesur o berfformiad nofio parhaus (Arbrawf 1) a chyflym (Arbrawf 2) y swilyn tagell-goch a'r llyfrothen uwchsafn.

6.3 Methodoleg

6.3.1 Nodyn moesegol

Ymgwymerwyd â'r arbrofion hyn yn unol â chanllawiau Cymdeithas Astudiaethau Ymddygiad Anifeiliaid, ac yn achos y profion U_{crit} , cynhaliwyd yr arbrofion yn unol â rheolau y Swyddfa Gartref (rhif trwydded personol IB/352DF2C). Fel pysgod ymledol, cadwyd y swilod tagell-goch a llyfrothod uwchsafn o dan drwydded Cefas (W C IFLA 002) ym Mhrifysgol Caerdydd. Cafodd pob pysgodyn eu gor-hanesthateiddio ar ddiwedd yr arbrofion, yn unol â Deddf Bywyd Gwyllt a Chefn Gwlad, 1981.

6.3.2 Casglu a chynnal anifeiliaid

Yn yr arbrofion hyn, mesurwyd gallu nofio cyflym (ymateb-C / *C-start*) a pharhaus (U_{crit}) llyfrothod uwchsafn a swilod tagell-goch. Darparwyd y pysgod gan Asiantaeth yr Amgylchedd Lloegr. Casglwyd swilod tagell-goch ifanc (*Lepomis gibbosus*) o lyn

bysgota yn Ne-orllewin Lloegr ym mis Medi 2015 tra casglwyd llyfrothod uwchsafn (*Pseudorasbora parva*) o lyn bysgota tebyg yn yr un ardal ym mis Mehefin 2016. Dangosodd y swilyn tagell-goch ymaeddfedrwydd hwyr a thyfiant araf ym Mhrydain (Copp et al. 2002), ac felly unigolion anaeddfed yn unig oedd yn bosib i'w chasglu. Cludwyd y pysgod i labordy dyfrol Prifysgol Caerdydd, a chawsant eu trosglwyddo i danciau a oedd yn cynnwys 100 L o ddŵr di-glorîn yn ogystal â llochesi (potiau plastig). Cynhaliwyd tymheredd o 13 ± 1 °C yn y tanciau, a system goleuni 16 awr o olau : 8 awr o dywyllwch yn y labordy. Bwydwyd y pysgod yn ddyddiol gyda *Tubifex*. Er mwyn cynnal safon dŵr da yn y tanciau, cyfnewidiwyd 50% o'r dŵr gyda dŵr newydd yn wythnosol.

Yn dilyn cyfnod i ymaddasu yn y labordy (> pythefnos), cafodd y pysgod eu hanestheteiddio (trwy ddefnyddio MS-222), eu pwyso a mesur, a thynnwyd llun ohonynt o'r ochr er mwyn amcangyfrif arwynebedd yr asgell gynffon gan ddefnyddio meddalwedd ImageJ (Schneider et al. 2012). Cymerwyd y mesuriad hwn gan bod asgell gynffon pysgodyn yn effeithio'n gryf ar eu gallu nofio (Borazjani 2013). Yn ogystal, cafodd y swilod tagell-goch eu tagio er mwyn gallu adnabod unigolion o fewn tanciau cymysg. Cafodd y tagiau PIT (Passive Integrated Transponder; 7 mm x 1.35 mm; ISO 11784 [134.2kHz]; Loligo® Systems, Toldboden, Denmark). Ni thagiwyd y llyfrothod uwchsafn, gan i Stakénas et al. (2009) ddangos bod y broses yn achosi marwolaeth uchel yn y rhywogaeth hon. Bu'r broses tagio yn 100% effeithiol yn y swilod tagell-goch, gyda phob unigolyn yn goroesi.

Ar ôl mis o wellhad wedi'r broses anestheteiddio, rhannwyd $n = 60$ o swilod tagell-goch i dri thanc 100 L ($n = 20$ ymhob tanc). Roedd gwresogydd tanddwr ymhob tanc (200 W), a chynyddwyd tymheredd y tanciau i 15, 20 neu 25°C (1-2°C bob dydd er mwyn i'r pysgod gael amser i ymgylfarwyddo). Yn achos y llyfrothod uwchsafn, rhannwyd $n = 90$ ohonynt i dri thanc 100 L ($n = 30$ ymhob tanc), a chynyddwyd y tymheredd yn yr un modd. Cynhaliwyd y ddwy rywogaeth yn y tymereddau hyn am 4 wythnos cyn i'r arbrofion ddechrau (Tabl 6.1).

Ar gyfer yr arbrofion a ddisgrifir isod, defnyddir rhai o'r swilod tagell-goch yn y ddau brawf nofio (parhaus a chyflym), gan eu bod yn bosib i'w hadnabod a sicrhau bod pob unigolyn yn cael o leiaf wythnos i adfer ar ôl yr arbrawf cyntaf. Gan nad oedd hyn yn

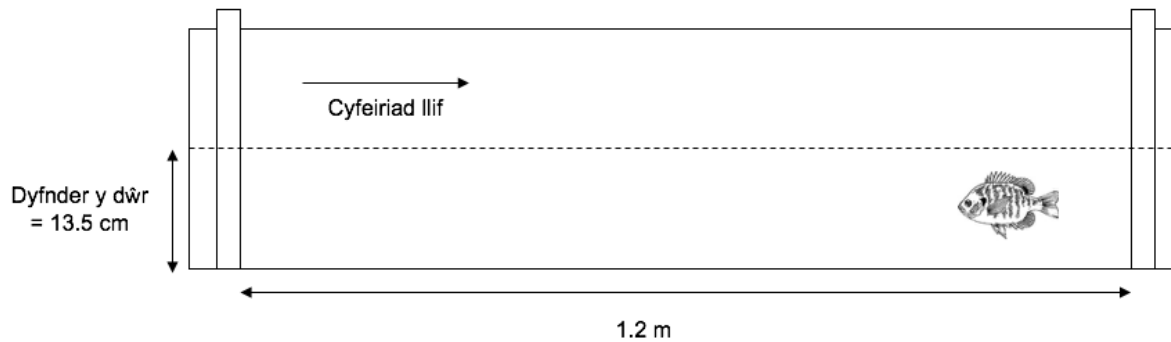
bosib yn achos y llyfrothod uwchsafn, defnyddiwyd gwahanol unigolion yn y ddwy brawf, a symudwyd y pysgod i danc gwahanol ar ôl iddynt gymryd rhan yn naill ai y prawf nofio ymateb cyflym neu barhaus.

Tabl 6.1 – Mesuriadau pysgod (swilod tagell-goch neu llyfrothod uwchsafn) a ddefnyddiwyd ym mhroffion nofio cyflym (ymateb-C) a parhaus (U_{Crit}). Dynodir y cyfeiriornad safonol gan \pm .

Rhywogaeth	Prawf nofio	Tymheredd °C	N	Hyd safonol (mm)	Arwynebedd y cynffon (mm ²)
Swilyn tagell-goch	Ymateb - C	15	15	64.7 (\pm 2.6)	298.1 (\pm 20.8)
		20	15	64.4 (\pm 2.4)	309.2 (\pm 29.7)
		25	15	62.3 (\pm 1.9)	311.4 (\pm 23.2)
	U_{Crit}	15	10	69.4 (\pm 3.2)	335.2 (\pm 29.6)
		20	13	63.8 (\pm 2.5)	292.4 (\pm 28.1)
		25	9	61.4 (\pm 2.1)	293.4 (\pm 22.5)
Llyfrothen uwchsafn	Ymateb - C	15	10	56.9 (\pm 2.4)	157.0 (\pm 13.7)
		20	10	52.7 (\pm 1.6)	124.2 (\pm 9.4)
		25	9	54.8 (\pm 2.0)	140.5 (\pm 7.0)
	U_{Crit}	15	15	51.9 (\pm 1.4)	125.0 (\pm 7.8)
		20	9	51.4 (\pm 3.5)	123.2 (\pm 14.5)
		25	12	53.2 (\pm 1.9)	114.3 (\pm 8.0)

6.3.3 Arbrawf 1 - Gallu nofio parhaus (U_{Crit})

Bu U_{Crit} yn fodd o asesu gallu nofio parhaus pysgod (Tierny 2011). Yn Arbrawf 1, mesurwyd U_{Crit} y swilyn tagell-goch a'r llyfrothen uwchsafn o fewn llithren ddŵr yng Nghanolfan Ymchwil Hydro-amgylcheddol, Yr Ysgol Beirianeg, Prifysgol Caerdydd. Cynhaliwyd y profion o fewn adran 1.2 m o hyd o fewn y llithren, a rhoddwyd sythwyr-llif naill ben yr adran er mwyn sythu'r llif a chadw'r pysgod yn yr ardal briodol. Roedd tymheredd dŵr y llithren yn cyfateb i'r tymheredd cynhaliwyd y pysgodyn ynddo cynt (15, 20 neu 25°C).



Ffigwr 6.1 – Adran 1.2 m o lithren ddŵr a ddefnyddiwyd er mwyn asesu perfformiad nofio parhaus (U_{crit}) y swilyn tagell-goch (*Lepomis gibbosus*) a'r llyfrothen uwchsafn (*Pseudorasbora parva*). Nid yw'r ffigwr wedi ei ddylunio i raddfa.

Cyfrifwyd U_{crit} o'r hafaliad isod. O fewn llithren (Ffig. 6.1), cynyddir cyflymder y dŵr mewn camau penodol (5 cm e^{-1} bob 10 mun) nes i'r pysgodyn flino a methu nofio ymhellach.

$$U_{\text{crit}} = U_i + [U_{ii} (T_i / T_{ii})]$$

gyda,

U_i - Cyflymder y cam olaf nofiodd y pysgodyn am y 10 mun llawn (cm e^{-1})

U_{ii} - Cyflymder cynnydd y dŵr (5 cm e^{-1} yn yr arbrawf hwn)

T_i – Yr amser aeth heibio yn y cam olaf (e)

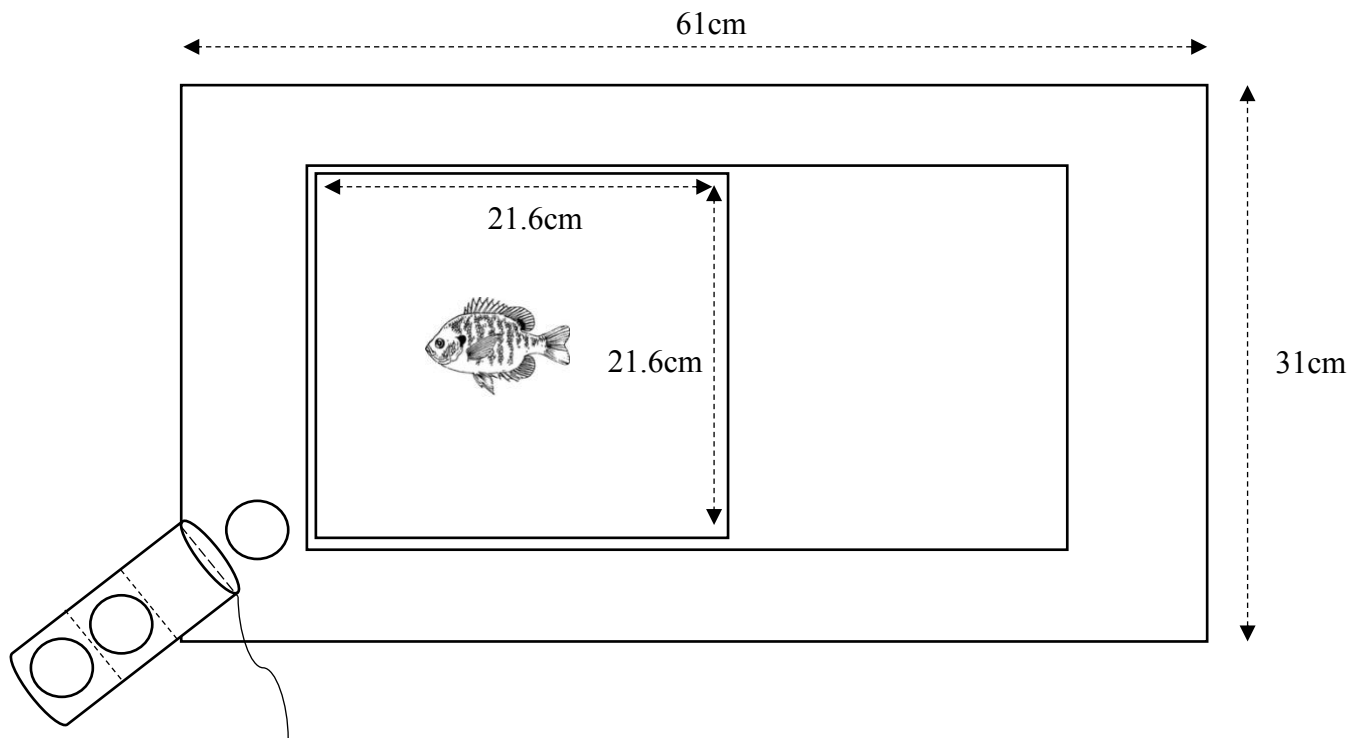
T_{ii} - Yr amser ymhob cam (600 e yn yr arbrawf hwn)

Yn achos y llyfrothod uwchsafn, bu i rai o'r pysgod ($n = 7$), y rhan fwyaf ohonynt o driniaeth 20°C ($n = 6$), nofio am > 2 awr, gan gyrraedd lefel uchafswm llif y llithren ($27\text{-}28 \text{ L e}^{-1}$). Yn yr achosion hyn, gadawyd y pysgod i nofio yn y llif uchafswm nes iddynt flino (h.y. roedd y cam olaf, T_i , yn fwy na 10 munud), neu terfynwyd y prawf ar ôl 5 awr ($n = 4$).

6.3.4 Arbrawf 2 – Ymateb-C

Yn ystod Arbrawf 2, astudiwyd effaith tymheredd ar ymateb nofio cyflym (ymateb-C) y pysgod. Bu ymateb nofio cyflym yn fesur sydd wedi'i rannu i ddau ran, sef yr ymateb-C, ac yna gwrthdroad y cynffon (gweler Eaton et al. 1977; Tierny 2011; Gerry et al. 2012). Yma, mesurwyd cyflymder yr ymateb-C. Gosodwyd un pysgodyn mewn tanc (Ffig. 6.2), gan adael iddo ymaddasu am 30 mun. Roedd tymheredd y tanc yn cyfateb i'r tymheredd y cynhaliwyd y pysgodyn ynddo cynt ($15, 20$ neu 25°C). Wedi'r 30 mun,

dychrynwyd y pysgodyn gan adael un bêl golff i gwmpo i'r dŵr bob 5 mun ($n = 3$ ymateb). Recordiwyd ymateb y pysgodyn gan ddefnyddio camera digidol (Sony HDR-CX405) a dadansoddwyd cyflymder (cm e^{-1}) y pysgod wrth iddynt ymateb (gwneud siâp C) trwy ddefnyddio meddalwedd 'Tracker'.



Ffigwr 6.2 – Cynllun arbrofol ar gyfer mesur ymateb-C (nofio cyflym) y pysgod. Cwmpwyd pêl golff i'r tanc er mwyn ysgogi ymateb-C gan y pysgodyn. Dangosir swilyn tagell-goch yn yr ardal mesur (*Lepomis gibbosus*) fel enghraifft. Ni chaiff y ffigwr ei dylunio i raddfa.

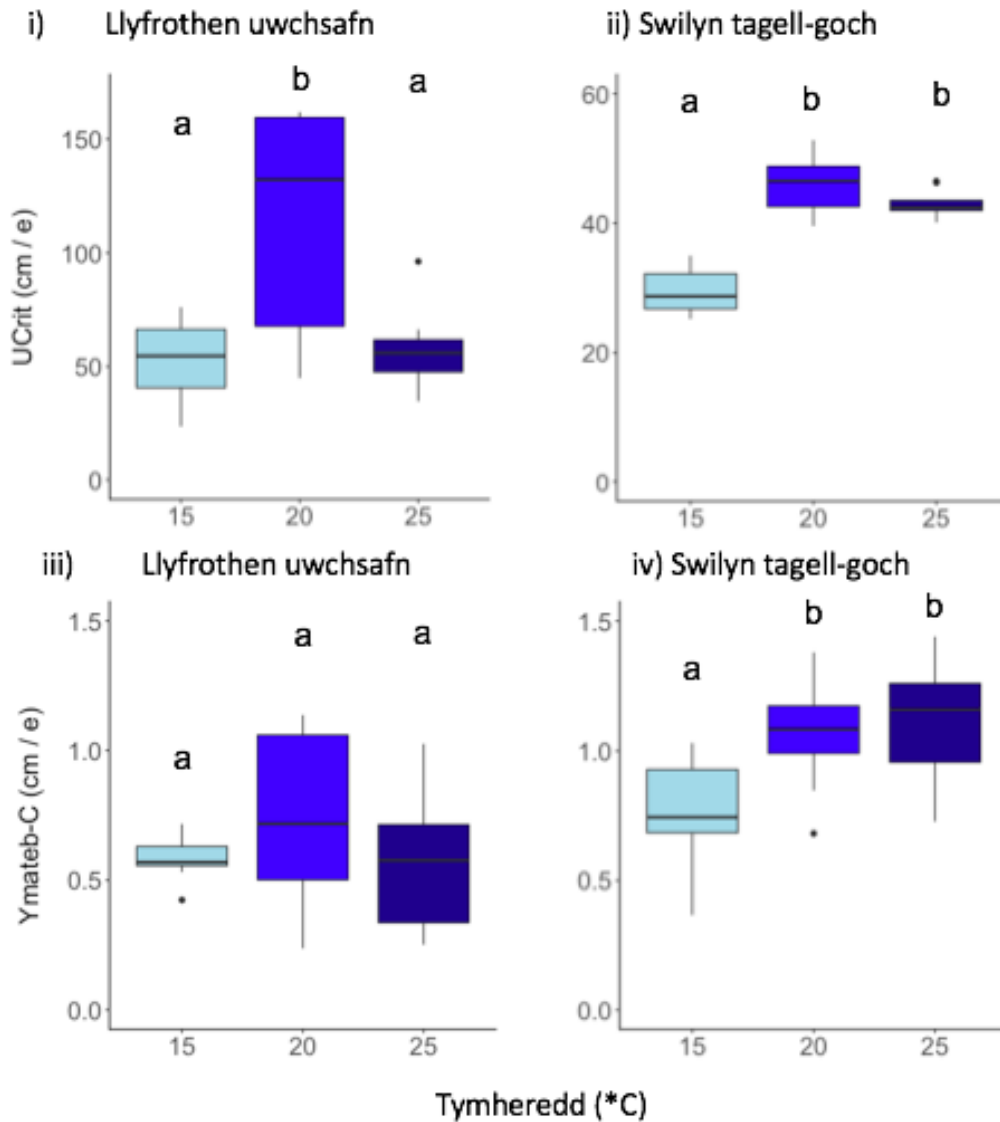
6.3.5 Dadansoddiad ystadegol

Defnyddiwyd pedwar model llinol cyffredin (MLIC) gyda theulu *gaussian* a naill ai linc *identity* neu *log* i asesu effaith tymheredd, hyd y corff ac arwynebedd asgell gynffon y pysgod ar gyflymder ymateb-C neu U_{crit} llyfrothod uwchsafn a swilod tagell-goch (Tabl 6.2). Yn ogystal, cynhwyswyd rhyw'r llyfrothod uwchsafn yn y modelau. Lleihawyd y modelau gan dynnu'r term lleiaf arwyddocaol mewn camau nes i'r modelau gynnwys termau arwyddocaol ($p < 0.05$) yn unig (Crawley 2007). Cafodd y dadansoddiad ystadegol ei berfformio gan ddefnyddio meddalwedd R (R Core Team 2017).

6.4 Canlyniadau

Yn Arbrawf 1, o ran mesuriadau nofio parhaus (U_{crit}), roedd gallu nofio'r llyfrothod uwchsafn yn uwch o'u cymharu â'r swilod tagell-goch ($t_{1,65} = 7.084$, $p < 0.001$). Amrywiodd mesuriadau U_{crit} y swilod tagell-goch rhwng 25.23 - 52.81 cm e^{-1} (cyfartaledd $40.03 \pm 1.41 \text{ cm e}^{-1}$) a'r llyfrothod uwchsafn rhwng 23.69 - 161.93 cm e^{-1} (cyfartaledd $70.09 \pm 6.29 \text{ cm e}^{-1}$).

Cafodd tymheredd effaith arwyddocaol ar berfformiad nofio U_{crit} y ddwy rywogaeth (Tabl 6.2; Ffig. 6.3). Yn benodol yn achos y swilod tagell-goch, o'i gymharu â thriniaeth 15°C (U_{crit} cyfartalog = $29.59 \pm 1.09 \text{ cm e}^{-1}$), roedd U_{crit} y pysgod tua 36% yn uwch yn nhriniaeth 20°C (U_{crit} cyfartalog = 45.92 ± 1.123 , $t_{2,28} = 11.964$, $p < 0.001$) a 25°C (U_{crit} cyfartalog = $43.14 \pm 0.69 \text{ cm e}^{-1}$, $t_{2,28} = 9.602$, $p < 0.001$). Doedd dim gwahaniaeth arwyddocaol rhwng U_{crit} y swilod tagell-goch yn nhriniaethau 20 a 25°C (Ffig. 6.3ii). Ni gafodd hyd corff y swilod tagell-goch effaith ar U_{crit} , ond roedd yna berthynas bositif arwyddocaol rhwng arwynebedd yr asgell gynffon â U_{crit} ($t_{1,28} = 2.847$, $p = 0.008$).



Ffigwr 6.3 – Perfformiad nofio parhaus (U_{Crit} - i, ii) a chyflym (ymateb-C - iii, iv) y llyfrothen uwchsafn (*Pseudorasbora parva*; i, iii) a'r swilyn tagell-goch (*Lepomis gibbosus*; ii, iv) yn nhymereddau 15, 20 a 25°C. Dynodir effaith ystadegol arwyddocaol gan lythrennau gwahanol (o fewn pob graff).

Roedd perfformiad nofio U_{Crit} y llyfrothod uwchsafn tua 55% yn uwch yn nhriniaeth 20°C (U_{Crit} cyfartalog = $117.3 \pm 16.52 \text{ cm e}^{-1}$) o'u cymharu â physgod yn nhriniaeth 15°C (U_{Crit} cyfartalog = $53.49 \pm 3.99 \text{ cm e}^{-1}$, $t_{2,34} = -4.771$, $p < 0.001$) a 25°C (U_{Crit} cyfartalog = $56.81 \pm 4.49 \text{ cm e}^{-1}$, $t_{2,34} = -3.972$, $p < 0.001$). Doedd dim gwahaniaeth arwyddocaol rhwng U_{Crit} y llyfrothod uwchsafn yn nhriniaethau 15 a 25°C a ni effeithiodd rhyw, hyd y corff nac arwynebedd yr asgell gynffon yn arwyddocaol ar U_{Crit} y rhywogaeth hon.

Yn Arbrawf 2, roedd cyflymder ymateb-C y llyfrothod uwchsafn yn arafach o'i gymharu â'r swilod tagell-goch (ymateb-C cyfartalog, llyfrothen uwchsafn = $0.626 \pm 0.047 \text{ cm e}^{-1}$, swilyn tagell-goch = $0.993 \pm 0.041 \text{ cm e}^{-1}$; $t_{1,70} = -6.034$, $p < 0.001$).

O ran perfformiad nofio cyflym y swilod tagell-goch, ymatebodd y pysgod yn nhriniaeth 20°C (cyflymder ymateb-C cyfartalog = $1.074 \pm 0.048 \text{ cm e}^{-1}$, $t_{2,42} = 3.395$, $p < 0.001$) a 25°C (cyflymder ymateb-C cyfartalog = $1.151 \pm 0.067 \text{ cm e}^{-1}$, $t_{2,42} = 4.806$, $p < 0.001$) yn arwyddocaol gyflymach o'u cymharu â physgod yn nhriniaeth 15° (ymateb-C cyfartalog = $0.753 \pm 0.049 \text{ cm e}^{-1}$). Ni chafodd hyd y corff nac awynebedd yr asgell gynffon effaith ar ymateb-C y swilod tagell-goch. Ni effeithiodd tymheredd, hyd y corff, rhyw nac arwynebedd yr asgell gynffon effaith arwyddocaol ar ymateb y llyfrothen uwchsafn.

Tabl 6.2 – Canlyniadau modelau llinol cyffredin. Dangosir y newidyn dibynnol (y) a'r newidynnau annibynnol (x) a gafodd eu cynnwys yn y modelau. Amlygir canlyniadau ystadegol arwyddocaol gyda *. Cymharwyd lefelau o fewn ffactorau arwyddocaol gan ddefnyddio'r pecyn "lsmeans" (cymariaethau *post-hoc*). g.r. = graddau rhyddid (*degrees of freedom*).

Rhywogaeth	Newidyn (y)	dibynnol	Newidynnau annibynnol (x)	Yst. F (g.r.)	P	Cymariaethau <i>post-hoc</i> Tukey-HSD	Yst. t	P		
Llyfrothen uwchsafn	Ymateb-C		Tymheredd	0.290 (2, 22)	0.751					
			Rhyw	3.261 (2, 24)	0.055					
			Hyd y corff	2.162 (1, 25)	0.154					
			Arwynebedd yr asgell gynffon	0.646 (1, 27)	0.429					
	U _{Crit}		Tymheredd	12.009 (2, 34)	<0.001*	15 – 20 15 – 25 20 – 25	-4.771 -0.557 3.972	<0.001* 0.843 <0.001*		
			Rhyw	0.048 (2, 30)	0.954					
			Hyd y corff	0.759 (1, 33)	0.390					
			Arwynebedd yr asgell gynffon	0.729 (1, 32)	0.399					
			Swilyn tagell-goch	Ymateb-C	Tymheredd	14.396 (1, 41)	<0.001*	15 – 20 15 – 25 20 – 25	-3.935 -4.806 -0.977	<0.001* <0.001* 0.592
					Hyd y corff	0.010 (1, 40)	0.754			
U _{Crit}		Arwynebedd yr asgell gynffon	1.742 (2, 42)	0.194						
		Tymheredd	88.989 (2, 28)	<0.001*	15 – 20 15 – 25 20 – 25	- 11.964 -9.602 2.085	<0.001* <0.001* 0.093			
		Hyd y corff	0.312 (1, 27)	0.581						
		Arwynebedd yr asgell gynffon	7.981 (1, 28)	0.009*						

6.5 Trafodaeth

Yn y bennod hon, dangosir bod tymheredd y dŵr yn effeithio'n sylweddol ar allu nofio pysgod ymledol. Am y tro cyntaf, dangoswyd cynnydd ym mherfformiad nofio parhaus y swilyn tagell-goch a'r llyfrothen uwchsafn yn nhymereddau uwch, ac yn gyffredinol, darganfuwyd bod gallu nofio parhaus y llyfrothen uwchsafn lawer yn uwch o'i gymharu â'r swilyn tagell-goch. Awgryma hyn bod potensial uwch i'r llyfrothen uwchsafn wasgaru ymhellach o fewn afonydd Prydain. Yn ogystal, bydd tymereddau cynhesach yn cynyddu'r tebygolrwydd i'r ddwy rywogaeth i ledu yn gyffredinol.

Ffocws yr arbrawf hwn oedd asesu effaith tymheredd ar wasgariad; defnyddir asesiadau o berfformiad nofio pysgod gan fod y mesuriadau hyn yn ffordd safonol o astudio eu gallu ffisegol a ffisiolegol i nofio (h.y. egniedd cyhyrau, mecanwaith nofio), ac felly i wasgaru. Caiff profion perfformiad nofio eu defnyddio i asesu dylanwad ffactorau anfiotig neu fiotig ar ffitrwydd, gallu i wasgaru neu i lywio llwybrau bysgod (Peake 2008; Tierny 2011). Yn achos pysgod cynhenid pwysig, defnyddir gwybodaeth am eu gallu nofio i geisio gwella cynefinoedd trwy gynorthwyo'r pysgod i wasgaru (e.e. llwybrau pysgod). Er enghraifft, gan ddefnyddio llithren ddŵr, dangosodd Dockery et al. (2017) bod y ddarsen hirdrwyng (*Rhinichthys cataractae*) yn medru goroesi llif hyd at 64 cm e^{-1} wrth symud dros lwybr pysgod, er mae 20% o'r pysgod yn unig lwyddodd i groesi'r llwybr bysgod mewn llif o 122 cm e^{-1} . Crynhoa Peake (2008) wybodaeth ar berfformiad nofio parhaus amryw eang o bysgod, gan berthnasu'r wybodaeth i'w gallu i lywio llwybrau pysgod a chwlfperi. O ran rheoli pysgod ymledol, gall gwybodaeth ar eu gallu nofio helpu i flaenoriaethu poblogaethau ar gyfer eu gwaredu; hynny yw, gellid targedu'r 'nofwyr da' hynny sydd â siawns uchel o wasgaru i fyny'r afon.

Prif ganlyniad yr astudiaeth bresennol oedd bod tymheredd y dŵr yn effeithio'n sylweddol ar berfformiad nofio parhaus y swilyn tagell-goch a'r llyfrothen uwchsafn. Dangosodd astudiaethau blaenorol bod tymheredd yn effeithio ar berfformiad nofio pysgod drwy newid prosesau biogemegol a ffisiolegol (Alsop et al. 1999; O'Steen a Bennett 2003; Tierny 2011). Yn gyffredinol, dibynna prosesau aerobig ar dymheredd yn fwy na phrosesau anaerobig (Bennett 1978, 1990). Fel rheol, cynyddda perfformiad nofio wrth i'r tymheredd gyrraedd lefel optimaidd y rhywogaeth, gan ostwng wrth i'r tymheredd fynd dros yr optima (Randall a Brauner 1991) er fodola gwahaniaethau

rhyngrywogaethol. Er enghraifft, dangosodd Hammill et al. (2004) bod perfformiad nofio pysgod mosgitos dwyreiniol (*Gambusia holbrooki*) yn uwch yn nymheredd o 18°C o'i gymharu â 30°C, hynny oherwydd bod y pysgod a gedwir yn nymheredd 18°C yn datblygu 40% yn fwy o ffibrau cyhyrol aerobig. Ar y llaw arall, dangosodd y tilapia (*Oreochromis niloticus*) berthynas i'r gwrthwyneb; roedd tilapia yn nymheredd o 30°C yn nofwyr arwyddocaol gwell o'u cymharu â physgod yn 20°C, tra ni nofiodd y pysgod hynny yn nymheredd 15°C o gwbl (Alsop et al. 1999). Gwelir canlyniad tebyg yn yr astudiaeth hon.

Cyrraedd U_{crit} y pysgod uchafswm yn nhriniaeth 20°C, sy'n awgrymu bod y tymheredd yn fwy agos i optima'r ddwy rywogaeth (er ni aseswyd optima'r pysgod yn uniongyrchol yn yr arbrawf). Roedd perfformiad nofio parhaus y llyfrothod uwchsafn a fu'n nofio yn 25°C yn is i'w cymharu â rheini yn nhriniaeth 20°C, efallai oherwydd bod 25°C yn llai optimaidd. Yn ategol i hyn, dangosodd Davies a Britton (2014) bod cyfradd tyfiant y llyfrothen uwchsafn yn uwch yn nymhereddau 21 a 23°C i gymharu â 19 a 25°C. Roedd perfformiad nofio'r swilyn tagell-goch yn debyg rhwng 20 a 25°C, a gan fod y rhywogaeth hon yn un ewrythermig ac yn medru goddef tymereddau > 30°C (Rooke et al. 2017), awgrymir ei bod yn ffafrio tymereddau uwch. Golyga'r canlyniadau hyn y gallwn ragdybio bod y ddwy rywogaeth yn fwy tebygol o wasgaru yn ystod hafau poeth ym Mhrydain, pan fydd tymheredd y dŵr yn gallu cyrraedd tua 20°C (Hannah a Garner 2015). Gallwn hefyd ragdybio bod llwyddiant y swilyn tagell-goch yng ngwledydd megis Ffrainc a Sbaen (Almeida et al. 2014) o ganlyniad i'r hinsawdd gynhesach yn y gwledydd hynny. Yn ogystal, yn sgil cynnydd tebygol tymheredd cyfartalog arwyneb y byd erbyn 2100 (2.6 - 4.8°C; IPCC 2014), a chynnydd yn amllder hafau gorboeth, yn cynyddu'r tebygolrwydd i rywogaethau ymledol megis y swilyn tagell-goch a'r llyfrothen uwchsafn i wasgaru.

Credir fod ymateb-C pysgod, sy'n weithgaredd anaerobig, ac yn digwydd o fewn 70-100 mili-eiliad, wedi esblygu fel modd o symud allan o afael ysglyfaethwr, gan symud y pen allan o'r gafael cyn gweddill y corff (Eaton et al. 1977, 1981). Gall ymateb nofio cyflym hefyd helpu pysgod i nofio o fewn llif uchel (Tierny 2011). Fel gwaith blaenorol ar rywogaethau eraill (Batty a Blaxter 1992; Beddow et al. 1995; Temple a Johnston 1997), dangosodd yr arbrofion presennol fod tymheredd ac arwynebedd cynffon y swilyn tagell-goch yn cael effaith sylweddol ar gyflymder nofio sydyn. Oherwydd hyn,

gallwn ragdybio y bydd tymheredd uwch yn gwella gallu'r swilyn tagell-goch i wasgaru, ond hefyd i ddianc yn chwim oddi wrth ysglyfaethwyr. Er y gwelwyd cynnydd yng nghyflymder ymateb y llyfrothen uwchsafn, nid oedd y gwahaniaeth yn un arwyddocaol. Mae defnydd egni anaerobig yn medru bod yn llai dibynnol ar dymheredd i gymharu ag egni aerobig (Bennett 1978, 1990), ac awgrymir bod hyn yn rheswm bod tymheredd wedi effeithio ar berfformiad nofio parhaus (aerobig) y llyfrothen uwchsafn, ond nid yr ymateb cyflym (anaerobig).

Rhagdybia modelau biohinsoddol bod potensial uchel i'r llyfrothen uwchsafn (Fletcher et al. 2016) a'r swilyn tagell-goch i ymledu i ardaloedd addas yn y dyfodol (Britton et al. 2010b) er bod y ddwy rywogaeth yn gyfyngedig, ar hyn o bryd, i lynnoedd. Er canfod unigolion o fewn afonydd a nentydd (Klaar et al. 2004; Pinder et al. 2005; Copp et al. 2010; Davies a Britton 2016), does dim tystiolaeth gyfredol bod y naill rywogaeth na'r llall yn atgynhyrchu mewn afonydd Prydeinig, ac mae'n debygol bod yr unigolion hynny wedi dianc o lynnoedd cyfagos (Klaar et al. 2004; Pinder et al. 2005). Wrth i'r hinsawdd gynhesu a pherfformiad nofio'r pysgod wella, mae risg y gall y swilyn tagell-goch a'r llyfrothen uwchsafn ddechrau sefydlu poblogaethau o fewn yr afonydd. Bellach yn Sbaen, sefydlodd y swilyn tagell-goch boblogaethau hunan cynhaliol o fewn afonydd a nentydd, gan iddo gystadlu â ffawna dŵr croyw cynhenid (Almeida et al. 2014) ac wrth wasgaru ymhellach ym Mhrydain, mae potensial iddi ddrechddisodli pysgod cynhenid. Er hyn, erys diffyg tystiolaeth bod y swilyn tagell-goch a'r llyfrothen uwchsafn yn rhyngweithio'n uniongyrchol â physgod cynhenid ym Mhrydain (Copp et al. 2010; Stakénas et al. 2012; er gweler Pennod 7), ond dangosir effaith y ddwy rywogaeth trwy newid strwythur y we-fwyd ac effeithio lefelau troffig pysgod cynhenid (Britton a Davies 2010; Copp et al. 2017).

Dangosodd y gwaith presennol bod tymheredd yn ffactor bwysig sy'n effeithio ar berfformiad nofio pysgod ymledol. Mae gan y swilyn tagell-goch nodweddion ymledol megis plastigrwydd ffenoteipaid, diet hollysol ac ymddygiad ymosodol (Copp et al. 2004; Almeida et al. 2014; Fox a Copp 2014; Kleef a Jongejans 2014) tra bod gan y llyfrothen uwchsafn botensial i effeithio'n negyddol ar bysgod cynhenid trwy gystadlu am fwyd a lledu heintiau (Pinder a Gozlan 2005). O achos hyn, pwysig yw profi eu gallu i wasgaru ymhellach ym Mhrydain, yn enwedig y swilyn tagell-goch, gan nid oes cynllun ar hyn o bryd i'w waredu. Wrth gymryd canlyniadau'r arbrofion presennol, yn

ogystal â chanlyniadau gwaith blaenorol (Copp et al. 2004; Dembski et al. 2006; Copp a Fox 2007; Zięba et al. 2015) awgrymir yn gryf y bydd newid hinsawdd yn hybu ehangiad y swilyn tagell-goch a'r llyfrothen uwchsafn ym Mhrydain yn y dyfodol.

Pennod 7: Effaith tymheredd a gwahaniaeth maint ar ymosodedd y swilyn tagell-goch a'r grothell dri-phigyn

Caiff llawysgrif ei haddasu o'r bennod hon, a'i chyflwyno i gyfnodolyn: Journal of Fish Biology: Thomas, J. R., Williams, C. F., Davies, G. D., Griffiths, S. W., Cable, J. Natives put up a good fight: size dependent aggression amongst native three-spined sticklebacks and non-native pumpkinseed fish. JRT ysgrifennodd y llawysgrif. Casglwyd y data mewn cydweithrediad â CFW, GDD. Cyfrannodd SWG a JC drwy goruchwilio'r gwaith a sylwi ar y llawysgrif.

7.1 Crynodeb

Caiff gwasgariad anifeiliaid ymlledol ei ddylanwadu gan eu rhyngweithiadau â rhywogaethau cynhenid, a mae'n bosibl i ffactorau anfiotig megis tymheredd newid canlyniad y rhyngweithiadau ymosodol hyn. Yn y ganrif nesaf, disgwylir i newid hinsawdd achosi newidiadau sylweddol i ecosystemau dŵr croyw ym Mhrydain, gan gynnwys hafau cynhesach, mwy aml. Er hyn, mae diffyg gwybodaeth ynghylch effaith tymheredd ar rhyngweithiadau rhwng pysgod ymlledol a chynhenid. Yn yr astudiaeth hon, profir ymosodedd y swilyn tagell-goch (*Lepomis gibbosus*) ymlledol yn erbyn y grothell dri-phigyn (*Gasterosteus aculeatus*) cynhenid mewn tri tymheredd gwahanol (15, 18 a 21°C). Arsylwyd rhyngweithiadau rhyng- a mewnrwogaethol mewn arenau arbrofol a oedd yn cynnwys pedwar pysgodyn (dau swilyn tagell-goch a dau crothell dri-phigyn). Profwyd hefyd gallu'r ddwy rywogaeth i ennill lloches fel adnodd. Tra ni chafodd tymheredd effaith sylweddol ar ymosodedd y ddwy rywogaeth, roedd maint y corff yn ffactor gref a effeithiodd ar rhyngweithiadau rhyng- a mewnrwogaethol. Cynyddodd ymosodedd y swilod tagell-goch pan oeddent yn fwy o'u cymharu â'r crethyll dri-phigyn, ond, pan oedd y pysgod yn fwy tebyg o ran maint, cynyddodd ymosodedd y crethyll dri-phigyn wrth i ymosodedd y swilod tagell-goch lleihau. Ar y cyfan, roedd y crethyll dri-phigyn yn fwy ymosodol, ond cyfeirir yr ymosodiadau hyn tuag at eu cydryw, yn hytrach na'r swilod tagell-goch. Amlyga'r astudiaeth bwysigrwydd ystyried maint cymharol rhywogaethau ymlledol a chynhenid wrth asesu eu rhyngweithiadau.

7.2 Cyflwyniad

Ers canrifoedd, arweiniodd gweithgarwch dynol at gyflwyniad rhywogaethau i gynefinoedd ac ecosystemau newydd dros y byd; ond, tra caiff y rhan fwyaf o'r rhywogaethau hynny fawr o effaith amlwg negyddol, gall y lleiafrif achosi difrod

trychinebus (Williamson a Fitter 1996; Davis et al. 2011). Trwy'r broses o gystadlu ymosodol rhyngrywogaethol, gall rywogaethau cynhenid gael eu trechddisodli gan rai ymledol (Duckworth a Badayev 2007; Hudina et al. 2011). Yn ogystal, gall rhywogaethau cynhenid ymladd mewnfudwyr ymledol, gan leihau'r tebygolrwydd iddynt allu cytrefu'r cynefin newydd; termir y broses hon yn fath o ymwrthedd biolegol (Elton 1958). Effeithir ymddygiad ymosodol a gallu cystadleuol anifeiliaid gan ffactorau biotig megis maint y corff, rhyw a ffitrwydd, ond hefyd gan ffactorau anfiotig fel tymheredd (Dunson a Travis 1991; Taniguchi et al. 1998). Gall y ffactorau hyn newid gallu rhywogaethau i gystadlu yn erbyn rhywogaethau arall er mwyn ennill tiriogaeth, cynefin a bwyd. Effeithia tymheredd yn benodol ar lwyddiant ymledwyr mewn ecosystemau newydd, a'u rhyngweithiadau â rhywogaethau cynhenid, er, diffygiol yw'r dystiolaeth o hyn ym Mhrydain.

Caiff pysgod (Lorenz et al. 2011), amffibiaid (Winandy a Denoël 2015; Winandy et al. 2015) a chramenogion (Townsend 2003) cynhenid eu disodli gan bysgod ymledol gan eu bod yn cystadlu yn ymosodol am adnoddau. Caiff maint y corff ddylanwad sylweddol ar ymddygiad ymosodol unigolion a rhywogaethau; bu'n arwydd gonest sy'n adlewyrchu ffitrwydd a chryfder yr anifail. Yn gyffredinol, yr anifeiliaid mwyaf o ran maint sy'n debygol o ennill ysgarmes gystadleuol am adnoddau. Yn achos y gobi crwn (*Neogobius melanostomus*), cafodd gwahaniaeth maint effaith dra phwysig ar ganlyniad gornestau mewnrhywogaethol (Groen et al. 2012), ac yn achos y fursen fôr ambon (*Pomacentrus amboinensis*), roedd unigolion yn fwy tebygol o ennill gornest cystadleuol os oeddent 7% yn fwy na chystadleuwyr (Poulos a McCormick 2014). Ar y llaw arall, mae hefyd y bosib i unigolion sy'n llai eu maint arddangos lefelau ymosodedd uwch tuag at gystadleuwyr sy'n fwy. Mae gobi'r diffeithdir (*Chlamydogobius eremius*) bach mewn maint, er enghraifft, yn fwy ymosodol tuag at dresmaswyr o'u cymharu ag unigolion sy'n fwy, beth bynnag yw maint cymharol y tresmaswr (Svensson et al. 2012). Yn ogystal, nid yw maint y corff bob tro yn penderfynu hierarchaeth gystadleuol ymhlith gwahanol rywogaethau; gall rhai rhywogaethau fod yn fwy ymosodol o'u cymharu â rhai eraill. Er enghraifft, mae tilapia (*Oreochromis niloticus*) ymledol, yn fwy ymosodol tuag at y ciclid perlog (*Geophagus brasiliensis*) gynhenid, er gwaethaf gwahaniaethau maint cyrff y pysgod (Sanchez et al. 2012). Mae arsylwi rhyngweithiadau ymosodol rhwng pysgod cynhenid ac ymledol yn uniongyrchol yn ffordd ddefnyddiol o ddangos effaith yr ymledwyr (Almeida a

Grossman 2012), er, diffygiol yw'r fath astudiaethau ar ryngweithiadau'r swilyn tagell-goch ym Mhrydain.

Gall ffactorau anfiotig megis tymheredd newid ymosoddedd anifeiliaid ac effeithio ar hierarchaeth gystadleuol ymysg wahanol rywogaethau o fewn cymunedau. Mae poblogaethau'r morgrugyn gardd (*Lasius neglectus*), er enghraifft, yn llai ymosodol tuag at forgrug eraill mewn nhymereddau uwch (Frizzi et al. 2017). Disgwyl i rywogaethau anffrodorol dŵr croyw gael eu heffeithio'n sylweddol gan newid hinsawdd (Bierwagen et al. 2008); cynyddu gweithgarwch, beiddgarwch ac ymosoddedd pysgod (Priddis et al. 2009; Carmona-Catot et al. 2013), a chimychiaid yr afon ymledol (Zhao a Feng 2015), a gall hyn newid canlyniad rhyngweithiadau ymosodol rhyngrywogaethol (Gherardi et al. 2013). O ganlyniad, gall newidiadau tymheredd a hinsawdd ddylanwadu ar ddosraniad rhywogaethau. Er enghraifft, priodola dosraniad y torgoch afon (*Salvelinus fontinalis*), brithyll brown (*Salmo trutta*) a thwb y nant (*Semotilus atromaculatus*) ym Mynyddoedd y Rockies i ymosoddedd tymheredd-ddibynnol a gallu cystadleuol (Taniguchi et al. 1998). Yn yr astudiaeth bresennol, am y tro cyntaf, aseswyd effaith tymheredd ar ryngweithiadau rhwng pysgodyn ymledol ewrythermig, y swilyn tagell-goch (*Lepomis gibbosus*) a'r rhywogaeth gynhenid, y grothell dri-phigyn (*Gasterosteus aculeatus*).

Mae'r swilyn tagell-goch o Ogledd America yn bysgodyn addasadwy, ffrwythlon, ymledol (Tomeček et al. 2007), ac mae disgwyl iddo ehangu ei dosraniad ym Mhrydain yn sgil newid hinsawdd (Britton et al. 2010b; Fobert et al. 2013). Yng ngwledydd cynhesach cyfandir Ewrop megis Ffrainc a Sbaen, mae'r swilyn tagell-goch yn rhywogaeth ymosodol tu hwnt tuag at bysgod, amffibiaid a chramenogion cynhenid ac ymledol (Almeida et al. 2014). Ym Mhrydain, effeithia'r swilyn tagell-goch ar ddieta draenogyn y dŵr (*Perca fluviatilis*) cynhenid (Fobert et al. 2011) a dangosodd gwaith isotopig bod y swilyn tagell-goch wedi lleihau lefel troffig a chilfach isotopig y llyfrothen dŵr croyw (*Gobio gobio*) a'r rhufell (*Rutilus rutilus*) gynhenid; arweiniodd hyn at ostyngiad yng nghyfradd tyfiant a chyflwr corff y llyfrothen dŵr croyw (Copp et al. 2017). Yn ogystal, rhanna'r swilyn tagell-goch ei gynefin gyda'r brithyll brown (*Salmo trutta*) o fewn afonydd, er bod dim tystiolaeth bod hyn yn effeithio'n negyddol ar ddefnydd cynefin y naill rywogaeth hyd yn hyn (Stakénas et al. 2012; Vilizzi et al.

2012). Oherwydd yr effeithiau hysbys hyn, pwysig yw deall effeithiau'r swilyn tagell-goch ar bysgod cynhenid arall.

Bu'r grothell dri-phigyn yn bysgodyn cyffredin o fewn llynnoedd ac afonydd Prydeinig. Mae'r ddau bysgodyn yn byw ar ymyl llynnoedd, yn arddangos diet hollysol ac yn ddrwg-enwog fel pysgod ymosodol tu hwnt; o ganlyniad, mae potensial uchel iddynt ryngweithio ac i gystadlu am adnoddau. Awgrymodd astudiaeth flaenorol o UDA bod lleihad yn niferoedd y grothell dri-phigyn yn Llyn Wapato o ganlyniad i gystadleuaeth rhwng swilod tagell-goch a chrethyll dri-phigyn ifanc am adnoddau megis bwyd a chynefin (Kynard 1979). Bu natur rhyngweithiadau'r swilyn tagell-goch a'r grothell dri-phigyn yn Ewrop yn anhysbys. Mae'n bosib i'r swilyn tagell-goch gyrraedd hyd o 15 cm (Booy et al. 2015) ac er bod pysgod o boblogaethau ymledol y rhywogaeth ym Mhrydain yn grebachlyd (ar y mwyaf ~ 10 cm; Copp et al. 2002) o'u cymharu â rhai cynhenid UDA, bu oedolion y grothell dri-phigyn fel arfer yn gymharol llai mewn maint (3 - 6 cm), ac felly mae'n bosib iddynt fod dan anfantais yn ystod ysgarmesau cystadleuol. Yn ogystal, ceir rhagdybiaeth bod newid hinsawdd yn debygol o gynyddu tymheredd cyfartalog yr Haf ym Mhrydain tua 4.2°C (Jenkins et al. 2009), tra bod tymheredd cyfartalog y byd yn debygol o gynyddu rhwng 2.6-4.8°C erbyn 2100 (IPCC 2014). Gall y tymereddau uwch hyn o ganlyniad i newid hinsawdd effeithio ar ymosodedd y ddwy rywogaeth; mae'r swilyn tagell-goch yn bysgodyn ewrythermig sy'n ffafrio tymereddau rhwng 22-32°C, ond yn medru goroesi tymereddau > 30°C (Rooke et al. 2017) tra bod y grothell dri-phigyn yn ffafrio tymereddau o tua 4-20°C (Macnab a Barber 2011). Felly, mae potensial i gynhesu dros y degawdau nesaf effeithio'n bositif ar y swilyn tagell-goch, wrth gael effaith negyddol ar y grothell dri-phigyn.

Yn yr astudiaeth hon, am y tro cyntaf, arsylwyd ar rhyngweithiadau cystadleuol rhwng swilod tagell-goch a chrethyll dri-phigyn mewn grwpiau o fewn y labordy (Almeida et al. 2012). Nod yr arbrawf oedd asesu, i) a oedd swilod tagell-goch yn fwy ymosodol o'u cymharu â chrethyll dri-phigyn cynhenid, ii) sut effaith cafodd tymheredd ar ymddygiad cystadleuol y ddwy rywogaeth, a iii) a oedd y pysgod mwyaf ymosodol yn fwy tebygol o ennill adnodd. Rhagdybir bod y swilyn tagell-goch yn fwy ymosodol o'u cymharu â'r grothell dri-phigyn cynhenid, a bod ymosodedd y rhywogaeth ymledol yn cynyddu mewn tymereddau uwch.

7.3 Methodoleg

7.3.1 Nodyn moesegol

Ymgwymerwyd yr arbrofion yn unol â chanllawiau Cymdeithas Astudiaethau Ymddygiad Anifeiliaid a rheolau y Swyddfa Gartref ar gyfer defnyddio anifeiliaid yn ystod dysgu neu ymchwilio (rhif trwydded personol IB/352DF2C). Fel pysgod ymledol, cadwyd y swilod tagell-gocho o dan drwydded Cefas (W C IFLA 002) ym Mhrifysgol Caerdydd. Cafodd y pysgod eu gor-hanesthateiddio ar ddiwedd yr arbrofion, yn unol â Deddf Bywyd Gwyllt a Chefn Gwlad, 1981.

7.3.2 Tarddiad a chynhaliadaeth y pysgod

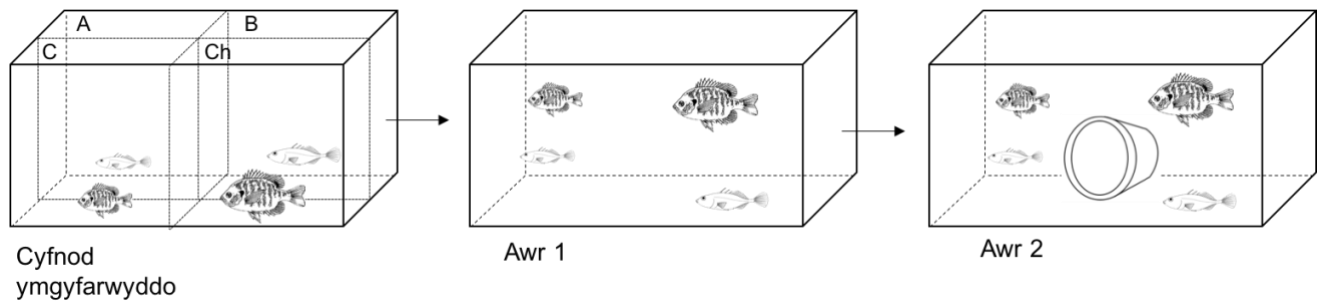
Casglwyd swilod tagell-gocho (*Lepomis gibbosus*) ifanc gan Asiantaeth yr Amgylchedd Lloegr o lyn yn ne Lloegr ym mis Medi 2015. Prynwyd y crethyll dri-phigyn (*Gasterosteus aculeatus*) o ddarparwr ar-lein (DC Freshwater Fish) ym mis Mehefin 2016. Cadwyd y ddwy rywogaeth mewn amodau tebyg cyn cael eu symud i'r labordy (h.y. llynnoedd pysgota awyr agored ym Mhrydain). Adlewyrcha meintiau'r pysgod a ddefnyddir yn yr arbrawf isod crethyll dri-phigyn mewn oed, a swilod tagell-gocho ifanc (Copp et al. 2002), gan nid oedd yn bosib casglu oedolion swilod tagell-gocho. Er hyn, bydd pysgod o'r oeddrannau hyn yn debygol o ryngweithio yng nghynefinoedd merddwr. Cafodd y pysgod eu trosglwyddo i labordy dyfrol Prifysgol Caerdydd, a'u cynnal mewn tanciau 120 L (n = 30 pysgodyn i bob tanc; tymheredd = 13±1°C; system golau 12 awr o oleuni :12 awr o dywyllwch). Roedd y tanciau yn cynnwys dŵr di-glorin a photiau plastig fel llochesu i'r pysgod. Rhoddwyd hefyd dau bwmp-hidlo ymhob tanc, a newidiwyd 50% o'r dŵr yn wythnosol er mwyn cynnal safon ddŵr da. Bwydwyd y pysgod yn ddyddiol gyda *Tubifex* (Shirley Aquatics, Wythall, Bromsgrove, Lloegr).

Ar ôl cyfnod ymgwyfarwyddo i'r labordy (o leiaf 8 wythnos), gwahanwyd y ddwy rywogaeth i dair triniaeth tymheredd (15, 18 a 21°C; n = 40 pysgodyn i bob triniaeth). Roedd y tanciau newydd yn cynnwys gwresogydd tanddwr (200 W). Ni chynhwyswyd crethyll dri-phigyn a oedd yn ymddangos lliwiau paru yn yr arbrawf gan fod yr unigolion hyn yn dueddol o ddangos ymosodedd yn enwedig o uchel, a all arwain at farwolaeth (Huntingford 1976). Cynyddwyd y tymheredd yn raddol dros gyfnod o 7 diwrnod, a chynhaliwyd y tanciau yn y tymheredd priodol am o leiaf 4 wythnos cyn i'r arbrawf ddechrau.

7.3.3 Asesiad rhyngweithiadau ymosodol

Defnyddiwyd tri tanc gwydr (Ll 30 cm, H 61 cm, D 37 cm) fel arenau (triniaeth 15, 18 neu 21°C) i asesu rhyngweithiadau ymysg swilod tagell-goch a crethyll dri-phigyn o wahanol feintiau. Gorchuddiwyd y tanciau ar dair ochr gyda phapur gwyn er mwyn osgoi aflonyddu'r pysgod. Gosodwyd camerâu digidol cyferbyn ag ochr y tanciau a oedd heb eu gorchuddio er mwyn recordio rhyngweithiadau rhyng- a mewnrhywogaethol ymysg grŵp. Rhoddwyd un golau uwchben pob tanc a chynhesydd tanddwr (200 W) wedi'i gorchuddio gan 5 cm o rean, er mwyn cynnal tymheredd y dŵr (15, 18 neu 21°C) a goleuni cyson i'r tanciau.

Ar gyfer pob prawf, gadawyd pedwar pysgodyn (dau swilyn tagell-goch a dau crothell dri-phigyn) i ymgylfarwyddo i bob arena am 24 awr cyn i'r arsylwadau ddechrau; yn ystod yr amser hwn, gwahanwyd y pedwar pysgodyn gan rannwr symudol afloyw (Ffig. 7.1). Rhoddwyd carreg awyru ym mhob rhan er mwyn cynnal lefelau O₂ digonol i'r pysgod yn ystod y cyfnod ymgylfarwyddo. O ganlyniad i feintiau'r pysgod oedd ar gael ar gyfer yr arbrawf (Tabl 7.1), ymhob prawf, dosbarthwyd pysgod o'r ddwy rywogaeth fel 'mawr' a 'bach' o ran maint safonol, gydag un pysgodyn bob tro yn fwy na'i cydryw yn yr arena (Ffig. 7.1). Dewiswyd unigolyn cymharol 'bach' (Ffig. 7.1, A a C) a 'mawr' (Ffig. 7.1, B a Ch) o'r ddwy rywogaeth (Ffig. 7.1, crethyll dri-phigyn - A a B, swilod tagell-goch - C a Ch) ar gyfer pob prawf er mwyn gallu asesu effaith maint y corff ar ymosodedd; gosodwyd y pysgod yn yr un drefn o fewn yr arena ymhob prawf (h.y. Ffig. 7.1, A - Ch). Yn achosion lle'r oedd y pysgod yn cyfateb yn agos o ran maint, adnabuwyd unigolion yn ôl gwahaniaethau lliw. Dangosir amrywiaeth maint y pysgod ymhob categori yn Nhabl 7.1.



Ffigwr 7.1 – Camau'r arbrawf a ddefnyddiwyd er mwyn asesu rhyngweithiadau rhyng- a mewnrhywogaethol y grothell dri-phigyn, *Gasterosteus aculeatus* (A a B) a swilyn tagell-goch, *Lepomis gibbosus* (C ac Ch). Defnyddiwyd arena gwahanol ar gyfer y tair triniaeth tymheredd (15, 18 a 21°C). Gosodwyd camera digidol cyferbyn a'r arenau er mwyn recordio rhyngweithiadau rhwng y pysgod.

Tabl 7.1 – Amrywiant maint safonol (mm) swilod tagell-goch (*Lepomis gibbosus*) a crethyll dri-phigyn (*Gasterosteus aculeatus*) a ddefnyddiwyd i asesu rhyngweithiadau rhyng- a mewnrhywogaethol.

	Cyfartaledd maint safonol (mm)	Amrywiant (mm)
Swilyn tagell-goch mawr	63.1	53.2 - 74.4
Swilyn tagell-goch bach	51.8	42.7 - 65.9
Crothell dri-phigyn mawr	40.8	35.5 - 44.1
Crothell dri-phigyn bach	36.6	31.9 - 40.0

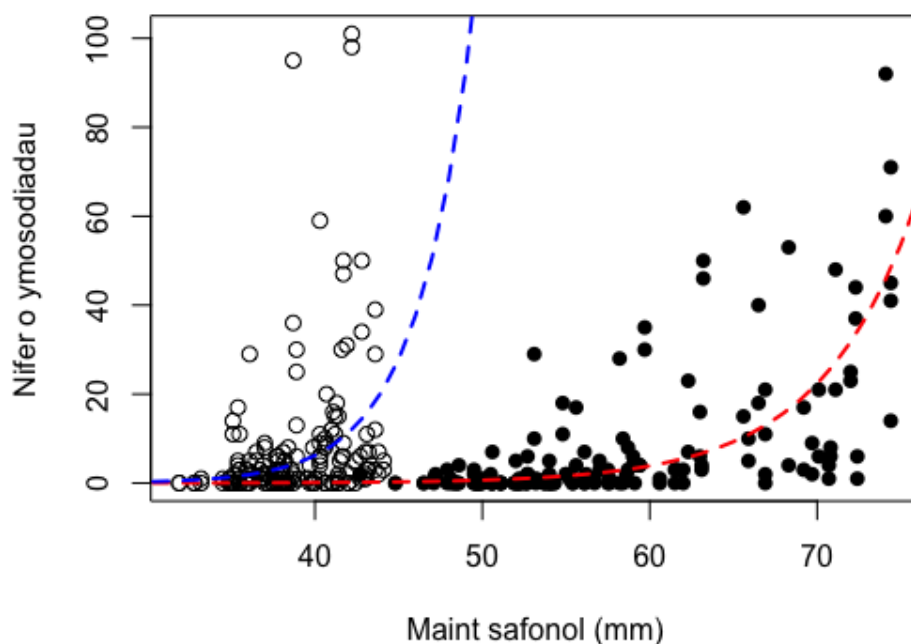
Ar ôl y cyfnod ymgyfarwyddo (24 awr), dechreuodd pob prawf rhwng 11.00-14:00; parhaodd pob prawf am 2 awr. Ar ddechrau'r awr gyntaf (Awr 1), codwyd y rhanwr symudol yn araf a recordiwyd rhyngweithiadau'r pysgod â'i gilydd (h.y. gyda'u cydryw, a'r unigolyn mawr/bach o'r rhywogaeth arall). Yn ystod Awr 1, ar gyfer pob pysgodyn yn yr arena, cyfrifwyd y nifer o ymosodiadau (cnoi neu gwrso) a wnaethpwyd tuag at yr unigolion arall yn y grŵp (h.y. tuag at eu cydryw, a'r unigolyn mawr/bach o'r rhywogaeth arall). Yn ystod Awr 2, ychwanegwyd lloches (pot plastig) i'r arena (Ffig. 7.1) er mwyn asesu llwyddiant y pysgod i amddiffyn adnodd; yn ychwanegol i'r nifer o ymosodiadau, cyfrifwyd yr amser a wariwyd yn y lloches gan bob pysgodyn, yn ogystal â'r nifer o weithiau wnaeth pysgodyn troi unigolyn arall allan o'r lloches trwy ymddygiad ymosodol. Ar ddiwedd y profion, cafodd y pysgod eu gor-hanestheteiddio a'u dyrannu er mwyn gwirio eu rhyw (yn achos y crethyll dri-phigyn) a'u haeddfedrwydd (yn achos y swilod tagell-goch).

7.3.4 Dadansoddiad ystadegol

Ar gyfer pob pysgodyn, casglwyd data ar y nifer o ymosodiadau a gyfeiriwyd tuag at y tri physgodyn arall o fewn yr grŵp (h.y. cydryw, unigolyn mawr/bach o'r rhywogaeth arall) dros Awr 1 ac Awr 2. Yn ogystal, cyfrifwyd cyfanswm yr ymosodiadau a wnaethpwyd gan bob pysgodyn unigol (h.y. ymosodedd cyflawn). Dyrannwyd y pysgod er mwyn penderfynu rhyw'r crethyll dri-phigyn ($G = 38$, $B = 46$, $Anhysbys = 6$), ond dangoswyd dim gwahaniaeth arwyddocaol rhwng ymosodedd cyffredinol (Prawf Wilcoxon rank-sum, $p > 0.05$) ac felly cyfunwyd y data ar gyfer y dadansoddiad ystadegol. Defnyddiwyd Modelau Llinol Cyffredinol Cymysg (MLICC) binomaidd negyddol gyda linc *log* yn y pecyn *glmmadmb* (Fournier et al. 2012), er mwyn asesu effaith tymheredd, gwahaniaeth maint (rhwng y dau bysgodyn a oedd yn rhyngweithio) a phresenoldeb y lloches ar ymosodedd y swilod tagell-goch a crethyll dri-phigyn. Defnyddiwyd modelau ar wahân i ddadansoddi data'r swilod tagell-goch a'r crethyll dri-phigyn, gan fod maint y ddwy rywogaeth yn wahanol, ac felly yn drysu'r modelau wrth gynnwys 'maint' a 'rhywogaeth' fel newidynnau dibynnol. Cynnwys y modelau dau derm ar hap sef 'rhif adnabod' er mwyn rheoli am gynnwys data o'r un unigolion dros Awr 1 a 2, a 'rhif y tanc' er mwyn rheoli am wahaniaethau rhwng y tanciau. Dadansoddwyd data ar y nifer o weithiau troiodd pysgodyn unigolyn arall allan o'r lloches trwy ddefnyddio prawf 'Wilcoxon Signed-rank', gan gymharu'r nifer o droadau allan gan swilod tagell-goch a crethyll dri-phigyn. Defnyddiwyd MLICC binomaidd negyddol er mwyn asesu effaith tymheredd a maint safonol ar yr amser a wariwyd gan y pysgod yn y lloches. Cynhaliwyd pob dadansoddiad ystadegol ym meddalwedd R (R Core Team 2017).

7.4 Canlyniadau

Ar y cyfan, roedd cysylltiad positif rhwng maint y pysgod a'u hymosodedd (Ffig. 7.2; swilod tagell-goch, $z = 12.2$, $p < 0.001$; crethyll dri-phigyn, $z = 5.39$, $p < 0.001$).



Ffigwr 7.2 – Nifer o ymosodiadau (dros 2 awr) tuag at bysgod arall gan swilod tagell-goch (*Lepomis gibbosus*, ●, llinell ddotiog goch) a crethyll dri-phigyn (*Gasterosteus aculeatus*, ○, llinell ddotiog las). Dynodir y llinellau ddotiog rhagfynegiad y modelau.

Er bod y crethyll dri-phigyn yn fwy ymosodol tuag at bysgod arall ar y cyfan ($z = 9.96$, $p < 0.001$), cyfeiriwyd yr ymddygiad hwn yn bennaf tuag at eu cydryw (Tabl 7.2). Roedd ymosodedd y ddwy rywogaeth yn uwch pan oedd y gwahaniaeth maint rhwng dau bysgodyn yn fwy (Tabl 7.2, Ffig. 7.3).

Tabl 7.2 – Canran y pysgod a ymddangosodd ymddygiad ymosodol o leiaf unwaith tuag at eu cydryw, neu unigolyn mawr/bach y rywogaeth arall.

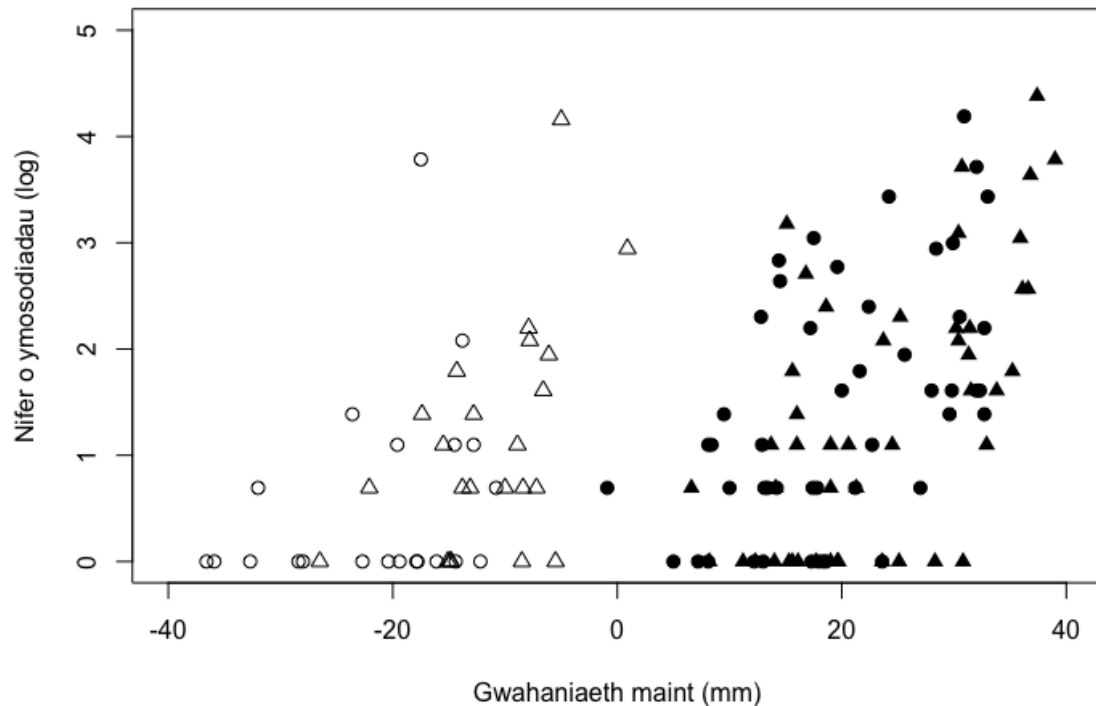
Canran y pysgod a oedd yn ymosodol				
	Ymosodedd (ar y cyfan)	Tuag at eu cydryw	Tuag at y rhwogaeth arall (mawr)	Tuag at y rhwogaeth arall (bach)
Swilyn tagell-goch	76.2	39.3	57.1	56.0
Crothell dri-phigyn	85.7	83.3	25.0	27.4

Roedd swilod tagell-goch a oedd yn fwy mewn maint na crethyll dri-phigyn yn fwy ymosodol na rhai oedd yn fwy tebyg mewn maint (Ffig. 7.3), ond, roedd y crethyll dri-phigyn yn fwy ymosodol tuag at y swilod tagell-goch pan oedd y gwahaniaeth maint rhyngddynt yn llai (Ffig. 7.3).

Ychydig effaith cafodd tymheredd ar ymosodedd; roedd swilod tagell-goch yn nhriniaeth 18°C ychydig yn fwy ymosodol tuag at crethyll dri-phigyn mawr (Tabl 7.3). Heblaw hyn, ni chafodd triniaeth tymheredd (15, 18 a 21°C) effaith arwyddocaol ar ymosodedd y naill rywogaeth.

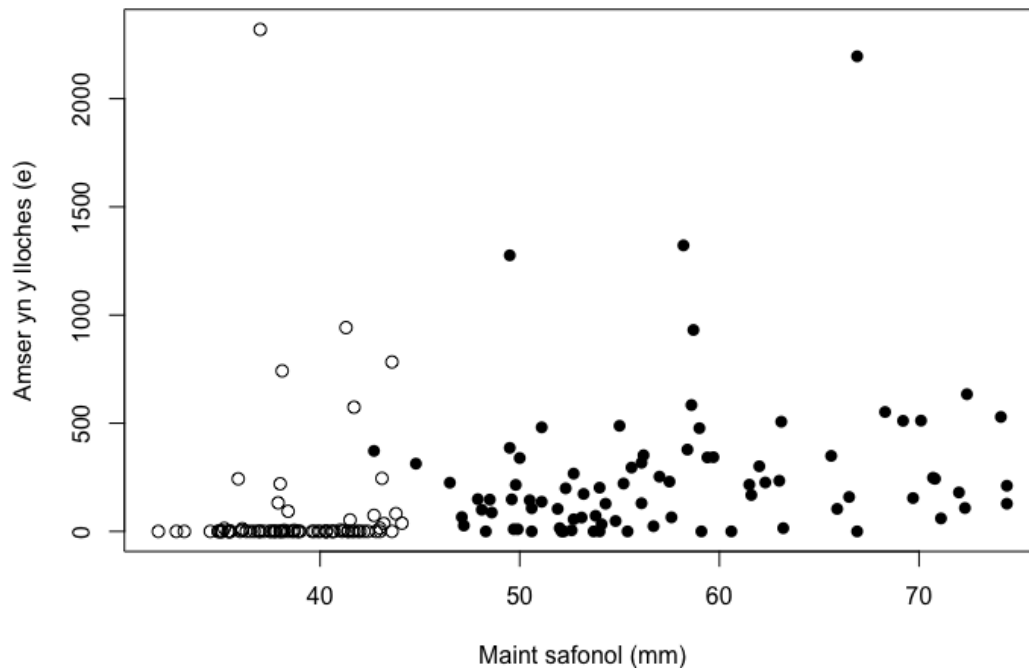
Tabl 7.3 – Canlyniadau Modelau Llinol Cyffredin Cymysg (MLICC) a ddefnyddiwyd i asesu effaith tymheredd, gwahaniaeth maint (mm) a phresenoldeb ymosodedd swilod tagell-goch a crethyll dri-phiygn. Lleihawyd y modelau ar sail cymhariaeth AIC. Dynodir canlyniadau ystadegol arwyddocaol ($p < 0.05$) gan *..

Cyfeiriad ymddygiad ymosodol (newidyn dibynnol)	Rhywogaeth	Newidynnau annibynnol	Z	P
Cydryw	Swilyn tagell-goch	Gwahaniaeth maint	7.20	<0.001
		Presenoldeb lloches	2.12	0.034*
	Crothell dri-phiygn	Gwahaniaeth maint	5.57	<0.001*
Rhywogaeth arall mawr	Swilyn tagell-goch	Presenoldeb lloches	-3.79	<0.001*
		Gwahaniaeth maint	9.34	< 0.001*
		Presenoldeb lloches	-3.70	< 0.001*
	Crothell dri-phiygn	Tymheredd (15 v 18)	2.27	0.023*
		Tymheredd (15 v 21)	1.89	0.059
		Gwahaniaeth maint	2.45	0.014*
Rhywogaeth arall bach	Swilyn tagell-goch	Tymheredd (15 v 18)	1.23	0.217
		Tymheredd (15 v 21)	-1.16	0.248
	Gwahaniaeth maint	9.80	<0.001*	
	Crothell dri-phiygn	Presenoldeb lloches	-4.25	<0.001*
		Gwahaniaeth maint	2.57	0.010*



Ffigwr 7.3 – Nifer o ymddygiadau ymosodol (cnoi/cwrso) a wnaethpwyd gan swilod tagell-goch (*Lepomis gibbosus*, ▲●) a crethyll dri-phigyn (*Gasterosteus aculeatus*, ○△) tuag at bysgod y rhywogaeth wrthwynebus fach (△▲) a mawr (○●) o fewn grŵp gymysg (n = 2 crothell dri-phigyn a n = 2 swilyn tagell-goch) dros 2 a. Dangosir ar echelin-x y gwahaniaeth mewn maint rhwng y pysgodyn a oedd yn ymosod, a'r pysgodyn a gyfeiriwyd yr ymosodiad ato (h.y. gwerth positif yn dangos bod y pysgodyn yn fwy mewn maint na'r pysgodyn (o'r rhywogaeth arall) a ymosodwyd, a gwerth negatif yn dangos bod y pysgodyn yn llai mewn maint na'r pysgodyn a ymosodwyd).

Cynyddodd ymosodedd y swilod tagell-goch tuag at eu cydryw ym mhresenoldeb lloches, ond lleihau a wnaeth eu hymosodedd tuag at y crethyll dri-phigyn (Tabl 7.3). Ar y llaw arall, lleihaodd ymosodedd y crethyll dri-phigyn pan ychwanegwyd lloches i'r arena (Tabl 7.3). Treuliodd pysgod mwy eu maint (y ddwy rywogaeth) fwy o amser yn y lloches o'u cymharu â rhai llai (swilod tagell-goch, $z = 3.33$, $p < 0.001$; crethyll dri-phigyn, $z = 3.45$, $p < 0.001$). Roedd canran uwch o swilod tagell-goch (88%) wedi mynd i mewn i'r lloches o leiaf unwaith i gymharu â'r crethyll dri-phigyn (27%); oherwydd hyn, treuliodd y swilod tagell-goch amser arwyddocaol yn uwch yn y lloches (Ffig. 7.4; $z = 4.52$, $p < 0.001$). Taflodd y swilod tagell-goch bysgod arall (y ddwy rywogaeth) allan o'r lloches yn fwy aml o'i gymharu â'r crethyll dri-phigyn (Prawf Wilcox = 2457, $p < 0.001$).



Ffigwr 7.4 – Amser a dreulwyd yn y lloches gan swilod tagell-goch (*Lepomis gibbosus*, ●) a crethyll dri-phigyn (*Gasterosteus aculeatus*, ○) dros Awr 2 yn unig.

7.5 Trafodaeth

Dangosodd yr arbrawf hwn bod y grothell dri-phigyn yn dueddol o fod yn fwy ymosodol yn gyffredinol o'i cymharu â'r swilyn tagell-goch, er cyfeiriwyd yr ymosodedd hwn tuag at eu cydryw, yn hytrach na'r swilod tagell-goch. Cafodd maint y corff effaith sylweddol ar ymosodedd y pysgod: bu'r swilod tagell-goch yn fwy ymosodol pan oeddent yn fwy mewn maint na'r crethyll dri-phigyn, ond roedd y crethyll dri-phigyn yn fwy ymosodol pan oeddent yn debyg mewn maint i'r swilod tagell-goch. Treuliodd y swilod tagell-goch fwy o amser yn y lloches, ac roeddent yn fwy tebygol o droi pysgod arall allan o'u cymharu â'r crethyll dri-phigyn.

Bodola nifer o boblogaethau ymledol y swilyn tagell-goch yn Ewrop, ac mae disgwyl i'r rhywogaeth hon ehangu'i dosraniad ym Mhrydain yn sgil newid hinsawdd y dyfodol (Zięba et al. 2015). Awgryma canlyniadau'r arbrawf hwn bod y swilyn tagell-goch yn rywogaeth ymosodol a all gystadlu â physgod bach, cynhenid megis y grothell dri-phigyn, er bod y fantais hon o ganlyniad i'w maint. Pan oedd unigolion o'r ddwy rywogaeth yn debyg o ran maint, roedd y grothell dri-phigyn yn dueddol o fod yn fwy

y mosodol; golyga hyn y gall y rhywogaeth hon ymddangos rywfaint o ymwrthedd biolegol yn erbyn swilod tagell-goch ifanc, bach (Elton 1958). Yn ogystal, amlyga'r arbrawf hwn bwysigrwydd cysidro gwahaniaeth maint wrth asesu rhyngweithiadau rhwng rhywogaethau cynhenid ac ymledol, gan i astudiaethau blaenorol tueddu i gydweddu cystadleuwyr o ran maint (e.e. Carmona-Catot et al. 2013, Dalosto et al. 2015).

Yn gyffredinol, mae potensial uchel i'r swilyn tagell-goch a'r grothell dri-phigyn rhyngweithio yn nyfroedd dŵr croyw Prydain. Trig y grothell dri-phigyn mewn ystod eang o gynefinoedd gwahanol, sy'n cynnwys llystyfiant dyfrol ar ymylon llynnoedd, ardal a gytrefir yn aml gan swilod tagell-goch ifanc. Yn ogystal, amddiffyn gwrywod y ddwy rywogaeth nythod ar ymylon llynnoedd (Tomeček et al. 2007), a gall hyn arwain at gystadleuaeth ffyrnig rhyngrywogaethol, ac o bosib, drechddisodlu crethyll dri-phigyn llai mewn maint (er cynhaliwyd yr arbrawf hwn ar bysgod tu allan i'r tymor paru, felly ni phrofwyd hyn yn yr arbrawf hwn). Dangosodd astudiaeth flaenorol bod y swilyn tagell-goch a'r brithyll brown yn rhannu pyllau a chynefinoedd gyda llif araf o fewn afonydd (Stakėnas et al. 2012), er i'r ddwy rywogaeth cyd-fyw yn y cynefinoedd hynny heb effaith negyddol arwyddocaol (Klaar et al. 2004; Jackson et al. 2016). Er hyn, achosodd swilod tagell-goch newid i lefel troffig y llyfrothen gynhenid (*Gobio gobio*) a'r rhufell (*Rutilus rutilus*). Ar ben hynny, cafodd cwmp yn niferoedd crethyll dri-phigyn yn UDA ei gysylltu â thyfiant poblogaeth swilod tagell-goch; credir bod hyn o ganlyniad i gystadleuaeth pysgod ifanc y ddwy rywogaeth am adnoddau o fewn yr un cynefin (Kynard 1979). O ganlyniad i'r astudiaethau hyn, yn ogystal â chanlyniadau'r astudiaeth bresennol, credir bod potensial uchel i'r swilyn tagell-goch rhyngweithio ac effeithio'r negyddol ar rywogaethau cynhenid, bach.

Ni effeithiodd tymheredd yn sylweddol ar ymosodedd y ddwy rywogaeth, er roedd swilod tagell-goch yn fwy ymosodol tuag at crethyll dri-phigyn yn nhriniaeth 18°C i gymharu â 15°C. O ran rhywogaethau eraill, gall tymheredd newid canlyniad rhyngweithiadau rhyngrywogaethol. Bu pysgod mosgitos gorllewinol (*Gambusia affinis*) ymledol yn fwy ymosodol a chystadleuol o'u cymharu â *lothichtys phlegethontis* a charp danheddog Sbaen (*Aphanius iberus*) cynhenid yn nhymereddau uwch (Priddis et al. 2009; Carmona-Catot et al. 2013). Ffafia swilod tagell-goch tymheredd rhwng 22-32°C yn yr Haf (Tomeček et al. 2007), ond gallant oroesi tymheredd gaeafol <8°C

yn eu cynefin gynhenid (Rooke a Fox 2014; Rooke et al. 2017). Disgwylir i newid hinsawdd gynyddu tymheredd cyfartalog y byd rhwng 2.6 - 4.8°C dros y ganrif nesaf; gall hyn achosi i ddyfroedd croyw Prydain gynhesu dros yr Haf yn enwedig (IPCC 2014), a dod yn fwy optimaidd i boblogaethau swilod tagell-goch (Heino et al. 2009). Er hyn, awgryma'r astudiaeth bresennol na chaiff cynnydd tymheredd effaith sylweddol ar ymosodedd y swilyn tagell-goch. Mae'n bosib gall swilod tagell-goch bod yn fwy ymosodol yn nhymereddau tu hwnt i'r rhai a brofwyd yma (h.y. > 21°C) ac yn ystod hafau cynnes cyfredol, posib i afonydd Lloegr cyrraedd y tymereddau uchel hyn (Hannah a Garner 2015). Yn ogystal, gall ymosodedd pysgod sydd wedi esblygu ac addasu i hinsawdd gynnes fod yn uwch, fel yn achos poblogaethau Sbaen (Rooke a Fox 2014), ymhle bu swilod tagell-goch yn ymosodol iawn tuag at ffawna cynhenid (Almeida et al. 2014). Yn nyfroedd a gynheswyd yn artiffisial, tyfa swilod tagell-goch ifanc yn gyflymach, gan gyrraedd aeddfedrwydd yn gynharach (Dembski et al. 2006), er ni fu i arbrofion mesocosm ym Mhrydain ddarganfod effaith o gynnydd tymheredd ar dyfiant a ffrwythlondeb swilod tagell-goch (Zięba et al. 2015) na hefyd ar eu rhyngweithiadau â draenog y dŵr cynhenid (Fobert et al. 2011).

O'u cymharu â'r crethyll dri-phiyn, treuliodd y swilod tagell-goch mwy o amser yn cysgodi ac roeddent yn fwy tebygol o amddiffyn lloches trwy ymosod ar bysgod arall. Awgryma hyn bod y swilod tagell-goch yn medru trechddisodlu crethyll dri-phigyn am adnoddau, er gall y canlyniad hwn bod oherwydd i'r crethyll dri-phigyn bod yn llai tueddol o ddefnyddio'r lloches yn gyffredinol (ni phrofwyd hyn yn yr astudiaeth bresennol). Er enghraifft, gall llochesi ychwanegol lleihau ymosodedd pysgod mosgitos dwyreiniol ar carp danheddog Sbaen, er yn yr achos hwn, ni chystadlodd pysgod mosgitos dwyreiniol am loches fel adnodd (Magellan a Garcia-Berthou 2016). Cynyddodd ymosodedd y swilyn tagell-goch tuag at eu cydryw ym mhresenoldeb lloches, tra lleihawyd eu hymosodedd tuag at y crethyll dri-phigyn. Yn ystod yr arbrawf, tuedda'r crethyll dri-phigyn i guddio yn agos i'r graean ar waelod y lloches; gall hyn esbonio lleihad yn ymosodedd pysgod arall tuag atynt.

Ar y cyfan, dangosodd yr arbrawf hwn bod potensial i'r swilod tagell-goch drechddisodli crethyll dri-phigyn cynhenid, er bod rhyngweithiadau rhwng y ddwy rywogaeth yn dibynnu ar wahaniaethau maint y corff. Er bod ehangiad y swilyn tagell-goch ym Mhrydain yn debygol o gynyddu o ganlyniad i newid hinsawdd (Britton et al.

2010b; Zięba et al. 2015), bydd tymereddau uwch (o leiaf y tymereddau a brofwyd yma) yn annhebygol o newid y deinameg cystadleuol rhwng swilod tagell-goch a crethyll dri-phigyn cynhenid yn sylweddol. Amlyga canlyniadau'r arbrawf hwn pwysigrwydd astudiaethau sy'n profi rhyngweithiadau uniongyrchol rhwng rhywogaethau ymledol a cynhenid er mwyn rhagdybio a fydd rhyngweithiadau rhyngddynt yn arwain at drechddisoldu neu ymwrthedd biolegol (Elton 1958; Simberloff a Von Holle 1999). Gall y fath astudiaethau gael eu defnyddio yn y dyfodol agos i oleuo polisïau, yn enwedig wrth benderfynu dichonoldeb a gwerth rhaglen benodol i ddifa'r swilyn tagell-goch o Brydain.

Pennod 8: Trafodaeth gyffredinol

8.1 Synthesis

Cyflwyno rhywogaethau ymledol i gynefinoedd newydd yw un o brif achosion dirywio bioamrywiaeth a cholled amrywiaeth genetig organebau'r byd (Manchester a Bullock 2000; Sala et al. 2000). Ym Mhrydain, ceir amryw o anifeiliaid dŵr croyw, megis cimychiaid yr afon a physgod, a gyflwynwyd er budd dyframaeth, pysgota, neu ar ddamwain. Nod yr astudiaeth hon oedd llenwi rhai o'r bylchau yn y gronfa wybodaeth gyffredol ynglŷn ag ymddygiad anifeiliaid dyfrol wrth iddynt wasgaru. Yn benodol, gan ddefnyddio arbrofion a gynhaliwyd yn y labordy, aseswyd effaith ffactorau biotig (cyfnod bywyd, gwahaniaethau rhyngrywogaethol, rhyngweithiadau ag organebau arall) yn ogystal â thymheredd, y 'brif' ffactor anfiotig (Hannah et al. 2008) ar ymddygiad gwasgaru anifeiliaid ymledol. Ym Mhennod 2, cafwyd trosolwg drylwyr o anifeiliaid ymledol dŵr croyw Prydain. Rhestrir y rhywogaethau hynny sy'n bresennol, neu'n debygol o gael eu cyflwyno dros y degawdau nesaf, ac yn benodol, crynhoar bennod hon brif effeithiau amgylcheddol ac economaidd anifeiliaid ymledol dyfrol. Amlyga'r gwaith bwysigrwydd deall sut mae'r rhywogaethau hyn yn cytrefi cynefinoedd newydd a gwasgaru, er mwyn gallu eu rheoli. Ledled y byd, dal i gynyddu mae niferoedd anifeiliaid ymledol, gyda nifer o rywogaethau yn debygol o ehangu eu cwmpas cyffredol dros y ganrif nesaf (Seebens et al. 2016; Riccardi et al. 2017). Dewiswyd profi anifeiliaid lle erys diffyg wybodaeth benodol am eu hymddygiad. O ganlyniad, bu'r damcaniaethau a brofwyd yn yr astudiaeth hon yn gyfraniadau newydd i wybodaeth gyffredol.

Yn ôl fframwaith Blackburn et al. (2011), rhwystr olaf rhywogaethau anfrodorol cyn iddynt fod yn rhywogaethau ymledol yw ffactorau sy'n eu cyfyngu rhag gwasgaru a lledu i gynefinoedd newydd. Os bydd rhywogaeth wedi sefydlu poblogaeth hunangynhaliol mewn un cynefin yn unig, ar ôl amser, gall y boblogaeth honno gael eu difa, neu fewnfridio a dioddef effeithiau stocastig Allee (Taylor a Hastings 2005; Chapple et al. 2012). O ran planhigion, bu'r modd iddynt wasgaru yn wahanol iawn i anifeiliaid, er ceir tebygrwydd mewn rhai achosion. Dibynna gwasgariad planhigion yn bennaf ar y gwynt neu hefyd ar anifeiliaid arall i wasgaru eu hadau. Mewn modd tebyg, gall anifeiliaid wasgaru drwy help organebau arall. Yn achos rhywogaethau ymledol, fodd bynnag, y pwyslais yw eu bod yn cael eu cyflwyno o ganlyniad i weithgaredd

dynol, annaturiol. Ond, ar ôl iddynt gael eu cyflwyno i gynefin newydd, gall y broses o wasgaru naill ai fod yn un sydd wedi'u hwyluso gan bobl, neu yn fwy aml gan brosesau naturiol. Hynny yw, yn achos anifeiliaid, eu hymddygiad, a sut y byddant yn delio â'u hamgylchedd newydd sydd yn arddweud i ba raddau y byddant yn llwyddo fel ymledwyr. Oherwydd hyn, ffocws yr astudiaeth oedd profi damcaniaethau newydd ynglŷn ag ymddygiad anifeiliaid ymledol. Ceir crynodeb o ganlyniadau'r astudiaeth yn Nhabl 8.1.

Tabl 8.1 – Crynodeb o brif ganlyniadau'r astudiaeth bresennol ar y rhywogaethau a astudiwyd.

Rhywogaeth	Statws	Canfyddiadau'r astudiaeth hon	Goblygiadau ecolegol / rheolaeth
Cimwch arwyddol yr afon	Ymledol	Tueddiad uwch i wasgaru dros y tir na rhywogaeth gynhenid (Pennod 3)	Cyfrannu i lwyddiant ymledol a gallu i gytfreftu cynefinoedd newydd. Angen cysidro'r ymddygiad hwn wrth ddylunio strategaethau rheoli (e.e. lleihau lefel y dŵr cyn cyflwyno gwenwyn)
		Llai tebygol o wasgaru mewn grwpiau (Pennod 3)	Posib bod poblogaethau newydd, llai dwys yn fwy tueddol o wasgaru (gweler hefyd Atodiad 3).
		Llai tebygol o wasgaru a dianc o ysglyfaethwyr o'u heintio ag <i>Aphanomyces astaci</i> (Pennod 5)	Parasitiaid yn cael effaith anuniongyrchol ar ymddygiad ac yn medru lleihau tueddiad ymledwyr i wasgaru. Bydd poblogaethau sydd wedi'u heintio yn llai tebygol o wasgaru dros y tir. Posib i hyn effeithio ar boblogaethau dyframaeth pwysig.
		Unigolion beichiog yr un mor dueddol o wasgaru â rheini sydd ddim yn cario wyau (Pennod 4)	Gall unigolyn beichiog sefydlu poblogaeth newydd. Angen sicrhau bod cimychiaid yr afon beichiog yn cael eu hatal rhag gwasgaru dros y tir (e.e. gan ffensio o amgylch llyn cyn lleihau lefel y dŵr).
		Trothwy maint cyn iddynt wasgaru dros y tir (Pennod 4)	Llai o botensial i wasgaru yn ystod cyfnodau bywyd cynnar. Cyfle i waredu'r unigolion hynny sydd yn amhosib i'w dal mewn trapiau drwy gyflwyno gwenwyn i'r dŵr.
Cimwch coch y gors	Ymledol	Tueddiad uwch i wasgaru dros y tir na rhywogaeth gynhenid (Pennod 3)	Cyfrannu at lwyddiant ymledol y rhywogaeth hon, a'u gallu i fyw allan o'r dŵr am amser hir. Angen cysidro'r ymddygiad hwn wrth ddylunio strategaethau rheoli (e.e. lleihau lefel y dŵr cyn cyflwyno gwenwyn).

Rhywogaeth	Statws	Canfyddiadau'r astudiaeth hon	Goblygiadau ecolegol / rheolaeth
Cimwch crafanc wen yr afon	Cynhenid	Gallu gwasgaru dros y tir, ond yn gwneud hynny yn llai aml ar gyfartaledd o'u cymharu â rhywogaethau ymledol (Pennod 3)	Rhywogaethau cynhenid yn llai tebygol o wasgaru o'u cymharu â rhai ymledol. Er hyn, pwysig cysidro gall y rhywogaeth hon gadael y dŵr o'u cyflwyno i 'arch-safle' newydd. Gall hyn gynyddu'r risg o farwolaeth drwy ddisychiad neu ysglyfaethwyr.
Swilyn tagell-goch	Ymledol	Tymheredd yn effeithio'n gryf ar berfformiad nofio parhaus a chyflym (Pennod 6) Dim effaith sylweddol tymheredd ar ymosodedd (Pennod 7) Ymosodol tuag at bysgod cynhenid, er bod y fantais yn gysylltiedig â'u maint. Colli'r fantais pan fyddant yn agosach mewn maint i'r rhywogaeth gynhenid (Pennod 7)	Amlygu bod newidiadau tymhorol yn effeithio ar wasgariad, ond hefyd yn dangos potensial newid hinsawdd i ddylanwadu ymledwyr a rhywogaethau sydd yng nghyfnod oedi. Dylid cysidro hyn wrth ddylunio rhaglenni rheolaeth. Ni fydd y swilyn tagell-goch yn manteisio yn sylweddol o ran ymosodedd yn nhymereddau uwch Ni fydd rhyngweithiadau rhwng ymledwyr a rhywogaethau cynhenid yn dibynnu ar wahaniaethau rhyngrywogaethol yn unig, ond gan faint y corff hefyd. Potensial i'r swilyn tagell-goch effeithio ar bysgod bach arall.
Llyfrothen uwchsafn	Ymledol	Tymheredd yn effeithio'n bositif ar berfformiad nofio parhaus (Pennod 6)	Amlygu bod newidiadau tymhorol yn effeithio ar wasgariad, ond hefyd yn dangos potensial newid hinsawdd i ddylanwadu ymledwyr. Dylid cysidro hyn wrth ddylunio rhaglenni rheolaeth.
Crothell dri-phigyn	Cynhenid	Ymosodol tuag at bysgod ymledol, yn enwedig pan yn debyg o ran maint (Pennod 7)	Gall rywogaethau cynhenid fod yn ymosodol tuag at rywogaethau cynhenid. Posib i hyn lleihau potensial yr ymledwyr i wasgaru i gynefinoedd newydd.

Ar y cyfan, o ran ffactorau biotig, dangoswyd bod ymddygiad anifeiliaid ymledol yn cael ei dylanwadu gan barasitiaid, hyd yn oed pan fyddant yn organebau lletyol 'gwrthiannol' i'r haint (Holdich et al. 2014); dylid profi hyn ymhellach o fewn systemau gwahanol (h.y. effaith anuniongyrchol parasitiaid ar ymddygiad anifeiliaid ymledol), gan all hyn ddylanwadu effeithiau negyddol yr ymledwyr, a'u llwyddiant yng nghynefinoedd newydd. Yn ogystal ag effaith parasitiaid, dangosodd yr astudiaeth hon ym Mhennod 3, bod rhywogaethau ymledol yn tueddu i wasgaru yn fwy aml. Er, canlyniad pwysig hefyd oedd bod cimychiaid craffanc wen yr afon (*Austropotamobius pallipes*) yn gadael y dŵr ac yn cerdded dros y tir; ni phrofwyd hyn o'r blaen. Caiff y gwaith hwn ei barhau gan gydweithwyr ym Mhrifysgol Bryste a Phartneriaeth Cimychiaid yr Afon y De Ddwyrain (Atodiad 3).

Amlygwyd ym Mhennod 6 ddylanwad sylweddol tymheredd ar brosesau gwasgaru anifeiliaid; cynyddodd perfformiad nofio (ac felly potensial gwasgaru) y swilyn tagell-goch a'r llyfrothen uwchsafn yn nhymereddau uwch. Bydd y gwaith hwn yn helpu Asiantaeth Amgylcheddol Lloger asesu dilysrwydd rhaglenni rheoli'r pysgod ymledol hyn. Eisoës, dangosodd gwaith blaenorol bod tymheredd yn effeithio ar ddostraniad (Aquiloni et al. 2005; Murphy et al. 2015), tyfiant (Cucherousset et al. 2009), a hanes bywyd (Dembski et al. 2006) anifeiliaid ymledol. Ar y llaw arall, yn yr astudiaeth bresennol, ni welwyd effaith gref tymheredd ar ryngweithiadau ymosodol, o leiaf yn y system a astudiwyd yma. O ran cyfnod bywyd, ni adawodd cimychiaid yr afon < 16 mm (maint yr argragen) y dŵr, sydd yn awgrymu eu bod yn llai tueddol o wasgaru, o leiaf dros y tir. Cyn dod i'r casgliad bod cimychiaid yr afon ifanc felly yn llai o 'risg' o ran gwasgaru a chytrefu cynefinoedd newydd, pwysig hefyd cysidro eu bod, yn wahanol i oedolion mwy mewn maint, yn medru cael eu cludo ar blu adar dyfrol (Anastácio et al. 2014). Mae'n debygol, hefyd, gan eu bod yn llai mewn maint, bod organebau o'r maint hyn yn fwy tebygol o gael eu golchi i lawr yr afon yn ystod cyfnodau o lifogydd, er does dim astudiaeth penodol sydd wedi profi hyn.

8.2 Cyfyngiadau

Yn yr astudiaeth hon, profwyd ymddygiad anifeiliaid ymledol mewn amgylchedd labordy, sy'n amlwg yn wahanol i brofi ymddygiad anifeiliaid yn y maes o dan amodau naturiol. Er hyn, mae tystiolaeth gref bod canlyniadau profion yn y labordy yn adlewyrchu'r hynny sy'n digwydd mewn sefyllfaoedd naturiol (Almeida a Grossman

2012; Osborn a Briffa 2017). Gwelir hyn yn yr astudiaeth bresennol. Er enghraifft, roedd canlyniad Pennod 4 am drothwy maint cimychiaid yr afon ifanc cyn iddynt adael y dŵr yn cytuno'n agos iawn i ganlyniadau maes Ramalho ac Anastacio (2015). Yn y labordy, mae'n bosib safoni ffactorau eraill sy'n gallu drysu asesiadau o'r fath yn y maes, megis yr hinsawdd neu ddietyr anifeiliaid. Yn ogystal, gan ddefnyddio tagiau-PIT, roedd yn bosib cadw cofnod o unigolion penodol mewn grwpiau cymysg, hynny yn ddefnyddiol er mwyn rheoli yn ystadegol am fesuriadau lluosog ar yr un anifail (e.e. Pennod 5). Ar y llaw arall, mae anfanteision i arbrofion ar ymddygiad anifeiliaid yn y labordy. Er enghraifft, yn achos gwaith Penodau 3, 4 a 5 ar symudiadau cimychiaid yr afon allan o'r dŵr, yn amlwg yn y labordy bu cyfyngiadau o ran y lle oedd ar gael i'r anifeiliaid archwilio, ac felly byddant yn fwy tebygol o adael y dŵr ar hap. Er hyn, pwyslais y gwaith oedd cymharu *tueddiad* rhywogaethau (Pennod 3), cyfnodau bywyd (Pennod 4) ac anifeiliaid oedd wedi/heb eu heintio gan barasit (Pennod 5), ac felly'r gwahaniaethau cymharol sydd o bwysigrwydd, ac yn debygol o fod yn adlewyrchiad dilys o sefyllfa naturiol. Oherwydd hyn, gallwn fod yn hyderus bod y canlyniadau hynny a welwyd yn yr astudiaethau yn adlewyrchu ymddygiad cymharol yr anifeiliaid yn y maes. Cam naturiol nesaf y gwaith hwn, fodd bynnag, bydd profi hyn drwy arbrofion yn y maes. Nid yw gwaith o'r fath bob tro yn bosib, fodd bynnag. Ni fyddai'n bosib, er enghraifft, asesu perfformiad nofio pysgod ymledol mewn sefyllfa naturiol. Yn gyffredinol, erys hefyd anhawster wrth gwneud y fath arbrofion ar rywogaethau ymledol yn y maes, gan fod rheolau llym yn gwahardd cyflwyno anifeiliaid yn ôl i'r cynefin. Ni fyddai'n bosib, er enghraifft, cymharu rhywogaethau ymledol a chynhenid (Pennod 3) yn yr un cynefin; rhaid yn lle cymharu poblogaethau o gynefinoedd gwahanol. Ar y llaw arall, mae asesu rhyngweithiadau rhyngrywogaethol (megis Pennod 7) yn bosib yn y maes (e.e. Bergman a Moore 2003), er roedd gwneud gwaith o'r fath tu allan i sgôp yr astudiaeth bresennol.

8.3 Casgliadau

Bydd rhywogaethau ymledol yn parhau i achosi heriau economaidd ac amgylcheddol am gyfnod hir (Seebens et al. 2016), yn enwedig yng ngwledydd sydd yn y broses o ddatblygu. Gyda'r boblogaeth ddynol yn cynyddu i 11.2 biliwn erbyn 2100 (United Nations 2017), bydd angen ffermio a dyframaethu ar raddfa eang er mwyn darparu bwyd digonol. Gyda hynny, tebygol y bydd mwy o rywogaethau yn cael eu symud i gynefinoedd newydd, gan hefyd ddianc a sefydlu poblogaethau gwylt. Er enghraifft,

yn ddiweddar bu i filoedd o eogiaid yr Iwerydd (*Salmo salar*) ddianc o systemau dyframaeth i mewn i'r Môr Tawel (Kassam 2017), gyda photensial iddynt gael effaith negyddol ar eogiaid cynhenid. Ym Mhrydain, nodedig oedd darganfod y gacynen Asiaidd (*Vespa mandarinia*) yn ne Lloegr yn 2017; bu'r gacynen hon yn fygythiad difrifol i wenyn mêl Prydain (DEFRA 2017). Yn ogystal, nid yn unig mae cyflwyniad rhywogaethau yn broblem, ond hefyd cyflwyniad genoteipiau newydd, sydd yn medru hybrideiddio â rhai cynhenid (Buoro et al. 2016). Hyd yn oed yn achos gostyngiad y nifer o rywogaethau newydd a gyflwynir i ecosystemau, bu nifer o rywogaethau sydd eisoes wedi'u cyflwyno yn parhau i wasgaru ac ymledu, gyda photensial i'r rheini sydd mewn cyfnod oedi i ffynni yn sgil newidiadau amgylcheddol a hinsoddol. Er mwyn rheoli anifeiliaid ymledol mewn ffordd effeithlon, bydd angen deall pa ffactorau sy'n effeithio ar eu symudiadau a'u gwasgariad, yn gyffredinol ond hefyd yn benodol ar gyfer gwahanol anifeiliaid.

Cyfeirnodau

- Aeby, G. S. (1991) Behavioral and ecological relationships of a parasite and its hosts within a coral reef system. *Pacific Science*. **45**: 263-269
- Ahern, D., England, J., Ellis, A. (2008) The virile crayfish, *Orconectes virilis* (Hagen, 1870) (Crustacea: Decapoda: Cambaridae), identified in the UK. *Aquatic Invasions*. **3**: 102-104
- Ahvenharju, T. Ruohonen, K. (2007) Agnostic behaviour of signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus* Dana) in different social environments: effect of size heterogeneity on growth and food intake. *Aquaculture*. **271**: 307-318
- Alderman, D. J., Polglase, J. L. (1986) *Aphanomyces astaci*: isolation and culture. *Journal of Fish Diseases*. **9**: 367-379
- Aldridge, D. C. (2015) *Quagga mussel* (*Dreissena rostriformis bugensis*) *Risk Assessment* [Ar-lein]. GB Non-Native Species Secretariat.
<http://www.nonnativespecies.org/index.cfm?sectionid=51> (Cyrchwyd: 15/09/16)
- Aldridge, D. C., Ho, S., Froufe, E. (2014) The Ponto-Caspian quagga mussel, *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897), invades Great Britain. *Aquatic Invasions*. **9**: 529-535
- Almeida, D., Grossman, G. D. (2012) Utility of direct observational methods for assessing competitive interactions between non-native and native freshwater fishes. *Fisheries Management and Ecology*. **19**: 157-166
- Almeida, D., Merino-Aguirre, R., Vilizzi, L., Copp, G. H. (2014) Interspecific aggressive behaviour of invasive pumpkinseed *Lepomis gibbosus* in Iberian fresh waters. *PLoS ONE*. **9**: e88038
- Alonso, F., Martinez, R. (2006) Shelter competition between two invasive crayfish species: a laboratory study. *Bulletin Francais de la pêche et de la pisciculture*. **380**: 1121-1132
- Alsop, D. H., Kieffer, J. D., Wood, C. M. (1999) The effects of temperature and swimming speed on instantaneous fuel use and nitrogenous waste excretion of the Nile tilapia. *Physiological and Biochemical Zoology*. **72**: 474-483
- Anastácio, P. M., Banha, F., Capinha, C., Bernardo, J. M., Costa, A. M., Teixeira, A., Bruxelas, S. (2015) Indicators of movement and space use for two co-occurring invasive crayfish species. *Ecological Indicators*. **53**: 171-181

- Anastácio, P. M., Ferreira, M. P., Banha, F., Capinha, C., Rabaça, J. E. (2014) Waterbird-mediated passive dispersal is a viable process for crayfish (*Procambarus clarkii*). *Aquatic Ecology*. **48**: 1-10
- Anderson, L. G., Dunn, A. M., Rosewarne, P. J., Stebbing, P. D. (2015) Invaders in hot water: a simple decontamination method to prevent the accidental spread of aquatic invasive non-native species. *Biological Invasions*. **17**: 2287-2297
- Aquiloni, L., Gherardi, F. (2008) Extended mother-offspring relationships in crayfish: the return behaviour of juvenile *Procambarus clarkii*. *Ethology*. **114**: 946-954
- Aquiloni, L., Ilhéu, M., Gherardi, F. (2005) Habitat use and dispersal of the invasive crayfish *Procambarus clarkii* in ephemeral water bodies of Portugal. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*. **38**: 225-236
- Arundell, K., Dunn, A., Alexander, J., Shearman, R., Archer, N., Ironside, J. E. (2015) Enemy release and genetic founder effects in invasive killer shrimp populations of Great Britain. *Biological Invasions*. **17**: 1439-1451
- Attrill, M. J., Thomas, R. M. (1996) Long-term distribution patterns of mobile estuarine invertebrates (Ctenophora, Cnidaria, Crustacea: Decapoda) in relation to hydrological parameters. *Marine Ecology Progress Series*. **143**: 25-36
- Aydin, H., Kokko, H., Makkonen, J., Kortet, R., Kukkonen, H., Jussila, J. (2014) The signal crayfish is vulnerable to both the As and the Psl-isolates of the crayfish plague. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. **413**: 03
- Baguette, M., Petit, S., Quéva, F. (2000) Population spatial structure and migration of three butterfly species within the same habitat network: consequences for conservation. *Journal of Applied Ecology*. **37**: 100-108
- Bakker, T. C. M., Frommen, J. G., Thünken, T. (2017) Adaptive parasitic manipulation as exemplified by acanthocephalans. *Ethology*. **123**: 779-784
- Banha, F., Anastacio, P. M. (2014) Desiccation survival capacities of two invasive crayfish species. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. **413**: 01
- Barber, I., Huntingford, F. A. (1995) The effect of *Schistocephalus solidus* (Cestoda: Psudeophyllidea) on the foraging and shoaling behaviour of three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Behaviour*. **132**: 15-16
- Barber, I., Mora, A. B., Payne, E. M., Weinersmith, K. L., Sih, A. (2017) Parasitism, personality and cognition in fish. *Behavioural Processes*. **141**: 205-219
- Bates, B.C., Kundzewicz, Z.W., Wu, S., Palutikof, J. (2008) Climate change and water. Technical paper of the intergovernmental panel on climate change. Geneva: IPCC.

Bates, A. E., McKelvie, C. M., Sorte, C. J., Morley, S. A., Jones, N. A. R., Mondon, J. A., Bird, T. J., Quinn, G. (2013) Geographical range, heat tolerance and invasion success in aquatic species. *Proceedings of the Royal Society B*. **280**: 20131958

Batty, R. S., Blaxter, J. H. S. (1992) The effect of temperature on the burst swimming performance of fish larvae. *Journal of Experimental Biology*. **170**: 187-201

Bauer, A., Haine, E. R., Perrot-Minnot, M., Rigaud, T. (2005) The acanthocephalan parasite *Polymorphus minutus* alters the geotactic and clinging behaviours of two sympatric amphipod hosts: the native *Gammarus pulex* and the invasive *Gammarus roeseli*. *Journal of Zoology*. **267**: 39-43

BBC (2016) *Environment Agency: 'Invasive disease kills UK crayfish'* [Ar-lein]. <http://www.bbc.co.uk/news/uk-england-37361117> (Cyrchwyd: 25/01/18)

Becking, T., Mrugała, A., Delaunay, C., Svoboda, J., Raimond, M., Viljamaa-Dirks, S., Petrusek, A., Grandjean, F., Braquart-Variner, C. (2015) Effect of experimental exposure to differently virulent *Aphanomyces astaci* strains on the immune response of the noble crayfish *Astacus astacus*. *Journal of Invertebrate Pathology*. **132**: 115-124

Beddow, T. A., Van Leeuwen, J. L., Johnston, I. A. (1995) Swimming kinematics of fast starts are altered by temperature acclimation in the marine fish *Myoxocephalus scorpius*. *Journal of Experimental Biology*. **198**: 203-208

Behringer, D. C., Butler, M. J., Shields, J. D. (2006) Avoidance of disease by social lobsters. *Nature*. **441**: 421

Bellard, C., Cassey, P., Blackburn, T. M. (2016) Alien species as a driver of recent extinctions. *Biology Letters*. **12**: 0150623

Bennett, A. F. (1978) Activity and metabolism of the lower vertebrates. *Annual Reviews in Physiology*. **400**: 447-469

Bennett, A. F. (1990) Thermal dependence of locomotor capacity. *American Journal of Physiology*. **259**: 253-258

Bergman, D. A., Moore, P. A. (2003) Field observations of intraspecific agnostic behavior of two crayfish species, *Orconectes rusticus* and *Orconectes virilis*, in different habitats. *Biological Bulletin*. **205**: 26-35

Beyer, K., Kochanowska, D., Longshaw, M., Feist, S. W., Gozlan, R. E. (2005) A potential role for invasive sunbleak in the further dissemination of a non-native parasite. *Journal of Fish Biology*. **67**: 1730-1733

- Bierwagen, B. G., Rahel, F. J., Thomas, R. (2008) Special section: a synthesis of climate change effect son aquatic invasive species. *Conservation Biology*. **22**: 518-520
- Binning, S. A., Shaw, A. K., Roche, D. G. (2017) Parasites and host performance: incorporating infection into our understanding of animal movement. *Integrative and Comparative Biology*. **57**: 267-280
- Blackburn, T. M., Ewen, J. G. (2016) Parasites as drivers and passengers of human-mediated biological invasions. *EcoHealth*. **13**: 1-13
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., Wilson, J. R. U., Richardson, D. M. (2011) A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*. **26**: 333-339
- Blight, O., Josens, R., Bertelsmeier, C., Abril, S., Boulay, R., Cerdá, X. (2017) Differences in behavioural traits among native and introduced colonies of an invasive ant. *Biological Invasions*. **19**: 1389-1398
- Bobeldyk, A. M., Lamberti, G. A. (2008) A decade after invasion: evaluating the continuing effects of rusty crayfish on a Michigan River. *Journal of Great Lakes Research*. **34**: 265-275
- Boltaña, S., Rey, S., Roher, N., Vargas, R., Huerta, M., Huntingford, F. A., Goetz, F. W., Moore, J., Garcia-Valtanen, P., Estepa, A., MacKenzie, S. (2013) Behavioural fever is a synergic signal amplifying the innate immune response. *Proceedings of the Royal Society B*. **280**: 20131381
- Bonte, D., van Dyck, H., Bullock, J. M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M., Lehouck, V., Matthysen, E., Mustin, K., Saastamoinen, M., Schtickzelle, N., Stevens, V. M., Vandewoestijne, S., Baguette, M., Barton, K., Benton, T. G., Chaput-Bardy, A., Clobert, J., Dytham, C., Hovestadt, T., Meier, C. M., Palmer, C. F., Turlure, C., Travis, J. M. J. (2012) Costs of dispersal. *Biological Reviews*. **87**: 290-312
- Boonman-Berson, S., Turnhout, E., van Tatenhove, J. (2014) Invasive species: the categorization of wildlife in science, policy, and wildlife management. *Land Use Policy*. **38**: 204-212
- Booy, O., Wade, M., Roy, H. (2015) Field guide to invasive plants and animals in Britain. Argraffiad 1^{af}. Bloomsbury Natural History
- Borazjani, I. (2013) The functional role of caudal and anal/dorsal fins during the C-start of a bluegill sunfish. *Journal of Experimental Biology*. **216**: 1658-1669

- Bowler, D. E., Benton, T. G. (2005) Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews*. **80**: 205-225
- Bradley, C. A., Altizer, S. (2005) Parasites hinder monarch butterfly flight: implications for disease spread in migratory hosts. *Ecology Letters*. **8**: 290-300
- Brazier, M. (2014) *Topmouth Gudgeon eradication programme* [Ar-lein]. Environment Agency. <http://tinyurl.com/jaxgbul> (Cyrchwyd: 15/09/2016)
- Britton, J. R., Brazier, M. (2006) Eradicating the invasive topmouth gudgeon, *Pseudorasbora parva*, from a recreational fishery in northern England. *Fisheries Management and Ecology*. **13**: 329-335
- Britton, J. R., Davies, G. D., Brazier, M. (2010a) Towards the successful control of the invasive *Pseudorasbora parva* in the UK. *Biological Invasions*. **12**: 125-131
- Britton, J. R., Cucherousset, J., Davies, G. D., Godard, M. J., Copp, G. H. (2010b) Non-native fishes and climate change: predicting species responses to warming temperatures in a temperate region. *Freshwater Biology*. **55**: 1130-1141
- Britton, J. R., Davies, G. D. (2010) Trophic interactions and consequent impacts of the invasive fish *Pseudorasbora parva* in a native aquatic foodweb: a field investigation in the UK. *Biological Invasions*. **12**: 1533-1542
- Britton, J. R., Davies, G. D., Brazier, M., Pinder, A. C. (2007) A case study on the population ecology of a topmouth gudgeon (*Pseudorasbora parva*) population in the UK and the implications for native fish communities. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. **17**: 749-759
- Britton, J. R., Gozlan, R. E. (2013) How many founders for a biological invasion? Predicting introduction outcomes from propagule pressure. *Ecology*. **94**: 2558-2566
- Brown, C. R., Brown, M. B. (1992) Ectoparasitism as a cause of natal dispersal in cliff swallows. *Ecology*. **73**: 1718-1723
- Bubb, D. H., Lucas, M. C., Thom, T. J., Rycroft, P. (2002) The potential use of PIT telemetry for identifying and tracking crayfish in their natural environment. *Hydrobiologia*. **483**: 225-230
- Bubb, D. H., Thom, T. J., Lucas, M. C. (2004) Movement and dispersal of the invasive signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in upland rivers. *Freshwater Biology*. **49**: 357-368
- Bubb, D. H., Thom, T. J., Lucas, M. C. (2006) Movement patterns of the invasive signal crayfish by PIT telemetry. *Canadian Journal of Zoological Research*. **84**: 1202-1209

- Bubb, D. H., Thom, T. J., Lucas, M. C. (2008) Spatial ecology of the white-clawed crayfish in an upland stream and implications for the conservation of this endangered species. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. **18**: 647-657
- Bubb, D. H., O'Malley, O. J., Gooderham, A. C., Lucas, M. C. (2009) Relative impacts of native and non-native crayfish on shelter use by an indigenous benthic fish. *Aquatic Conservation: Marine and freshwater ecosystems*. **19**: 448-455
- Buoro, M., Olden, J. D., Cucherousset, J. (2016) Global Salmonidae introductions reveal stronger ecological effects of changing intraspecific compared to interspecific diversity. *Ecology Letters*. **19**: 1363-1371
- Buřič, M., Kozák, P., Kouba, A. (2009) Movement patterns and ranging behaviour of the invasive spiny-cheek crayfish in a small reservoir tributary. *Archiv für Hydrobiologie*. **174**: 329-337
- Byron, C. J., Wilson, K. A. (2001) Rusty crayfish (*Orconectes rusticus*) movement within and between habitats in Trout Lake, Vilas County, Wisconsin. *Journal of the North American Benthological Society*. **20**: 606-614
- Cable, J., Barber, I., Boag, B., Ellison, A. R., Morgan, E. R., Murray, K. M., Pascoe, E. L., Sait, S. M., Wilson, A. J., Booth, M. (2017) Global change, parasite transmission and disease control: lessons from ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. **372**: 20160088
- Cadi, A., Joly, P. (2004) Impact of the introduction of the red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*) on survival rates of the European pond turtle (*Emys orbicularis*). *Biodiversity and Conservation*. **13**: 2511-2518
- Cadotte, M. W., Tasui, S. L. E., Livingstone, S., MacIvor, J. S. (2017) Are urban systems beneficial, detrimental, or indifferent for biological invasion? *Biological Invasions*. **19**: 3489-3503
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., et al. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*. **486**: 59-67
- Carmona-Catot, G., Magellan, K., García-Berthou, E. (2013) Temperature-specific competition between invasive mosquitofish and endangered Cyprinodontid fish. *PLoS ONE*. **8**: e54734
- Casal, C. M. V. (2006) Global documentation of fish introductions: the growing crisis and recommendations for action. *Biological Invasions*. **8**: 3-11

- Casterlin, M. E., Reynolds, W. W. (1977) Behavioral fever in crayfish. *Hydrobiologia*. **56**: 99-101
- Casterlin, M. E., Reynolds, W. W. (1980) Fever and antipyresis in the crayfish *Cambarus bartoni*. *Journal of Physiology*. **303**: 417-421
- Cerenius, L., Bangyeekhun, E., Keyser, P., Söderhäll, K. (2003) Host prophenoloxidase expression in freshwater crayfish is linked to increased resistance to crayfish plague fungus, *Aphanomyces astaci*. *Cellular Microbiology*. **5**: 353-357
- Cerenius, L., Söderhäll, K. (1984) Repeated zoospore emergence from isolated spore cysts of *Aphanomyces astaci*. *Experimental Mycology*. **8**: 370-377
- Cerenius, L., Söderhäll, K., Persson, M., Ajaxon, R. (1988) The crayfish plague fungus *Aphanomyces astaci* - diagnosis, isolation, and pathobiology. *Freshwater Crayfish*. **7**: 131-144
- Chapple, D. G., Simmonds, S. M., Wong, B. B. M. (2012) Can behavioral and personality traits influence the success of unintentional species introductions? *Trends in Ecology and Evolution*. **27**: 57-64
- Chucholl, C., Morawetz, K., Grob, H. (2012) The clones are coming – strong increase in Marmorkrebs (*Procambarus fallax*, Hagen 1870 f. *virginalis*) records from Europe. *Aquatic Invasions*. **4**: 511-519
- Chucholl, C. (2013) Invaders for sale: trade and determinants of introduction of ornamental freshwater crayfish. *Biological Invasions*. **15**: 125-141
- Chucholl, C. (2014) Predicting the risk of introduction and establishment of an exotic aquarium animal in Europe: insights from one decade of Marmorkrebs (Crustacea, Astacida, Cambaridae) releases. *Management of Biological Invasions*. **5**: 309-318
- Clarke, S. J. (2009) Adapting to climate change: implications for freshwater biodiversity and management in the UK. *Freshwater Reviews*. **2**: 51-64
- Claussen, D. L., Hopper, R. A., Sanker, A. M. (2000) The effects of temperature, body size, and hydration state on the terrestrial locomotion of the crayfish *Orconectes rusticus*. *Journal of Crustacean Biology*. **20**: 218-223
- Colautti, R. I., MacIsaac, H. J. (2004) A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions*. **10**: 135-141
- Colautti, R. I., Ricciardi, A., Grigorovich, I. A., MacIsaac, H. J. (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters*. **7**: 721-733

Collins, L. M., Warnock, N. D., Tosh, D. G., McInnes, C., Everest, D., Montgomery, W. I., Scantlebury, M., Marks, N., Dick, J. T. A., Reid, N. (2014) Squirrelpox virus: assessing prevalence, transmission and environmental degradation. *PLoS ONE* **9**: e89521

Comtet, T., Sandionigi, A., Viard, F., Casiraghi, M. (2015) DNA meta-barcoding of biological invasions: a powerful tool to elucidate invasion processes and help managing aliens. *Biological Invasions*. **17**: 905-922

Copp, G. H., Britton, J. R., Guo, Z., Edmonds-Brown, V. R., Pegg, J., Vilizzi, L., Davison, P. I. (2017) Trophic consequences of non-native pumpkinseed *Lepomis gibbosus* for native pond fishes. *Biological Invasions*. **19**: 25-41

Copp, G. H., Fox, M. G. (2007) Growth and life history traits of introduced pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) in Europe, and the relevance to its potential invasiveness. Yn: Gherardi, F. (gol), Biological Invaders in Inland Waters: Profiles, distribution, and threats. Cyf. 2. Springer Netherlands. Tud. 289-306

Copp, G. H., Fox, M. G., Kováč, V. (2002) Growth, morphology and life history traits of a cool-water European population of pumpkinseed *Lepomis gibbosus*. *Archiv für Hydrobiologie*. **155**: 585-614

Copp, G. H., Fox, M. G., Przybylski, M., Gobhino, F. N., Vila-Gispert, A. (2004) Lifetime growth patterns of pumpkinseed *Lepomis gibbosus* introduced to Europe, relative to native North American populations. *Folia Zoologica*. **53**: 237-254

Copp, G. H., Stakėnas, S., Cucherousset, J. (2010) Aliens versus the natives: interactions between introduced pumpkinseed and indigenous brown trout in small streams of Southern England. *American Fisheries Society Symposium*. **73**: 347-370

Cote, J., Fogarty, S., Weinersmith, K., Brodin, T., Sih, A. (2010) Personality traits and dispersal tendency in the invasive mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Proceedings of the Royal Society B*. **277**: 1571-1579

Crawley, M. J. (2007) Statistical modelling. Yn: Crawley, M. J. (gol), The R Book. Wiley, Lloegr, DU. Tud: 323-386

Creed, R. P. Jr., Reed, J. M. (2004) Ecosystem engineering by crayfish in a headwater stream community. *Journal of the North American Benthological Society*. **23**: 224–236

Cromarty, S. I., Mello, J., Kass-Simon, G. (2000) Molt-related and size-dependent differences in the escape response and post-threat behavior of the American lobster, *Homarus americanus*. *Biological Bulletin*. **199**: 265-277

- Crowl, T. A., Crist, T. O., Parmenter, R. R., Belovsky, G., Lugo, A. E. (2008) The spread of invasive species and infectious disease as drivers of ecosystem change. *Frontiers in Ecology and the Environment*. **6**: 238-246
- Cruz, M. J., Rebelo, R. (2007) Colonization of freshwater habitats by an introduced crayfish, *Procambarus clarkii*, in Southwest Iberian Peninsula. *Hydrobiologia*. **575**: 191-201
- Cucherousset, J., G. H. Copp, M. G. Fox, E. Sterud, H. H. van Kleef, H. Verreycken., E. Záhorská. (2009) Life-history traits and potential invasiveness of introduced pumpkinseed *Lepomis gibbosus* populations in northwestern Europe. *Biological Invasions*. **11**: 2171-2180
- Dalosto, M. M., Palaoro, A. V., Souty-Grosset, C., Bueno, S. L. S., Loureiro, T. G., Almerao, M. P., Araujo, P. D., Santos, S. (2015) One step ahead of the enemy: investigating aggressive interactions between invasive and native crayfish before the contact in nature. *Biological Invasions*. **17**: 3503-3515
- Darling, J. A. (2015) Genetic studies of aquatic biological invasions: closing the gap between research and management. *Biological Invasions*. **17**: 951-971
- Davis, M. A., Chew, M. K., Hobbs, R. J., Lugo, A. E., Ewel, J. J., Vermeij, G. J., Brown, J. H., Rosenzweig, M. L., Gardener, M. R., Carroll, S. P., Thompson, K., Pickett, S. T. A., Stromberg, J. C., Tredici, P. D., Suding, K. N., Ehrenfeld, J. G., Grime, J. P., Mascaro, J., Briggs, J. C. (2011) Don't judge species on their origins. *Nature*. **474**: 153-154
- Davies, B., Biggs, J., Williams, P., Whitfield, M., Nicolet, P., Sear, D., Bray, S., Maund, S. (2008) Comparative biodiversity of aquatic habitats in the European agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. **125**: 1-8
- Davies, G. D., Britton, J. R. (2014) Influences of population density, temperature and latitude on the growth of invasive topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva*. *Ecology of Freshwater Fish*. **24**: 91-98
- Davies, G. D., Britton, J. R. (2016) Assessment of non-native fish dispersal from a freshwater aquaculture site. *Fisheries Management and Ecology*. **23**: 428-430
- Debeffe, L., Morellet, N., Verheyden-Trixir, H., Hoste, H., Gaillard, J. M., Cargnelutti, B., Picot, D., Sevilla, J., Hewinson, A. J. M. (2014) Parasite abundance contributes to condition-dependent dispersal in a wild population of large herbivore. *Oikos*. **123**: 1121-1125

- DEFRA (2017) *Asian hornet identified in Devon* [Ar-lein]. GOV.UK. <https://www.gov.uk/government/news/asian-hornet-identified-in-devon> (Cyrchwyd: 25/01/18)
- Dejean, T., Valentini, A., Miquel, C., Taberlet, P., Bellemain, E., Miaud, C. (2012) Improved detection of an alien invasive species through environmental DNA barcoding: the example of the American bullfrog *Lithobates catesbeianus*. *Journal of Applied Ecology*. **49**: 953-959
- Dembski, S., Masson, G., Monnier, D., Wagner, P., Pihan, J. C. (2006) Consequences of elevated temperatures on life-history traits of an introduced fish, pumpkinseed *Lepomis gibbosus*. *Journal of Fish Biology*. **69**: 331-346
- Dick, J. T. A., Platvoet, D., Kelly, D. W. (2002) Predatory impact of the freshwater invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **59**: 1078-1084
- Dittel, A. I., Epifanio, C. E. (2009) Invasion biology of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis*: a brief review. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **374**: 79-92
- Dockery, D. R., McMahon, T. E., Kappenman, K. M., Blank, M. (2017) Evaluation of swimming performance for fish passage of longnose dace *Rhinichthys cataractae* using an experimental flume. *Journal of Fish Biology*. **90**: 980-1000
- Dodd, J. A., Dick, J. T. A., Alexander, M. E., MacNeil, C., Dunn, A. M., Aldridge, D. C. (2014) Predicting the ecological impacts of a new freshwater invader: functional responses and prey selectivity of the 'killer shrimp', *Dikerogammarus villosus*, compared to the native *Gammarus pulex*. *Freshwater Biology*. **59**: 337-352
- Doherty, T. S., Glen, A. S., Nimmo, D. G., Ritchie, E. G., Dickman, C. R. (2016) Invasive predators and global biodiversity loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **113**: 11261-11265
- Dorn, N. J., Mittelbach, G. G. (2004) Effects of a native crayfish (*Orconectes virilis*) on the reproductive success and nesting behaviour of sunfish (*Lepomis* spp.). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. **61**: 2135-2143
- Duckworth, R. A., Badyaev, A. V. (2007) Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird. *PNAS*. **104**: 15017-15022

- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z., Knowler, D. J., Lévêque, C., Naiman, R. J., Prieur-Richard, A., Soto, D., Stiassny, M. L. J., Sullivan, C. A. (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*. **81**: 163-182
- Dunn, J. C., Cole, E. F. and Quinn, J. L. (2011). Personality and parasites: sex-dependent associations between avian malaria infection and multiple behavioural traits. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **65**: 1459-1471
- Dunn, A. M., Hatcher, M. J. (2015) Parasites and biological invasions: parallels, interactions and control. *Trends in Parasitology*. **31**: 189-199
- Dunn, A. M., Torchin, M. E., Hatcher, M. J., Kotanen, P. M., Blumenthal, D. M., Byers, K. E., Coon, C. A. C., Frankel, V. M., Holt, R. D., Hufbauer, R. A., Kanarek, A. R., Schierenbeck, K. A., Wolfe, L. M., Perkins, S. E. (2012) Indirect effects of parasites in invasions. *Functional Ecology*. **26**: 1262-1274
- Dunston, W. A., Travis, J. (1991) The role of abiotic factors in community organization. *The American Naturalist*. **138**: 1067-1091
- Durance, I., Ormerod, S. J. (2007) Climate change effects on upland stream macroinvertebrates over a 25-year period. *Global Change Biology*. **13**: 942-957
- Durance, I., Ormerod, S. J. (2010) Evidence for the role of climate in the local extinction of a cool-water triclad. *Journal of the North American Benthological Society*. **29**: 1367-1378
- Eaton, R. C., Bombardieri, R. A., Meyer, D. L. (1977) The Mauthner-initiated startle response in teleost fish. *Journal of Experimental Biology*. **66**: 65-81
- Eaton, R. C., Lavender, W. A., Wieland, C. M. (1981) Identification of Mauthner-initiated response patterns in goldfish: evidence from simultaneous cinematography and electrophysiology. *Journal of Comparative Physiology A*. **144**: 521-531
- Edsman, L., Nyström, P., Sandström, A., Stenberg, M., Kokko, H., Tiitinen, V., Makkonen, J., Jussila, J. (2015) Eroded swimmeret syndrome in female crayfish *Pacifastacus leniusculus* associated with *Aphanomyces astaci* and *Fusarium* spp. infections. *Diseases of Aquatic Organisms*. **112**: 219-228
- Elliott, P., Ermgassen, P. S. E. (2008) The Asian clam (*Corbicula fluminea*) in the River Thames, London, England. *Aquatic Invasions*. **3**: 54-60
- Elton, C. S. (1958) The ecology of invasions by animals and plants. Meuthen, Llundain, DU.

- Enfjäll, K., Leimar, O. (2005) Density-dependent dispersal in the Glanville fritillary, *Melitaea cinxia*. *Oikos*. **108**: 465-472
- EU Commission (2016) *Commission Implementing Regulation (EU) 2016/1141 of 13 July 2016 adopting a list of invasive alien species of Union concern pursuant to Regulation (EU) No 1143/2014 of the European Parliament and of the Council* [Ar-lein]. <http://eur-lex.europa.eu/legal-content/en/ALL/?uri=CELEX%3A32016R1141> (Cyrchwyd: 20/09/2016)
- Fellous, S., Quillery, E., Duncan, A. B., Kaltz, O. (2011) Parasitic infection reduces dispersal of ciliate host. *Biology Letters*. **7**: 327-329
- Feminella, J. W., Resh, V. H. (1989) Submersed macrophytes and grazing crayfish: an experimental study of herbivory in a California freshwater marsh. *Holarctic Ecology*. **12**: 1-8
- Feria, T. P., Faulkes, Z. (2011) Forecasting the distribution of Marmorkrebs, a parthenogenetic crayfish with high invasive potential, in Madagascar, Europe, and North America. *Aquatic Invasions*. **6**: 55-67
- Filipová, L., Holdich, D. M., Lesobre, J., Grandjean, F., Petrusek, A. (2010) Cryptic diversity within the invasive virile crayfish *Orconectes virilis* (Hagen, 1870) species complex: new lineages recorded in both native and introduced ranges. *Biological Invasions*. **12**: 983-989
- Filipová, L., Petrusek, A., Matasová, K., Delaunau, C., Grandjean, F. (2013) Prevalence of the crayfish plague pathogen *Aphanomyces astaci* in populations of the signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in France: evaluating the threat to native crayfish. *PLoS ONE*. **8**: e70157
- Fialho, C., Banha, F., Anastácio, P. M. (2016) Factors determining active dispersal capacity of adult Chinese mitten crab *Eriocheira sinensis* (Decapoda, Varunidae). *Hydrobiologia*. **767**: 321-331
- Ficetola, G. F., Coïc, C., Detaint, M., Berroneau, M., Lorvelec, O., Miaud, C. (2007) Pattern of distribution of the American bullfrog *Rana catesbeiana* in Europe. *Biological Invasions*. **9**: 767-772
- Flegr, J., Havlíček, J., Kodým, P., Malý, M., Smahel, Z. (2002) Increased risk of traffic accidents in subjects with latent toxoplasmosis: a retrospective case-control study. *BMC Infectious Diseases*. **2**: 1-6
- Flegr, J. (2007) Effects of toxoplasma on human behavior. *Schizophrenia Bulletin*. **33**: 757-760

- Fletcher, D. H., Gillingham, P. K., Britton, J. R., Blanchet, S., Gozlan, R. E. (2016) Predicting global invasion risks: a management tool to prevent future introductions. *Scientific Reports*. **6**: 26316
- Flink, H., Behrens, J. W., Svensson, P. A. (2017) Consequences of eye fluke infection on anti-predator behaviours in invasive round gobies in Kalmar Sound. *Parasitology Research*. **116**: 1653-1663
- Floury, M., Usseglio-Poltera, P., Ferreol, M., Delattre, C., Souchon, Y. (2013) Global climate change in large European rivers: long-term effects on macroinvertebrate communities and potential local confounding factors. *Global Change Biology*. **19**: 1085-1099
- Fobert, E., Fox, M. G., Ridgway, M., Copp, G. H. (2011) Heated competition: how climate change will affect non-native pumpkinseed *Lepomis gibbosus* and native perch *Perca fluviatilis* interactions in the U.K. *Journal of Fish Biology*. **79**: 1592-1607
- Fobert, E., Zięba, G., Vilizzi, L., Godard, M. J., Fox, M. G., Stakėnas, S., Copp, G. H. (2013) Predicting non-native fish dispersal under conditions of climate change: case study in England of dispersal and establishment of pumpkinseed *Lepomis gibbosus* in a floodplain pond. *Ecology of Freshwater Fish*. **22**: 106-116
- Fournier, D. A., Skaug, H. J., Ancheta, J., Lanelli, J., Magnusson, A., Maunder, M. N., Nielsen, A., Sibert, J. (2012) AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models. *Optimization Methods and Software*. **27**: 233-249
- Fox, M. G., Copp, G. H. (2014) Old world versus new world: life-history alterations in a successful invader introduced across Europe. *Oecologia*. **174**: 435-446
- Freeman, M. A., Turnbull, J. F., Yeomans, W. E., Bean, C. W. (2010) Prospects for management strategies of invasive crayfish populations with an emphasis on biological control. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. **20**: 211-223
- Frizzi, F., Barlatesi, V., Santini, G. (2017) Combined effects of temperature and interspecific competition on the mortality of the invasive garden ant, *Lasius neglectus*: a laboratory study. *Journal of Thermal Biology*. **65**: 76-81
- Gallardo, B. (2014) Europe's top 10 invasive species: relative importance of climatic, habitat and socio-economic factors. *Ethology, Ecology and Evolution*. **26**: 2-3

- Gallardo, B., Aldridge, D. C. (2013) Evaluating the combined threat of climate change and biological invasions on endangered species. *Biological Conservation*. **160**: 225-233
- Gallardo, B., Errea, M. P., Aldridge, D. C. (2012) Application of bioclimatic models coupled with network analysis for risk assessment of the killer shrimp, *Dikerogammarus villosus*, in Great Britain. *Biological Invasions*. **14**: 1265-1278
- GB Non-Native Species Secretariat (2010) *Rapid Assessment of: Dikerogammarus villosus* [Ar-lein]. <http://www.nonnativespecies.org/index.cfm?sectionid=51> (Cyrchwyd: 15/09/16)
- Gehman, A. M., Byers, J. E. (2017) Non-native parasite enhances susceptibility of host to native predators. *Oecologia*. **183**: 919-926
- Geiger, W., Alcorlo, P., Baltanas, A., Montes, C. (2005) Impact of an introduced Crustacean on the trophic webs of Mediterranean wetlands. *Biological Invasions*. **7**: 49-73
- Gerry, S. P., Robbins, A., Ellerby, D. J. (2012) Variation in fast-start performance within a population of polyphenic bluegill (*Lepomis macrochirus*). *Physiological and Biochemical Zoology*. **85**: 694-703
- Gherardi, F. (2010) Invasive crayfish and freshwater fishes of the world. *Revue scientifique et technique Office International des Epizooties*. **29**: 241-254
- Gherardi, F., Barbaresi, S. (2000) Invasive crayfish: activity patterns of *Procambarus clarkii* in the rice fields of the Lower Guadalquivir (Spain). *Archiv für Hydrobiologie*. **150**: 153-168
- Gherardi, F., Barbarersi, S., Salvi, G. (2000) Spatial and temporal patterns in the movement of *Procambarus clarkii*, and invasive crayfish. *Aquatic Sciences*. **62**: 179-193
- Gherardi, F., Coignet, A., Souty-Grosset, C., Spigoli, D., Aquiloni, L. (2013) Climate warming and the agonistic behaviour of invasive crayfishes in Europe. *Freshwater Biology*. **58**: 1958-1967
- Gherardi, F., Tricarico, E., Ikhéu, M. (2002) Movement patterns of an invasive crayfish, *Procambarus clarkii*, in a temporary stream of southern Portugal. *Ethology Ecology & Evolution*. **14**: 183-197
- Gilbey, V., Attrill, M. J., Coleman, R. A. (2008) Juvenile Chinese mitten crabs (*Eriocheir sinensis*) in the Thames estuary: distribution, movement and possible interactions with the native crab *Carcinus maenas*. *Biological Invasions*. **10**: 67-77

- Gollasch, S., Nehring, S. (2006) National checklist for aquatic alien species in Germany. *Aquatic Invasions*. **1**: 245-269
- Grandjean, F., Souty-Grosset, C., Raimond, R., Holdich, D. M. (1997) Geographical variation of mitochondrial DNA between populations of the white-clawed crayfish (*Austropotamobius pallipes*). *Freshwater Biology*. **37**: 493-501
- Grey, J., Jackson, M. C. (2012) 'Leaves and eats shoots': direct terrestrial feeding can supplement invasive red swamp crayfish in times of need. *PLoS ONE*. **7**: e42575
- Griffiths, S. W., Collen, P. and Armstrong, J. D. (2004) Competition for shelter among over-wintering signal crayfish and juvenile Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*. **65**: 436-447
- Groen, M., Sopinka, N. M., Marentette, J. R., Reddon, A. R., Brownscombe, J. W., Fox, M. G., Marsh-Rollo, S. E., Balshine, S. (2012) Is there a role for aggression in round goby invasion fronts? *Behaviour*. **149**: 685-703
- Guan, R. (1994) Burrowing behaviour of signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana), in the River Great Ouse, England. *FBA's Annual Scientific Meeting, Charlotte Mason College, Ambleside*
- Guan, R. Z., Wiles, P. (1997) The home range of signal crayfish in a British lowland river. *Freshwater Forum*. **8**: 45-54
- Haddaway, N. R., Wilcox, R. H., Heptonstall, R. E. A., Griffiths, H. M., Mortimer, R. J. G., Christmas, M., Dunn, A. M. (2012) Predatory functional responses and prey choice identify predation differences between native/invasive and parasitised/unparasitised crayfish. *PLoS ONE*. **7**: e32229
- Hammill, E., Wilson, R. S., Johnston, I. A. (2004) Sustained swimming performance and muscle structure are altered by thermal acclimation in male mosquitofish. *Journal of Thermal Biology*. **29**: 251-257
- Hannah, D. M., Garner, G. (2015) River water temperature in the United Kingdom: changes over the 20th century and possible changes over the 21st century. *Progress in Physical Geography*. **39**: 68-92
- Hannah, D. M., Webb, B. W., Nobilis, F. (2008) River and stream temperature: dynamics, processes, model and implications – preface. *Hydrological Processes*. **22**: 899-901
- Hanshew, B. A., Garcia, T. S. (2012) Invasion of the shelter snatchers: behavioural plasticity in invasive red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*. *Freshwater Biology*. **57**: 2285-2296

- Hatcher, M. J., Dick, J. T. A., Dunn, A. M. (2012) Diverse effects of parasites in ecosystems: linking interdependent processes. *Frontiers in Ecology and the Environment*. **10**: 186-194
- Hatcher, M. J., Dick, J. T. A., Dunn, A. M. (2014) Parasites that change predator or prey behaviour can have keystone effects on community composition. *Biology Letters*. **10**: 20130879
- Heino, J., Virkkala, R., Toivonen, H. (2009) Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biological Reviews*. **84**: 39-54
- Herborg, L. M., Rushton, S. P., Clare, A. S., Bentley, M. G. (2005) The invasion of the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) in the United Kingdom and its comparison to continental Europe. *Biological Invasions*. **7**: 959-968
- Hill, A. M., Lodge, D. M. (1999) Replacement of resident crayfishes by an exotic crayfish: the roles of competition and predation. *Ecological Applications*. **9**: 678-690
- Hill, M., Baker, R., Broad, G., Chandler, P., Copp, G. H., Ellis, J., Jones, D., Hoyland, C., Laing, I., Longshaw, M., Moore, N., Parrott, D., Pearman, D., Preston, C., Smith, R. M., Waters, R. (2005) Audit of non-native species in England. *English Nature Research Reports*.
- Holdich, D. M., Reynolds, J. D., Scouly-Grosset, C., Sibley, P. J. (2009a) A review of the ever increasing threat to European crayfish from non-indigenous crayfish species. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. **11**: 394-395
- Holdich, D. M., Palmer, M., Sibley, P. J. (2009b) The indigenous status of *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet) in Britain. In: Brickland J., Holdich D.M. and Imhoff E.M. (ed), Crayfish Conservation in the British Isles, Proceedings of conference held in Leeds. Tud. 1-11
- Holdich, D. M., James, J., Jackson, C., Peay, S. (2014) The North American signal crayfish, with particular reference to its success as an invasive species in Great Britain. *Ethology, Ecology and Evolution*. **26**: 232-262
- Huang, T., Cerenius, L., Söderhall, K. (1994) Analysis of genetic diversity in the crayfish plague fungus, *Aphanomyces astaci*, by random amplification of polymorphic DNA. *Aquaculture*. **126**: 1-10
- Hudina, S., Galie, N., Roessink, I., Hock, K. (2011) Competitive interactions between co-occurring invaders: identifying asymmetries between two invasive crayfish species *Biological Invasions*. **13**: 1791-1803

- Hudina, S., Hock, K., Žganec, K. (2014) The role of aggression in range expansion and biological invasions. *Current Zoology*. **60**: 401-409
- Hudson, P. J., Dobson, A. P., Lafferty, K. D. (2006) Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? *Trends in Ecology and Evolution*. **21**: 381-385
- Hughes, D. P., Andersen, S. B., Hywel-Jones, N. L., Himaman, W., Billen, J., Boomsma, J. J. (2011) Behavioral mechanisms and morphological symptoms of zombie ants dying from fungal infection. *Ecology*. **11**: 13
- Hulme, P. E. (2009) Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*. **46**: 10-18
- Hulme, P. E., Bacher, S., Kenis, M., Klotz, S., Kühn, I., Minchin, D., Nentwig, W., Olenin, S., Panov, V., Pergl, J., Pyšek, P., Roques, A., Sol, D., Solarz, W., Vilà, M. (2008) Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *Journal of Applied Ecology*. **45**: 403-414
- Huner, J. V., Lindqvist, O. V. (1995) Physiological adaptations of freshwater crayfishes that permit successful aquacultural enterprises. *American Zoologist*. **35**: 12-19
- Huntingford, F. A. (1976) A comparison of the reaction of sticklebacks in different reproductive conditions towards conspecifics and predators. *Animal Behaviour*. **24**: 694-697
- Iritani, R. (2005) How parasite-mediated costs drive the evolution of disease state-dependent dispersal. *Ecological Complexity*. **21**: 1-13
- IPCC Intergovernmental Panel on Climate Change (2014). Summary for Policymakers. Yn: Edenhofer, O., Pichs-Madruga, R., Sokona, Y., Farahani, E., Kadner, S., Seyboth, K., Adler, A. *et al.* (gol) Climate Change 2014: Mitigation of Climate Change. Contribution of Working Group III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Caergrawnt: Cambridge University Press, tud. 1-30.
- Jackson, M. C., Britton, J. R., Cucherousset, J., Guo, Z., Stakėnas, S., Gozlan, R. E., Godard, M. G., Roussel, J. M., Copp, G. H. (2016) Do non-native pumpkinseed *Lepomis gibbosus* affect the growth, diet and trophic niche breadth of native brown trout *Salmo trutta*? *Hydrobiologia*. **772**: 63-75
- Jackson, M. C., Jones, T., Milligan, M., Sheath, D., Taylor, J., Ellis, A., England, J., Grey, J. (2014) Niche differentiation among invasive crayfish and their impacts on ecosystem structure and functioning. *Freshwater Biology*. **59**: 1123-1135

- James, J., Slater, F., Young, K. A., Cable, J. (2014) Comparing the ecological impacts of native and invasive crayfish: could native species' translocations do more harm than good? *Oecologia*. **178**: 309-316
- James, J., Thomas, J. R., Ellis, A., Young, K. A., England, J., Cable, J. (2015a) Over-invasion in a freshwater ecosystem: newly introduced virile crayfish (*Orconectes virilis*) outcompete established invasive signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*. **49**: 9-18
- James, J., Cable, J., Slater, F., Gilvear, J. (2015b) The distribution of crayfish species in the UK. Buglife – The Invertebrate Conservation Trust, Peterborough, DU.
- James, J., Nutbeam-Tuffs, S., Cable, J., Mrugała, A., Viñuela-Rodríguez, N., Petrušek, A., Oidtmann, B. (2016) The prevalence of *Aphanomyces astaci* in invasive signal crayfish from the UK and implications for native crayfish conservation. *Parasitology*. **144**: 411-418
- James, J., Mrugała, A., Oidtmann, B., Petrušek, A., Cable, J. (2017) Apparent interspecific transmission of *Aphanomyces astaci* from invasive signal to virile crayfish in a sympatric wild population. *Journal of Invertebrate Pathology*. **145**: 68-71
- Jenkins, G. J., Murphy, J. M., Sexton, D. M. H., Lowe, J. A., Jones, P., Kilsby, C.G. (2009) UK Climate Projections: Briefing report. Met Office Hadley Centre, Exeter, DU.
- Johnson, L. E., Carlton, J. T. (1996) Post-establishment spread in large-scale invasions: dispersal mechanisms of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. *Ecology*. **77**: 1686-1690
- Jones, C. G., Lawton, J. H., Shachak, M. (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*. **69**: 373-386
- Jonsson, B., Jonsson, N. (2009) A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *Journal of Fish Biology*. **75**: 2381-2447.
- Jordan, C., Backe, N., Wright, M.C., Tovey, C.P. (2009) Biological synopsis of pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*). *Canadian Manuscript Reports of Fisheries and Aquatic Sciences*. **2886**: 4-16
- Jussila, J., Makkonen, J., Kokko, H., Mäkinen, P. (2014) Numerous population crashes of wild signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) in Southern Finland. *Freshwater Crayfish*. **20**: 73-79

- Jussila, J., Tiitinen, V., Edsman, L., Kokko, H., Fotedar, R. (2016) Signal crayfish in Lake Saimaa could be maladapted to the local conditions due to *Aphanomyces astaci* infection: a seven-year study. *Freshwater Crayfish*. **22**: 53-60
- Kassam, A. (2017) *Thousands of Atlantic salmon escape from fish farm into Pacific* [Ar-lein]. The Guardian. <https://www.theguardian.com/world/2017/aug/24/thousands-of-atlantic-salmon-escape-from-fish-farm-into-pacific> (Cyrchwyd: 25/01/18)
- Kasuya, A., Nagayama, T. (2016) Habituation of backwards escape swimming in the marbled crayfish. *Zoological Science*. **33**: 6-12
- Keane, R. M., Crawley, M. J. (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution*. **17**: 164-169
- Keller, R. P., Ermgassen, P. S. E. Z., Aldridge, D. C. (2009) Vectors and timing of freshwater invasions in Great Britain. *Conservation Biology*. **23**: 1526-1534
- Kerby, J. L., Riley, S. P. D., Kats, L. B., Wilson, P. (2005) Barriers and flow as limiting factors in the spread of an invasive crayfish (*Procambarus clarkii*) in Southern California streams. *Biological Conservation*. **126**: 402-409
- Klaar, M., Copp, G. H., Horsfield, R. (2004) Autumnal habitat use of non-native pumpkinseed *Lepomis gibbosus* and associations with native fish species in small English streams. *Folia Zoologica*. **53**: 189-202
- Kleef, H. H., Jongejans, E. (2014) Identifying drivers of pumpkinseed invasiveness using population models. *Aquatic Invasions*. **9**: 315-326
- Kozubíková, E., Viljamaa-Dirks, S., Heinikainen, S., Petrusek, A. (2011) Spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* carry a novel genotype of the crayfish plague pathogen *Aphanomyces astaci*. *Journal of Invertebrate Pathology*. **108**: 214-216
- Kozubíková-Balcarová, E., Beran, L., Ďuris, Z., Fischer, D., Horká, I., Svoboda, J., Petrusek, A. (2014) Status and recovery of indigenous crayfish populations after recent crayfish plague outbreaks in the Czech Republic. *Ethology, Ecology & Evolution*. **26**: 299-319
- Kozubíková-Balcarová, E., Koukol, O., Martín, M. P., Svoboda, J., Petrusek, A., Diéguez-Urbeondo, J. (2013) The diversity of oomycetes on crayfish: Morphological vs. molecular identification of cultures obtained while isolating the crayfish plague pathogen. *Fungal Biology*. **117**: 682-691
- Kuusasaari, M., Nieminen, M., Hanski, I. (1996) An experimental study of migration in the Glanville Fritillary butterfly *Melitaea cinxia*. *Journal of Animal Ecology*. **65**: 791-801

Kynard, B. E. (1979) Population decline and change in frequencies of lateral plates in threespine sticklebacks. *Copeia*. **4**: 635-638

Lagrange, C., Podgorniak, T., Lecerf, A., Bollache, L. (2014) An invasive species may be better than none: invasive signal and native noble crayfish have similar community effects. *Freshwater Biology*. **59**: 1982-1995

Larson, E. R., Magoulick, D. D., Turner, C., Laycock, K. H. (2009) Disturbance and species displacement: different tolerances to stream drying and desiccation in a native and an invasive crayfish. *Freshwater Biology*. **54**: 1899-1908

Larson, E. R., Olden, J. D. (2009) Latent extinction and invasion risk of crayfishes in the South-eastern United States. *Conservation Biology*. **24**: 1099-1110

Lees, A. C., Bell, D. J. (2008) A conservation paradox for the 21st century: the European wild rabbit *Oryctolagus cuniculus*, an invasive alien and an endangered native species. *Mammal Review*. **38**: 304-320

Lefcort, H., Blaustein, A. R. (1995) Disease, predator avoidance, and vulnerability to predation in tadpoles. *Oikos*. **74**: 469-474

Lefèvre, T., Lebarbençon, C., Gauthier-Clerc, M., Missé, D., Poulin, R., Thomas, F. (2009) The ecological significance of manipulative parasites. *Trends in Ecology and Evolution*. **24**: 41-48

Lejeusne, C., Latchere, O., Petit, N., Rico, C., Green, A. J. (2014) Do invaders always perform better? Comparing the response of native and invasive shrimps to temperature and salinity gradients in south-west Spain. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. **136**: 102-111

Lenz, M., Gama, B. A P., Gerner, N. V., Gobin, J., Gröner, F., Harry, A., Jenkins, S. R., Kraufvelin, P., Mummelthei, C., Sareyka, J., Xavier, E. A., Wahl, M. (2011) Non-native marine invertebrates are more tolerant towards environmental stress than taxonomically related native species: results from a globally replicated study. *Environmental Research*. **111**: 943-952

Libersat, F., Moore, J. (1999) The parasite *Moniliformis moniliformis* alters the escape response of its cockroach host *Periplaneta americana*. *Journal of Insect Behavior*. **13**: 103-110

Liew, N., Moya, M. J. M., Wierzbicki, C. J., Hollinshead, M., Dillon, M. J., Thornton, C. R., Ellison, A., Cable, J., Fisher, M. C., Mostowy, S. (2017) Chytrid fungus infection in zebrafish demonstrates that the pathogen can parasitize non-amphibian vertebrate hosts. *Nature Communications*. **8**: 15048

- Lodge, D. M., Taylor, C. A., Holdich, D. M., Skudral, J. (2000) Nonindigenous crayfishes threaten North American freshwater biodiversity. *Fisheries*. **25**: 7-20
- Lockwood, J.L., Cassey, P., Blackburn, T. (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*. **20**: 223-228
- Longshaw, M., Bateman, K. S., Stebbing, P., Steinfrod, G. D., Hockley, F. A. (2012) Disease risks associated with the importation and release of non-native crayfish species into mainland Britain. *Aquatic Biology*. **16**: 1-15
- Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., Naeem, S. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*. **486**: 59-67
- Lorenz, O. T., O'Connell, M. T., Schofield, P. J. (2011) Aggressive interactions between the invasive Rio Grande cichlid (*Herichthys cyanoguttatus*) and native bluegill (*Lepomis macrochirus*), with notes on redspotted sunfish (*Lepomis miniatus*). *Journal of Ethology*. **29**: 39-46
- Lutz, C. G., Wolters, W. R. (1999) Mixed model estimation of genetic and environmental correlations in red swamp crawfish *Procambarus clarkii* (Girard). *Aquaculture Research*. **30**: 153-163
- Maceda-Veiga, A., De Sostoa, A., Sánchez-Espada, S. (2013) Factors affecting the establishment of the invasive crayfish *Procambarus clarkii* (Crustacea, Decapoda) in the Mediterranean rivers of the northeastern Iberian Peninsula. *Hydrobiologia*. **703**: 33-45
- Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F. A. (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecological Applications*. **10**: 689-710
- Macnab, V., Barber, I. (2011) Some (worms) like it hot: fish parasites grow faster in warmer water, and alter host thermal preferences. *Global Change Biology*. **18**: 1540-1548
- MacNeil, C., Boets, P., Lock, K., Goethals, P. L. M. (2013) Potential effects of the invasive 'killer shrimp' (*Dikerogammarus villosus*) on macroinvertebrate assemblages and biomonitoring indices. *Freshwater Biology*. **58**: 171-182
- MacNeil, C., Boets, P., Platvoet, D. (2012) 'Killer shrimps', dangerous experiments and misguided introductions: how freshwater shrimp (Crustacea: Amphipoda) invasions threaten biological water quality monitoring in the British Isles. *Freshwater Reviews*. **5**: 21-35

- Magellan, K., García-Berthou, E. (2016) Experimental evidence for the use of artificial refugia to mitigate the impacts of invasive *Gambusia holbrooki* on an endangered fish. *Biological Invasions*. **18**: 873-882
- Makkonen, J., Strand, D. A., Kokko, H., Vrålstad, T., Jussila, J. (2013) Timing and quantifying *Aphanomyces astaci* sporulation from the noble crayfish suffering from the crayfish plague. *Veterinary Microbiology*. **162**: 750-755
- Manchester, S. J., Bullock, J. M. (2000) The impacts of non-native species on UK biodiversity and the effectiveness of control. *Journal of Applied Ecology*. **37**: 845–864
- Marchant, J. (2012a) *American Bullfrog*, *Lithobates catesbeianus* [Ar-lein]. GB Non-native Species Secretariat.
<http://www.nonnativespecies.org/factsheet/factsheet.cfm?speciesId=2040>
 (Cyrchwyd: 15/09/16)
- Marchant, J. (2012b) *Ruddy duck*, *Oxyura jamaicensis* [Ar-lein]. GB Non-Native Species Secretariat.
<http://www.nonnativespecies.org/factsheet/downloadFactsheet.cfm?speciesId=2486>
 (Cyrchwyd: 15/09/16)
- Marie, A. D., Smith, S., Green, A. J., Rico, C., Lejeune, C. (2017) Transcriptomic response to thermal and salinity stress in introduced and native sympatric *Palaemon caridean* shrimps. *Scientific Response*. **7**: 13980
- Marques, M., Banha, F., Águas, M., Anastácio, P. (2015) Environmental cues during overland dispersal by three freshwater invaders: *Eriocheir sinensis*, *Pacifastacus leniusculus*, and *Procambarus clarkia* (Crustacea, Decapoda). *Hydrobiologia*. **742**: 81-93
- Martin, A. L III a Moore, P. A. (2008) The influence of dominance on shelter preference and eviction rates in the crayfish, *Orconectes rusticus*. *Ethology*. **114**: 351-360
- McCarthy, J. M., Hein, C. L, Olden, J. D., Zanden, M, J, V. (2006) Coupling long-term studies with meta-analysis to investigate impacts of non-native crayfish on zoobenthic communities. *Freshwater Biology*. **51**: 224-235
- McIntyre, P. B., Liermann, C. A. R., Revenga, C. (2016) Linking freshwater fishery management to global food security and biodiversity conservation. *PNAS*. **113**: 12880-12885
- McKnight, E., García-Berthou, E., Srean, P., Rius, M. (2017) Global meta-analysis of native and nonindigenous trophic traits in aquatic ecosystems. *Global Change Biology*. **23**: 1861-1870

McMahon, T. A., Brannelly, L. A., Chatfield, M. W. H., Johnson, P. T. J., Joseph, M. B., McKenzie, V. J., Richards-Zawacki, C. L., Venesky, M. D., Rohr, J. R. (2012) Chytrid fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* has nonamphibian hosts and releases chemicals that cause pathology in the absence of infection. *PNAS*. **110**: 210-215

Mohammed, R. S., Reynolds, M., James, J., Williams, C., Mohammed, A., Ramsubhag, A., van Oosterhaut, C., Cable, J. (2016) Getting into hot water: sick guppies frequent warmer thermal conditions. *Oecologia*. **181**: 911-917

Mrugała, A., Kozubiřková -Balcarová, E., Chucholl, C., Resino, S. C., Vilijamaa-Dirks, S., Vukić, J., Petrušek, A. (2014) Trade of ornamental crayfish in Europe as a possible introduction pathway for important crustacean disease: crayfish plague and white spot syndrome. *Biological Invasions*. **17**: 1313-1326

Mrugała, A., Veselý, L., Petrušek, A., Vilijamaa-Dirks, S., Kouba, A. (2016) May *Cherax destructor* contribute to *Aphanomyces astaci* spread in Central Europe? *Aquatic Invasions*. **11**: 459-468

Murphy, C. A., Grenouillet, G., García-Berthou, E. (2015) Natural abiotic factors more than anthropogenic perturbation shape the invasion Eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). *Freshwater Science*. **34**: 965-974

Nakata, K., Goshima, S. (2003) Competition for shelter of preferred sizes between native crayfish species *Cambroides japonicus* and the alien crayfish species *Pacifastacus leniusculus* in Japan in relation to prior residence, sex difference and body size. *Journal of Crustacean Biology*. **23**: 897-907

Nakata, K., Hamano, T., Hayashi, K., Kawai, T. (2002) Lethal limits of high temperature for two crayfishes, the native species *Cambaroides japonicus* and the alien species *Pacifastacus leniusculus* in Japan. *Fisheries Science*. **68**: 763-767

Nehring, S., Steinhof, J. (2015) First records of the invasive Amur sleeper, *Perccottus glenii* Dybowski, 1877. *BioInvasions Records*. **4**: 223-232

Nyhlén, L., Unestam, T. (1975) Ultrastructure of the penetration of the crayfish integument by the fungal parasite, *Aphanomyces astaci*, Oomycetes. *Journal of Invertebrate Pathology*. **26**: 353-366

O'Steen, S., Bennett, A. F. (2003) Thermal acclimation effects differ between voluntary, maximum, and critical swimming velocities in two Cyprinid fishes. *Physiological and Biochemical Zoology*. **76**: 484-496

- Oidtmann, B., Geiger, S., Steinbauer, P., Culas, A., Hoffmann, R. W. (2006) Detection of *Aphanomyces astaci* in North American crayfish by polymerase chain reaction. *Diseases of Aquatic Organisms*. **72**: 53-64
- Oidtmann, B., Schaefers, N., Cerenius, L., Söderhäll, K., Hoffmann, R. W. (2004) Detection of genomic DNA of the crayfish plague fungus *Aphanomyces astaci* (Oomycete) in clinical samples by PCR. *Veterinary Microbiology*. **100**: 269-282
- Okuyama, J., Abe, O., Nishizawa, H., Kobayashi, M., Yoseda, K., Arai, N. (2009) Ontogeny of the dispersal migration of green turtle (*Chelonia mydas*) hatchlings. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. **379**: 43-50
- Osborn, A., Briffa, M. (2017) Does repeatable behaviour in the laboratory represent behaviour under natural conditions? A formal comparison in sea anemones. *Animal Behaviour*. **123**: 197-206
- Ozersky, T., Evans, D. O., Ginn, B. K. (2015) Invasive mussels modify the cycling, storage and distribution of nutrients and carbon in a large lake. *Freshwater Biology*. **60**: 827-843
- Padayachee, A. L., Irlich, U. M., Faulkner, K. T., Gaertner, M., ProcheS, S., Wilson, J. R. U., Rouget, M. (2017) How do invasive species travel to and through urban environments? *Biological Invasions*. **19**: 3557-3570
- Parfitt, S. A., Ashton, N. M., Lewis, S. G., Abel, R. L., Coope, G. R., Field, M. H., Gale, R., Hoare, P. G., Larkin, N. R., Lewis, M. D., Karloukovski, V., Maher, B. A., Peglar, S. M., Preece, R. C., Whittaker, J. E., Stringer, C. B. (2010) Early Pleistocene human occupation at the edge of the boreal zone in northwest Europe. *Nature*. **466**: 229-233
- Pârvulescu, L., Pîrvu, M., Moroşan, L., Zaharia, C. (2015) Plasticity in fecundity highlights the females' importance in the spiny-cheek crayfish invasion mechanism. *Zoology*. **118**: 424-432
- Peake, S. J. (2008) Swimming performance and behaviour of fish species endemic to Newfoundland and Labrador: A literature review for the purpose of establishing design and water velocity criteria for fishways and culverts. *Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences* No. 2843
- Peay, S., Dunn, A. M. (2014) The behavioural response of the invasive signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* to experimental dewatering of burrows and its implications for eradication treatment and management of ponds with crayfish. *Ethology, Ecology and Evolution*. **26**: 277-298

- Peay, S., Guthrie, N., Spees, J., Nilsson, E., Bradley, P. (2009) The impact of signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) on the recruitment of salmonid fish in a headwater stream in Yorkshire, England. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. **12**: 394-395
- Peay, S., Holdich, D.M., Brickland, J. (2010) Risk assessments of non-indigenous crayfish in Great Britain. *Freshwater Crayfish*. **17**: 109-122
- Pinder, A. C., Gozlan, R. E. (2005) Dispersal of the invasive topmouth gudgeon, *Pseudorasbora parva* in the UK: a vector for an emergent infectious disease. *Fisheries Management and Ecology*. **12**: 411-414
- Plaut, I. (2001) Critical swimming speed: its ecological relevance. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*. **131**: 41-50
- Pond, C. M. (1975) The role of the 'walking legs' in aquatic and terrestrial locomotion of the crayfish *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet). *Journal of Experimental Biology*. **62**: 447-454
- Poulos, D E., McCormick, M. I. (2014) Who wins in the battle for space? The importance of priority, behavioural history and size. *Animal Behaviour*. **90**: 305-314
- Preston, D. L., Mischler, J. A., Townsend, A. R., Johnson, P. T. J. (2016) Disease ecology meets ecosystem science. *Ecosystems*. **19**: 737-748
- Priddis, E., Rader, R., Belk, R., Schaalje, B., Merkley, S. (2009) Can separation along the temperature niche axis promote coexistence between native and invasive species? *Diversity and Distributions*. **15**: 682-691
- Pringle, R. M. (2005) The origins of the Nile Perch in Lake Victoria. *BioScience*. **55**: 780-787
- Puky, M. (2014) Invasive crayfish on land: *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) (Decapoda: Cambaridae) crossed a terrestrial barrier to move from a side arm into the Danube River at Szermle, Hungary. *Acta Zoologica Bulgarica*. **7**: 143-146
- R Core Team (2017) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ramalho, R. O., Anastácio, P. M. (2015) Factors inducing overland movement of invasive crayfish (*Procambarus clarkii*) in a ricefield habitat. *Hydrobiologia*. **746**: 135-146
- Randall, D. J., Brauner, C. J. (1991) Effects of environmental factors on exercise in fish. *Journal of Experimental Biology*. **160**: 113-126

- Rehage, J.S., Sih, A. (2004) Dispersal behavior, boldness, and the link to invasiveness: a comparison of four *Gambusia* species. *Biological Invasions*. **6**: 379-391
- Reisinger, L. S., Lodge, D. M. (2016) Parasites alter freshwater communities in mesocosms by modifying invasive crayfish behavior. *Ecology*. **97**: 1497-1506
- Reisinger, L. S., Petersen, I., Hing, J. S., Davila, R. L., Lodge, D. M. (2015) Infection with a trematode parasite differentially alters competitive interactions and antipredator behaviour in native and invasive crayfish. *Freshwater Biology*. **60**: 1581-1595
- Reshetnikov, A. N., Ficetola, G. F. (2011) Potential range of the invasive fish rotan (*Percottus glenii*) in the Holarctic. *Biological Invasions*. **13**: 2967-2980
- Reshetnikov, A. N., Karyagina, A. S. (2015) Further evidence of naturalization of the invasive fish *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Perciformes: Odontobutidae) in Germany and necessity of urgent management response. *Acta Zoologica Bulgarica*. **67**: 553-556
- Rewicz, T., Grabowski, M., MacNeil, C., Baçela-Spychalska, K. (2014) The profile of a 'perfect' invader – the case of killer shrimp, *Dikerogammarus villosus*. *Aquatic Invasions*. **9**: 267-288
- Riccardi, A. (2007) Are modern biological invasions an unprecedented form of global change? *Conservation Biology*. **21**: 329-336
- Riccardi, A., Blackburn, T. M., Carlton, J. T., Dick, J. T. A., Hulme, P. E., Iacarella, J. C., Jeschke, J. M., Liebhold, A. M., Lockwood, J. L., MacIsaac, H. J., Pyšek, P., Richardson, D. M., Ruiz, G. M., Simberloff, D., Sutherland, W. J., Wardle, D. A., Aldridge, D. C. (2017) Invasion science: A horizon scan of emerging challenges and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution*. **32**: 464-474
- Rigby, R. A., Stasinopoulos, D. M. (2005) Generalized additive models for location, scale and shape. *Journal of Applied Statistics*. **54**: 507-554
- Robb, T., Reid, M. L. (1996) Parasite-induced changes in the behaviour of cestode-infected beetles: adaptation or simple pathology? *Canadian Journal of Zoology*. **74**: 1268-1274
- Roland, J., Keyghobadi, N., Fownes, S. (2000) Alpine *Parnassius* butterfly dispersal: effects of landscape and population size. *Ecology*. **81**: 1642-1653
- Rooke, A. C., Burness, G., Fox, M. G. (2017) Thermal physiology of native cool-climate, and non-native warm-climate pumpkinseed sunfish raised in a common environment. *Journal of Thermal Biology*. **64**: 48-57

- Rooke, A. C., Fox, M. G. (2014) Living a century in warm thermal conditions: introduced populations of pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) inhabiting the Iberian Peninsula (Spain) show reduced adaptation to North American winter conditions. *Aquatic Sciences*. **76**: 497-509
- Rouget, M., Robertson, M. P., Wilson, J. R. U., Hui, C., Essl, F., Renteria, J. L., Richardson, D. M. (2016) Invasion debt – quantifying future biological invasions. *Diversity and Distributions*. **22**: 445-456
- Roy, H. E., Peyton, J., Aldridge, D. C., Bantock, T., Blackburn, T. M., Britton, R., Clark, P., Cook, E., Dehnen-Schmutz, K., Dines, T., Dobson, M., Edwards, F., Harrower, C., Harvey, M. C., Minchin, D., Noble, D. G., Parrott, D., Pocock, M. J. O., Preston, C. D., Sugoto, R., Salisbury, A., Schönrogge, K., Sewell, J., Shaw, R. H., Stebbing, P., Stewart, A. J. A., Walker, K. J. (2014) Horizon scanning for invasive alien species with the potential to threaten biodiversity in Great Britain. *Global Change Biology*. **20**: 3859-3871
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., Baughman, S., et al. (2001) The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. **32**: 305-32
- Sala, O. E., III, F. S. C., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., et al. (2000) Global Biodiversity scenarios for the Year 2100. *Science*. **287**: 1770-1774
- Sanches, F. H. C., Miyai, C. A., Costa, T. M., Christofolletti, R. A., Volpato, G. L., Barreto, R. E. (2012) Aggressiveness overcomes body-size effects in fights staged between invasive and native fish species with overlapping niches. *PLoS ONE*. **7**: e29746
- Schimanski, K. B., Goldstein, S. J., Hopkins, G. A., Atalah, J., Floerl, O. (2017) Life history stage and vessel voyage profile can influence shipping-mediated propagule pressure of non-indigenous biofouling species. *Biological Invasions*. **19**: 2089-2099
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., Eliceiri, K. W. (2012) NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*. **9**: 671-675
- Schrimpf, A., Schmidt, T., Schulz, R. (2014) Invasive Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) transmits crayfish plague pathogen (*Aphanomyces astaci*). *Aquatic Invasions*. **9**: 203-209

- Seebens, H., Blackburn, T. M., Dyer, E. D., Genovesi, P., Hulme, P. E., Jeschke, J. M., Pagad, S., Pyšek, P., Winter, M., Arianoutsou, M., Bacher, S., Blasius, B., Brundu, G., Capinha, C., Celesti-Gradow, L., Dawson, W., Dullinger, S., Fuentes, N., Jäger, H., Kartesz, J., Kenis, M., Kreft, H., Kühn, I., Lenzer, B., Liebhold, H., Mosena, A., Moser, D., Nishino, M., Pearman, D., Pergl, J., Rabitsch, W., Rojas-Sandoval, J., Roques, A., Rorke, S., Rossinelli, S., Roy, H. E., Scalera, R., Schindler, S., Štajerová, K., Tokarska-Guzik, B., Kleunen, M., Walker, K., Weigelt, P., Yamanaka, T., Essl, F. (2016) No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications*. **15**: 14435
- Shurin, J. B., Havel, J. E. (2002) Hydrologic connections and overland dispersal in an exotic freshwater crustacean. *Biological Invasions*. **4**: 431-439
- Simberloff, D. (2006) Invasional meltdown 6 years later: important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? *Ecology Letters*. **9**: 912-919
- Simberloff, D., Von Holle, B. (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions*. **1**: 21-32
- Simon, K. S., Townsend, C. R. (2003) Impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organisation, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshwater Biology*. **48**: 982-994
- Sinclair, J. S., Arnott, S. E. (2016) Strength in size not numbers: propagule size more important than number in sexually reproducing populations. *Biological Invasions*. **18**: 497-505
- Söderhäll, K., Svensson, E., Unestam, T. (1978) Chitinase and protease activities in germinating zoospore cysts of parasitic fungus, *Aphanomyces astaci*, Oomycetes. *Mycopathologia*. **64**: 9-11
- Souty-Grosset, C., Anastácio, P. M., Aquiloni, L., Banha, F., Choquer, J., Chucholl, C., Tricarico, E. (2016) The red swamp crayfish *Procambarus clarkii* in Europe: impacts on aquatic ecosystems and human well-being. *Limnologica*. **58**: 78-93
- Stakénaš, S., Copp, G. H., Scott, D. M. (2009) Tagging effects on three non-native fish species in England (*Lepomis gibbosus*, *Pseudorasbora parva*, *Sander lucioperca*) and of native *Salmo trutta*. *Ecology of Freshwater Fish*. **18**: 167-176
- Stakénaš, S., Vilizzi, L., Copp, G. H. (2012) Habitat use, home range, and movements and interactions of introduced *Lepomis gibbosus* and native *Salmo trutta* in a small stream of Southern England. *Ecology of Freshwater Fish*. **22**: 202-215

Statzner, B., Fievet, E., Champagne, J., Morel, R., Herouin, E. (2000) Crayfish as geomorphic agents and ecosystem engineers: Biological behaviour affects sand and gravel erosion in experimental streams. *Limnology and Oceanography*. **45**: 1030-1040

Strand, D. A., Jussila, J., Johnsen, S. I., Viljamaa-Dirks, S., Edsman, L., Wiik-Nielsen, J., Viljugrein, H., Engdahl, F., Vrålstad, T. (2014) Detection of crayfish plague spores in large freshwater systems. *Journal of Applied Ecology*. **51**: 544-553

Strand, D. A., Jussila, J., Viljamaa-Dirks, S., Kokko, H., Makkonen, J., Holst-Jensen, A., Viljugrein, H., Vrålstad, T. (2012) Monitoring the spore dynamics of *Aphanomyces astaci* in the ambient water of latent carrier crayfish. *Veterinary Microbiology*. **160**: 99-107

Strayer, D. L. (2010) Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology*. **55**: 152-174

Strayer, D. L., Caraco, N. F., Cole, J. J., Findlay, S., Pace, M. L. (1999) Transformation of freshwater ecosystems by bivalves: a case study of zebra mussels in the Hudson River. *BioScience*. **49**: 19-27

Strayer, D. L., Dudgeon, D. (2010) Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society*. **29**: 344-358

Stumpel, A. H. P. (1992) Successful reproduction of introduced bullfrog *Rana catesbeiana* in northwestern Europe: a potential threat to indigenous amphibians. *Biological Conservation*. **60**: 61-62

Svensson, P. A., Lehtonen, T. K., Wong, B. B. M. (2012) A high aggression strategy for smaller males. *PLoS ONE*. **7**: e43121

Svoboda, J., Mrugała, A., Kozubíková-Balcarová, E., Kouba, A., Diéguez-Urbeondo, J., Petrusek, A. (2014) Resistance to the crayfish plague pathogen, *Aphanomyces astaci*, in two freshwater shrimp. *Journal of Invertebrate Pathology*. **121**: 97-104

Svoboda, J., Mrugała, A., Kozubíková-Balcarová, E., Petrusek, A. (2017) Hosts and transmission of the crayfish plague pathogen *Aphanomyces astaci*: a review. *Journal of Fish Diseases*. **40**: 127-140

Swartz, S. J., De Leo, D. A., Wood, C. L., Sokolow, S. H. (2015) Infection with schistosome parasites in snails leads to increased predation by prawns: implications for human schistosomiasis control. *Journal of Experimental Biology*. **218**: 3962-3967

- Tain, L., Perrot-Minnot, M., Cézilly, F. (2007) Differential influence of *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala) on brain serotonergic activity in two congeneric host species. *Biology Letters*. **3**: 68-71
- Taniguchi, Y., Rahel, F. J., Novinger, D. C., Gerow, K. G. (1998) Temperature mediation of competitive interactions among three fish species that replace each other along longitudinal stream gradients. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **55**: 1894-1901
- Taylor, C.M., Hastings, A. (2005) Allee effects in biological invasions. *Ecology Letters*. **8**: 895-908
- Taylor, E. W., Wheatly, M. G. (1981) The effect of long-term aerial exposure on heart rate, ventilation, respiratory gas exchange and acid-base status in the crayfish, *Austropotamobius pallipes*. *Journal of Experimental Biology*. **92**: 109-124
- Temple, G. K., Johnston, I. A. (1997) The thermal dependence of fast-start performance in fish. *Journal of Thermal Biology*. **22**: 391-401
- Thomas, L. R. (1965) Moulting behaviour of the western Australian crayfish *Panulirus cygnus* George (Decapoda Reptantia). *Crustaceana*. **11**: 111-113
- Thomas, F., Ulitsky, P., Augier, R., Dusticier, N., Samuel, D., Strambi, C., Biron, D. G., Cayre, M. (2003) Biochemical and histological changes in the brain of the cricket *Nemobius sylvestris* infected by the manipulative parasite *Paragordius tricuspidatus* (Nematomorpha). *International Journal for Parasitology*. **33**: 435-443
- Tierny, K. B. (2011) Swimming performance assessment in fishes. *Journal of Visualized Experiments*. **51**: e2572
- Tomeček, J., Kováč, V., Katina, S. (2007) The biological flexibility of the pumpkinseed: a successful colonizer throughout Europe. In: Gherardi, F. Gol. (2007) Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution, and threats. Cyf. 2. Tud. 307-336. Springer Netherlands.
- Tompkins, D. M., Dunn, A. M., Smith, M. J., Felfer, S. (2011) Wildlife diseases: from individuals to ecosystems. *Journal of Animal Ecology*. **80**: 19-38
- Torchin, M. E. Lafferty, K. D., Kuris, A.M. (2002) Parasites and marine invasions. *Parasitology*. **124**: 137-151
- Townsend, C. R (2003) Individual, population, community, and ecosystem consequences of a fish invader in New Zealand streams. *Conservation Biology*. **17**: 38-47

- Tuffs, S., Oidtmann, B. (2011) A comparative study of molecular diagnostic methods designed to detect the crayfish plague pathogen, *Aphanomyces astaci*. *Veterinary Microbiology*. **153**: 343-353
- Unestam, T. (1966) Studies on the crayfish plague fungus *Aphanomyces astaci* II. Factors affecting zoospores and zoospore production. *Physiologia Plantarum*. **19**: 1110-1119
- Unestam, T., Weiss, D. W. (1970) The host-parasite relationship between freshwater crayfish and the crayfish disease fungus *Aphanomyces astaci*: responses to infection by a susceptible and a resistant species. *Journal of General Microbiology*. **60**: 77-90
- United Nations (2017) *World population projected to reach 9.8 billion in 2050, and 11.2 billion in 2100* [Ar-lein].
<https://www.un.org/development/desa/en/news/population/world-population-prospects-2017.html> (Cyrchwyd: 25/01/18)
- Usio, N. Townsend, C. R. (2004) Roles of crayfish: consequences of predation and bioturbation for stream invertebrates. *Ecology*. **85**: 807-822
- Vilcinskas, A. (2015) Pathogens as biological weapons of invasive species. *PLoS Pathogens*. **11**: e1004714
- Vilcinskas, A., Stoecker, K., Schmidtberg, H., Röhrich, C. R., Vogel, H. (2013) Invasive Harlequin ladybird carries biological weapons against native competitors. *Science*. **340**: 862-863
- Vilizzi, L., Stakėnas, S., Copp, G.H. (2012) Use of constrained additive and quadratic ordination in fish habitat studies: an application to introduced pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) and brown trout (*Salmo trutta*) in an English stream. *Fundamental and Applied Limnology*. **180**: 69-75
- Vorbürger, C., Ribí, G. (1999) Aggression and competition for shelter between a native and an introduced crayfish in Europe. *Freshwater Biology*. **42**: 111-119
- Vrålstad, T., Knutsen, A. K., Tengs, T., Holst-Jensen, A. (2009) A quantitative Taqman® MGB real-time polymerase chain reaction based assay for detection of the causative agent of crayfish plague *Aphanomyces astaci*. *Veterinary Microbiology*. **137**: 146-155
- Ward, J. M., Riccardi, A. (2007) Impacts of *Dreissena* invasions on benthic macroinvertebrate communities: a meta-analysis. *Diversity and Distributions*. **13**: 155-165

- Webster, J. P. (2001) Rats, cats, people and parasites: the impact of latent toxoplasmosis on behaviour. *Microbes and Infection*. **3**: 1037-1045
- Welicky, R. L., Sikkel, P. C. (2015) Decreased movement related to parasite infection in a diel migratory coral reef fish. *Behavioural Ecology and Sociobiology*. **69**: 1437-1446
- Westhoff, J. T., Rosenberger, A. E. (2016) A global review of freshwater crayfish temperature tolerance, preference, and optimal growth. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. **26**: 329-349
- Wilkinson, J. W. (2012) *Red-eared terrapin*, *Trachemys scripta* [Ar-lein]. GB Non-Native Species Secretariat.
<http://www.nonnativespecies.org/factsheet/downloadFactsheet.cfm?speciesId=3566>
(Cyrchwyd: 15/09/2016)
- Williams, F., Eschen, R., Harris, A., Djeddour, D., Pratt, C., Shaw, R. S., Varia, S., Lamontagne-Godwin, J., Thomas, S. E., Murphy, S. T. (2010) *The Economic Cost of Invasive Non-Native Species on Great Britain*. GB Non-Native Species Secretariat.
- Williamson, M., Fitter, A. (1996) The varying success of invaders. *Ecology*. **77**: 1661-1666
- Wilson, J. R. W., Dormontt, E. E., Prentis, P. J., Lowe, A. J., Richardson, D. M. (2009) Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success. *Trends in Ecology and Evolution*. **24**: 136-144
- Winandy, L., Denoël, M. (2015) The aggressive personality of an introduced fish affects foraging behavior in a polymorphic newt. *Behavioral Ecology*. **26**: 1528-1536
- Winandy, L., Darnet, E., Danoel, M. (2015) Amphibians forgo aquatic life in response to alien fish introduction. *Animal Behaviour*. **109**: 209-216
- Wood, M. J. (2007) Parasites entangled in food webs. *Trends in Parasitology*. **23**: 8-10
- Xenopoulos, M. A., Lodge, D. M., Alcamo, J., Märker, M., Schulze, K., Vuuren, D. P. V. (2005) Scenarios of freshwater fish extinctions from climate change and water withdrawal. *Global Change Biology*. **11**: 1557-1564
- Yamamoto, Y. (2010) Contribution of bioturbation by the red swamp crayfish *Procambarus clarkii* to the recruitment of bloom-forming cyanobacteria from sediment. *Journal of Limnology*. **69**: 102-111

- Zhao, D., Feng, P. (2015) Temperature increase impacts personality traits in aquatic non-native species: implications for biological invasion under climate change. *Current Zoology*. **61**: 966-971
- Zhang, Y., Richardson, J. S., Negishi, J. N. (2004) Detritus processing, ecosystem engineering and benthic diversity: a test of predator-omnivore interference. *Journal of Animal Ecology*. **73**: 756-766
- Zięba, G., Copp, G.H., Davies, G. D., Stebbing, P., Wesley, K. J., Britton, J. R. (2010) Recent releases and dispersal of non-native fishes in England and Wales, with emphasis on sunbleak *Leucaspius delineates* (Heckel, 1843). *Aquatic Invasions*. **5**: 155-161
- Zięba, G., Fox, M. G., Copp, G. H. (2015) How will climate warming affect non-native pumpkinseed *Lepomis gibbosus* populations in the U.K.? *PLoS ONE*. **10**: e0135482

Atodiad 1

Caiff yr atodiad hwn ei haddasu o lawysgrif sydd wedi'i derbyn yng nghyfnodolyn Hydrobiologia. Hunt, R., Thomas, J. R., James, J., Cable, J. Transmission and terrestrial dispersal of non-native ectosymbionts on invasive crayfish.

RH ysgrifennodd y llawysgrif. Casglwyd y data gan RH, JJ a JRT. Cyfrannodd JC drwy goruchwilio'r gwaith.

Transmission and terrestrial dispersal of non-native ectosymbionts on invasive crayfish

Rhiannon Hunt, John Rhidian Thomas, Joanna James, Jo Cable

Abstract

Symbionts are a fundamental component of biological systems and their survival is highly dependent on transmission and host movement. Ectosymbionts of amphibious animals face the added challenge of having to survive dramatic environmental changes as their hosts cross ecosystem boundaries. Within freshwaters, non-native crayfish are amongst the most widespread invasive species that readily disperse overland and are host to a wide range of ectosymbionts. Relatively little is known about the transmission of these ectosymbionts, including their ability to survive overland host migration. Here, we assessed terrestrial emigration and both inter- and intra-specific transmission of *Xironogiton victoriensis*, a non-native branchiobdellidan (Annelida: Clitellata) recently found on invasive signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) in the UK. The branchiobdellidan tolerated desiccation and did not alter host terrestrial behaviour. Transmission was rapid between natural signal and novel virile (*Orconectes* cf. *virilis*) crayfish hosts, with host interactions facilitating transmission. Thus, branchiobdellidans can disperse via amphibious host behaviour and readily infect novel hosts. These traits facilitate symbiont survival and provide access to additional dispersal pathways, aiding transmission.

Key Words

Invasive non-native species, branchiobdellidans, *Pacifastacus leniusculus*, *Xironogiton victoriensis*

Introduction

Dispersal is a fundamental life history trait, offering opportunities for range expansion, genetic differentiation and increased fitness. As such, both population and evolutionary dynamics are influenced by a species' dispersal capacity (Ronce, 2007). In aquatic ecosystems, dispersal is usually limited to connected water bodies, with isolated habitats (such as ponds or lakes) only accessible via flooding events or anthropogenic activity (Hulme *et al.*, 2008; Rahel and Olden, 2008). Amphibious behaviour, however, offers not only opportunities for foraging, reproduction and escape from unfavourable conditions, but terrestrial emigration to nearby water bodies (Sayer & Davenport, 1991). This has played an important role in the spread of invasive non-native species (Peterson *et al.*, 2013; Ramalho & Anastácio, 2014; Marques *et al.*, 2014; Fialho *et al.*, 2016). Invasive species can negatively impact biodiversity, human health and industry in their introduced range (Mack *et al.*, 2000). As such, determining the dispersal capacity of invasive species is paramount for assessing their impact (Johnson & Padilla, 1996).

Crayfish are amongst the most successful aquatic invaders, with multiple species now present in many European countries (Holdich & Pöckl, 2007; James *et al.*, 2014; Kouba *et al.*, 2014). Certain species have the capacity to disperse up to 1 km overland and move between isolated water bodies (Lutz and Wolters, 1999; Ramalho and Anastácio, 2014; Fialho *et al.*, 2016), where they act as ecosystem engineers and interact with organisms on multiple trophic levels (Gherardi, 2007; Strayer, 2010; James *et al.*, 2015a). Because of their success, invasive crayfish are considered a major cause of biodiversity loss (Lodge *et al.*, 2000; Manchester & Bullock, 2000). Invaders can also impact native species through the introduction of co-existing symbionts (Lymbery *et al.*, 2014). In Europe for instance, the invasion of North American crayfish has been aided by their ability to vector crayfish plague (*Aphanomyces astaci* Schikora, 1906), which causes high mortalities in susceptible native crayfish species (Holdich *et al.*, 2014; Svoboda *et al.*, 2016). Various crayfish ectosymbionts including branchiobdellidans, temnocephalans and ostracods have also been co-introduced globally with their invading hosts (Gelder *et al.*, 1999; Ohtaka *et al.*, 2005; Aguilar-Alberola *et al.*, 2012; Du Preez & Smit, 2013). These introductions have almost certainly been instigated by anthropogenic activity, but whether further dispersal has been aided by host overland movement is unknown. These ectosymbionts are faced with desiccation during anthropogenic displacement of

crayfish and natural overland movement of hosts, which may result in establishment failure or restricted distribution. Little is currently known about the ability of aquatic ectosymbionts to tolerate desiccation and spread overland alongside their hosts.

Branchiobdellidans are ectosymbiotic annelids commonly found on crayfish throughout the Holarctic (Gelder, 1999). Their relationship with crayfish can vary across the symbiosis continuum (Lee *et al.*, 2009; Brown *et al.*, 2012; Thomas *et al.*, 2016), as such they have the capacity to affect host invasions. Branchiobdellidans possess several characteristics associated with successful invaders, including a direct life cycle (Young, 1966; Creed *et al.*, 2015) and broad host range (Goodnight, 1940; although host preference does occur in some species, see Brown & Creed, 2004) which has led to invading branchiobdellidans spreading to novel hosts (Sobecka *et al.*, 2011; Vedia *et al.*, 2014). Considering the number of non-native crayfish introductions into Europe, reports of introduced branchiobdellidans are relatively few. One reason may be due to branchiobdellidans being lost during terrestrial host emigration, although some ectosymbionts are known to endure amphibious behaviour (Davies *et al.*, 1982; Leslie *et al.*, 2011; Cable *et al.*, 2013). Hosts can exploit their environmental tolerances to reduce infection, for example infected insects, reptiles and fish choose to inhabit different temperatures (termed “behavioural fever”), which increases their immune response and decreases pathogen survival (Vaughn *et al.*, 1974; Müller & Schmid-Hempel, 1993; Mohammed *et al.*, 2016). The length of time crayfish spend on land and frequency of amphibious behaviour could therefore be affected by branchiobdellidan infection. Alternatively, non-native branchiobdellidans may tolerate terrestrial emigration but fail to establish due to host population bottlenecks encountered during the introduction phase of invasion.

Non-native branchiobdellidans (*Xironogiton victoriensis* Gelder and Hall, 1990) were recently found on invasive signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus* Dana, 1852) in the UK (James *et al.*, 2015b). *X. victoriensis* possess a short reproduction time (cocoons hatch 10 to 27 days after laying) and can quickly colonise a host following transmission (compared to hatching time of other freshwater annelids: Govedich *et al.*, 2009; James *et al.*, 2017). Like other *Xironogiton* spp., *X. victoriensis* are mainly located on the crayfish chelae (Gelder *et al.*, 2009; James *et al.*, 2015b). While this location may facilitate transmission as crayfish often lock chelae during aggressive interactions, it could also lead to increased desiccation during terrestrial host movements as the chelae are fairly exposed. *X. victoriensis* also reduce crayfish

aggression and foraging efficiency, which could affect signal crayfish invasion success (James *et al.*, 2015c). Here, we tested whether these aquatic ectosymbionts can tolerate amphibious host behaviour, which in turn could affect symbiont dispersal and host invasion dynamics. Specific aims were to (i) verify whether branchiobdellidans can survive terrestrial host emigration, and if so; (ii) determine if terrestrial crayfish behaviour is affected by *X. victoriensis*; (iii) examine transmission of *X. victoriensis* from the environment and between intra-specific and inter-specific crayfish pairs, and finally; (iv) assess how host interactions facilitate transmission.

Materials and Methods

Animal origin and maintenance

Crayfish were captured throughout March-October in 2012-2016 via baited traps and manual searching. Animals were maintained in the lab for 2-4 months prior to the experiments described below. Signal crayfish infected with *Xironogiton victoriensis* were caught at the Gavenny River (Abergavenny, Wales, Grid Reference: SO308164), whilst uninfected, branchiobdellidan naïve signal crayfish were obtained from Dderw Farm Pond (Powys, Wales, Grid Reference: SO138375). Uninfected virile crayfish (*Orconectes virilis* Hagen, 1870) were collected from the River Lee (London, England, Grid Reference: TL370028). UK native white-clawed crayfish could not be tested due to their protected status. Additionally, UK native branchiobdellidans could not be obtained as there are only two known species both found on white-clawed crayfish. All crayfish were caught under licence (NT/CW065-C-652/5706/01) and held at Cardiff University (W C ILFA 002), where infected and uninfected crayfish were maintained separately at a density of 20 individuals per m² in tanks of dechlorinated water (14 ± 1°C). The tanks contained a pea gravel substrate (2 cm) and refugia (plant pots and plastic tubes) with no access to a terrestrial area. Crayfish were fed daily with bloodworm (*Tubifex*) and frozen peas with 50% water changes performed weekly to maintain water quality. All experiments were conducted under these laboratory conditions in windowless rooms to prevent external lighting. Experiments 1 (Dispersal) and 4 (Intra-specific group transmission) were performed under a 12 h light: 12 h dark photoperiod to provide equal periods of time for diurnal and nocturnal crayfish activity during behavioural observations. A 16 h light: 8 h dark photoperiod was used during Experiments 2 (Environmental transmission) and 3 (Intra- and inter-specific dyad transmission).

Only healthy branchiobdellidan naïve crayfish in the intermoult stage were used in experiments, with all crayfish measured (carapace length, accurate to 0.1 mm) and sexed. Experiments 1 (Dispersal) and 4 (Intra-specific group transmission) were conducted using 189 L aquaria (0.5 m² area) stocked with groups of 4 crayfish (density within natural UK signal crayfish populations which can range from 2 - 34 crayfish per m²: Guan & Wiles, 1996; Bubb *et al.*, 2004). These experiments were also recorded using 24 h infrared CCTV cameras (Sentient Pro HDA DVR 8 Channel CCTV, Maplin) with individual crayfish numbered using non-toxic yellow paint on the dorsal carapace (a region *X. victoriensis* does not inhabit; James *et al.*, 2015b) for visual identification. In accordance with the Wildlife and Countryside Act 1981, signal and virile crayfish were humanely destroyed by freezing at -20°C upon termination of experiments as they could not be returned to the wild due to their invasive status.

Individual *X. victoriensis* (identified according to James *et al.*, 2015b) were carefully dislodged from stock crayfish after encouraging them to move using blunt forceps and placed onto a petri dish (Experiment 1 - Dispersal), ceramic tile (Experiment 2 - Environmental transmission) or new, branchiobdellidan naïve crayfish (Experiments 3 - Intra- and inter-specific dyad transmission and 4 - Intra-specific group transmission). Removal from the original host did not cause any visible damage to the worms, and they readily re-attached to the petri dish, tile or new host. Indeed, previous *in vitro* experiments show that worms removed using this method survive and successfully reproduce long-term (James *et al.*, 2017). Any *X. victoriensis* that detached 30 min following transfer were replaced. Only adult (> 3.0 mm), *X. victoriensis* that were visually healthy were used in experiments. All other crayfish used in transmission experiments were sham infected to ensure they experienced the same handling procedure and period of time out of the tanks. Crayfish were immediately used in experiments following artificial infection to ensure the same starting number of worms across experiments as host grooming rapidly reduces worm numbers following infection. Additionally, an acclimation period could have resulted in worm reproduction and/or crayfish moulting (James *et al.*, 2017).

Experiment 1: Dispersal

To investigate maximum survival time out of water, *X. victoriensis* were removed from their host and subjected to periods of dehydration at 15°C (59% RH) and 23°C (41% RH). Five individual *X. victoriensis* were added to a petri dish containing 10 ml water

(n = 10 petri dishes per temperature treatment). After ensuring all worms were alive, active and firmly attached to the bottom of the petri dish, the water was gently poured from the petri dishes leaving the worms *in situ*, with excess water removed using an absorbent paper wick. Each petri dish was refilled with dechlorinated water following a set period of dehydration (1, 2, 4, 8, 15, 20, 25, 30, 40 or 50 min; times selected following preliminary trials). The worms were then left in water for 24 h at 15°C or 23°C to allow them to rehydrate and reanimate, and then the number of worms alive in each petri dish was counted.

The capacity of *X. victoriensis* to exploit new hosts in recipient water bodies following terrestrial host emigration was assessed by placing infected signal crayfish (n = 4) into an aquarium containing ramps (29 x 43 cm) that provided access to a terrestrial bridge (250 x 20.5 cm). The bridge was connected to another aquarium containing uninfected signal crayfish (n = 4) (Fig. 1). The ramps and bridge were lined with affixed pea gravel substrate to aid crayfish movement.

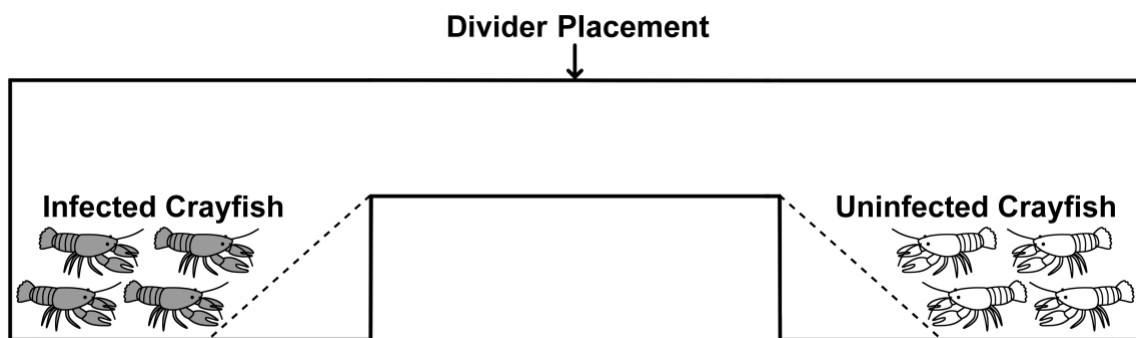


Figure 1 - Terrestrial dispersal of *Xironogiton victoriensis* experimental design. To determine how quickly *X. victoriensis* could transmit to separate host populations following overland host movement, crayfish were given free movement between tanks across a bridge.

Crayfish were left to acclimatise for 1 day with an opaque divider on the bridge preventing movement or visual exchange between the two aquaria. Following removal of the divider, individuals were screened for branchiobdellidans every morning (09:00 h) until a crayfish in the uninfected population became infected (maximum of 7 days).

To determine whether *X. victoriensis* infection influenced how often signal crayfish left the water and the length of time spent on land (per exit and total time), infected (n = 4) and uninfected (n = 4) crayfish were placed into aquaria and given

access to a 125 x 20.5 cm section of land. Crayfish were filmed for 24 h with individual terrestrial activity determined from analysis of video footage (n = 10 replicates, 80 crayfish).

Experiment 2: Environmental transmission

To investigate indirect transmission of *X. victoriensis* from the environment to crayfish, 30 individuals of *X. victoriensis* attached to a ceramic tile (5 cm x 5 cm) were placed in a 15 L aquarium with one uninfected signal crayfish (n = 20). The number of *X. victoriensis* on the crayfish was recorded after 1, 2, 4, 6, 8, 10, 12, 18 and 24 h.

Experiment 3: Intra- and inter-specific dyad transmission

To assess both intra- and inter-specific transmission of *X. victoriensis*, artificially infected 'donor' signal crayfish (30 worms per individual) were placed in a 15 L aquarium at 14:00 h with either a 'recipient' signal (n = 20) or virile crayfish (n = 20) sex and size matched to within 10% carapace length (mm) of the donor. The number of *X. victoriensis* worms on the recipient crayfish was recorded after 1, 2, 4, 6, 8, 10, 12, 18 and 24 h. The experiment was repeated for intra-specific virile crayfish pairs (n = 20). Insufficient virile crayfish were available to investigate virile to signal crayfish transmission.

Experiment 4: Intra-specific group transmission

X. victoriensis transmission within a host population was assessed using groups of signal crayfish (n = 10 replicates, 40 crayfish). Crayfish (n = 4) were placed into an aquarium with a single uniform shelter large enough for all the crayfish (29 x 43 cm) and left to acclimatise for 3 days. After acclimatisation, an individual crayfish (44 - 48 mm carapace length) was experimentally infected with 154 *X. victoriensis* worms to match natural intensities (James *et al.*, 2015b). This created a starting group of one infected donor crayfish and three uninfected recipient crayfish. Crayfish behaviour was then observed for 1 week. As branchiobdellidan transmission is linked to host contact (Young 1966), all interactions between individual crayfish (aggressive and shelter sharing behaviours) were analysed via video recording. Intensity of *X. victoriensis* infection was quantified after 1 week for each individual. No branchiobdellidan reproduction could have occurred during the experiment as *X. victoriensis* cocoons

take at least 10 days to hatch (under the same laboratory conditions used for these experiments: James *et al.*, 2017).

Statistical analyses

All statistical analyses were conducted in R statistical software v3.3.1 (R Core Team, 2016). Models were refined through stepwise deletion of insignificant terms and/or AIC comparisons with visual examination of model plots to check standardised residuals for normal distribution and homogeneity of variance (Crawley, 2007). Generalised Linear Mixed Models (GLMM) were conducted using the glmmADMB package (Skaug *et al.*, 2016) to include trial number as a random factor accounting for group effects. In all tests, the level of significance was taken as $P < 0.05$.

To assess whether temperature and (log) time significantly affected the proportion of worms that survived dehydration, we used a General Linear Model (GLM). For terrestrial emigration, a GLMM with a binomial error distribution and logit link function was used to compare successful transmission (yes/no) to number of host crossings (total number normalised using log transformation). To determine the influence of *X. victoriensis* intensity on the tendency of crayfish to leave the water, we also used a GLMM with a binomial error distribution and logit link function. Another GLMM with a gaussian error distribution and identity link function was then used to examine whether the duration of time crayfish spent on land (square root transformed, $n = 29$ as crayfish that did not leave the water were discounted) was affected by *X. victoriensis* intensity.

Transmission of *X. victoriensis* to uninfected hosts was analysed using two separate GLMs; The first model investigated the effect of transmission pathway (environment-signal, signal-signal, virile-virile, signal-virile) and crayfish size (mean pair carapace length) on the speed of transmission (log time to first worm transfer, 10 signal-signal pairs were excluded from this analysis as they were accidentally not checked at the 1 h stage). The second model determined the effect of transmission pathway and crayfish size on the $(\log x + 1)$ maximum number of worms transferred to each crayfish. Significant differences between transmission pathways were examined with a Tukey's Honest Significant Difference means comparison.

To determine if time spent interacting, sharing shelter, host size (carapace length), chelae size or sex influenced transmission of *X. victoriensis* in a group, a GLMM was used with a negative binomial error distribution and log link function. A

GLM was also performed to examine whether time crayfish spent interacting with conspecifics was influenced by crayfish size or sex.

Results

Experiment 1: Terrestrial Emigration

Xironogiton victoriensis tolerated desiccation and survived significantly better at 15°C (40-50 min) than at 23°C (> 15 min) ($F_{1,37} = 11.52$, $P < 0.001$). Terrestrial emigration frequency of signal crayfish between two connected water bodies significantly affected whether *X. victoriensis* transmission to the uninfected host population was successful ($\chi^2 = 12.22$, $df = 1$, $P < 0.001$). Terrestrial emigration of an infected crayfish to the uninfected population resulted in successful transmission in 70% of trials after a maximum of 7 days, with the fastest transmission occurring after 1 day. The majority of crayfish that left their aquarium proceeded to cross over to the adjacent aquarium (90%, $n = 182$ instances of leaving the water with 163 full crossings) with the shortest crossing taking 2 min and the longest 14 min. The longest period of time spent on the bridge was 30 min, however that individual did not enter the new aquarium and instead returned to its original aquarium. During the terrestrial behaviour trials, the tendency of signal crayfish to leave the water and duration of time spent on land was not significantly affected by *X. victoriensis* intensity. The total time individuals spent on land (calculated from multiple emergences) ranged from 2-112 min with 36% of crayfish leaving the water ($n = 80$). The longest single period of time spent out of water by an individual crayfish was 58 and 41 min for uninfected and *X. victoriensis* infected crayfish respectively.

Experiments 2 and 3: Environmental, intra- and inter-specific dyad transmission

Table 1 summarises the results of *X. victoriensis* transmission from the environment to signal crayfish and between host pairs. Transmission within 24 h was 100% successful from the environment to signal crayfish, 95% for both intra-specific signal-signal and virile-virile, and 70% for interspecific signal-virile pairs. Success was significantly lower for interspecific signal-virile pairs compared to environment, signal-signal and virile-virile trials ($P < 0.05$). The time until first worm transfer and maximum number of worms transferred was significantly dependent upon transmission route ($F_{3,59} = 3.67$, $P = 0.020$; $F_{3,76} = 28.59$, $P < 0.001$), with the fastest first worm transfer occurring between virile conspecifics and highest total number of worms transferred

from the environment to signal crayfish. Crayfish size had no effect on either the speed of transmission or the number of *X. victoriensis* transferred.

Table 1

Transmission of *Xironogiton victoriensis*. Proportion of naïve hosts infected, time taken for transmission to first occur and total number of *X. victoriensis* transmitted from the environment to signal crayfish, and between pairs of conspecifics (signal to signal crayfish and virile to virile crayfish) and heterospecifics (signal to virile crayfish), (n = 20 trials per treatment group).

Transmission route	Proportion (%) naïve hosts infected	Mean (range) time to first transmission (h)	Mean (range) total worms transmitted
Environment-signal	100	3.1 (1-12)	6.8 (3-12)
Signal-signal	95	6.6 (1-24)	1.6 (1-4)
Virile-virile	95	2.9 (1-18)	1.9 (1-4)
Signal-virile	70	7.2 (1-24)	2.4 (1-8)

Experiment 4: Intra-specific group transmission

Following one week of co-habitating with infected crayfish, *X. victoriensis* intensity on recipient crayfish significantly increased with time spent sheltering ($\chi^2 = 17.10$, $df = 1$, $P < 0.001$) and interacting ($\chi^2 = 5.35$, $df = 1$, $P = 0.020$) (Fig. 2).

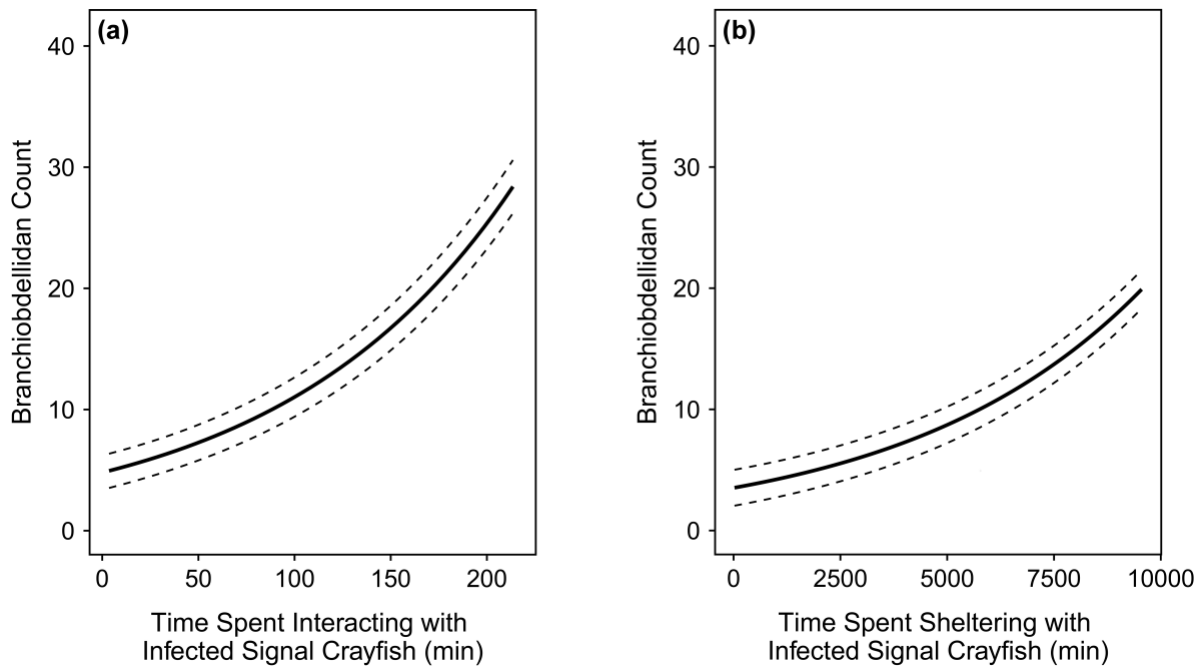


Figure 2 - Influence of signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* behaviour: **(a)** host-host interactions and **(b)** sheltering sharing on *Xironogiton victoriensis* mean intensity. The number of individuals of *X. victoriensis* per host increased with time hosts spent interacting/sheltering with infected signal crayfish. Predictions were created using the final model, with mean values used for time spent interacting/sheltering and both sexes. Dotted lines represent standard error.

Additionally, male crayfish became infected with significantly more worms than female crayfish ($\chi^2 = 5.55$, $df = 1$, $P = 0.018$). Males also spent more time interacting with conspecifics (1130 minutes for males versus 653 minutes for females), however this was not a significant difference. Crayfish size did not significantly affect *X. victoriensis* intensity or time spent interacting with conspecifics. By the end of the experimental period (1 week), all recipient crayfish had branchiobdellidan cocoons and 0-41 *X. victoriensis* worms.

Discussion

Symbioses are implicit in biological systems (Brooks, 2012), however pathways of symbiont dispersal are often unknown. This study shows that branchiobdellidans possess several life-history traits which aid dispersal, establishment and spread. *Xironogiton victoriensis* survived desiccation and infection did not alter terrestrial

crayfish behaviour, as such, amphibious host movement provides an additional emigration opportunity. Additionally, *X. victoriensis* readily infected both signal and virile crayfish with aggressive host interactions and shelter sharing facilitating transmission.

To establish, ectosymbionts of amphibious invaders have to survive exposure to different environments when their hosts cross ecosystem boundaries.

Ectosymbionts typically tolerate desiccation far less than their hosts, however some species are capable of surviving overland migration. Ectoparasitic *Gyrodactylus* spp. are prone to desiccation but survive on killifish *Rivulus hartii* Boulenger, 1890) as they terrestrially migrate (Sayer & Davenport, 1991; Cable *et al.*, 2013) while aquatic leeches can be transported overland via crocodilians and waterfowl (Davies *et al.*, 1982; Leslie *et al.*, 2011). *X. victoriensis* is evidently capable of surviving translocation and dispersal due to the number of successful introductions and established populations across Europe (currently confirmed in 7 countries; see James *et al.*, 2015b). In the present study *X. victoriensis* survived *in vivo* (on the host) terrestrial host movement and did not alter this behaviour, whilst tolerating a maximum 40-50 min of desiccation *in vitro* (off the host). While signal crayfish in this study frequently left the water (36% of individuals) and spent extended periods of time on land, it is difficult to translate this to wild crayfish due to the small size of the experimental setup potentially encouraging terrestrial movement compared to a wild system. It is therefore more applicable to examine the distance *X. victoriensis* could survive during overland host migration. The terrestrial walking speed of signal crayfish is unknown, however adult male red swamp crayfish (*Procambarus clarkii* Girard, 1852), another invasive North American species, walk on average 58 metres h⁻¹ (Ramalho & Anastácio, 2014). At this speed, *X. victoriensis* could survive terrestrial migration up to 43.5 metres, although this distance is in all probability an underestimate as it does not take into account environmental effects on crayfish migration and crayfish/symbiont desiccation (Marques *et al.*, 2014; Ramalho & Anastácio, 2014; Yoder *et al.*, 2016). Crayfish have been observed successfully crossing up to 20 m of land to reach adjacent water bodies (Puky, 2014; Ramalho & Anastácio, 2014), thus branchiobdellidans could survive natural crayfish dispersal. *X. victoriensis* desiccation survival on crayfish hosts was not examined in this study due to the propensity of crayfish hosts to remove branchiobdellidans following artificial infection, preventing observation of individual worms (Farrell *et al.*, 2013; James *et al.*, 2017). *X. victoriensis* could potentially survive

desiccation longer *in vivo* by retreating into host crevices or gill chambers, as a study on *Cambarincola mesochoreus* (Hoffman, 1963) found worms *in vitro* preferentially moved towards wetter surfaces (Yoder *et al.*, 2016). The ability of *X. victoriensis* to retreat may however be hindered by their location on the chelae, a relatively exposed area of the host. Cocoons present another opportunity for dispersal. Although it is unknown whether branchiobdellidan cocoons possess a similar tolerance for desiccation, there is evidence that Oligochaeta cocoons tolerate desiccation more than juvenile and adult worms (Holmstrup, 2001; Govedich *et al.*, 2009). As such, even where juvenile/adult worms desiccate, cocoons may survive terrestrial dispersal and proceed to hatch and establish a viable population.

Following establishment, dispersal of non-native branchiobdellidans is likely promoted by their low host-specificity and crayfish cohabitation/over-invasion (for example, signal and virile crayfish in the River Lee, UK: James *et al.*, 2015d). Here, *X. victoriensis* transmitted readily between signal and virile crayfish (which they have never previously been reported from). Transmission occurred faster between novel virile crayfish hosts compared to signal crayfish, potentially due to the higher aggression of this species and thus more frequent contact via aggressive interactions (James *et al.*, 2015d); transmission, however, may have been promoted by the lack of an acclimation period for the worms following artificial infection. The maximum number of worms transmitted however, was not dependent upon the recipient host species. This supports previous reports indicating that while some branchiobdellidan species exhibit host preferences (Brown & Creed, 2004), most crayfish species are acceptable hosts (alongside certain crabs and shrimps; Gelder & Messick, 2006; Govedich *et al.*, 2009; Niwa *et al.*, 2014). *X. victoriensis* has been reported on invasive red swamp crayfish populations in Spain, likely due to cohabitation with infected signal crayfish (Vedia *et al.*, 2014). Red swamp and virile crayfish are present in the UK together with five other non-native and one native crayfish species (James *et al.*, 2014). Additionally, other suitable crustacean hosts are present, for example, invasive Chinese mitten crabs (*Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853), which *X. victoriensis* could exploit (Sobecka *et al.*, 2011). Access to multiple hosts could prompt a 'dilution effect' whereby infection is reduced due to increasing host diversity (Keesing *et al.*, 2006). Branchiobdellidans also readily colonised new hosts from the environment, with 100% of naïve signal crayfish in the current study becoming infected when exposed to detached *X. victoriensis* worms. The ceramic tile used in this experiment is an

unnatural substrate and may have promoted *X. victoriensis* detachment, although branchiobdellidans attached to shed carapaces also reattach to crayfish over 24 h (James *et al.*, 2017). This movement is less likely to benefit branchiobdellidan spread however, as detached worms do not seek out hosts but await contact from passing crayfish (Manus, 1960) and are vulnerable to predation (Skelton *et al.*, 2014).

As branchiobdellidan transmission is dependent on host contact (Manus, 1960; Young, 1966), crayfish behaviours that increase contact will evidently promote symbiont spread. Both host shelter sharing and, in particular, aggressive interactions (involving interlocking chelae, the primary niche of *X. victoriensis*; James *et al.*, 2015b) positively increased *X. victoriensis* transmission in the current study. We also found male signal crayfish were infected with significantly more *X. victoriensis* than females. Grooming behaviours play a major role in the control of crayfish ectosymbionts and can differ between host species, size and sex. Heightened female grooming can be caused by branchiobdellidans inhabiting host reproductive organs (Farrell *et al.*, 2014), although this is unlikely here as *X. victoriensis* is predominantly found on the chelae (James *et al.*, 2015b) and none of the crayfish used here were ovigerous. It is more plausible that this sexual difference in branchiobdellidan intensity was due to a disparity in male/female interactions as contact is key for transmission. Male crayfish are typically more aggressive (Ranta and Lindström, 1993) and, although not statistically significant, our male crayfish spent almost twice the time interacting compared to females. While not examined here, both crayfish and branchiobdellidan density could also influence transmission as crayfish density is linked to interaction frequency and branchiobdellidans may be more likely to disperse from a heavily infected host.

In conclusion, symbiont dispersal is largely driven by host movement (Kennedy, 1976). Amphibious behaviour requires ectosymbionts to tolerate extreme changes in environmental conditions as their hosts move in order to survive. Here, we demonstrated that *X. victoriensis* can survive terrestrial host emigration, allowing movement between isolated water bodies. This presents a novel transmission system whereby aquatic symbionts are transferred across terrestrial boundaries, offering alternative dispersal pathways. Furthermore, symbiont spread may be rapid following co-introduction with invading hosts, as *X. victoriensis* readily transmitted between natural and novel crayfish species. By dispersing alongside their hosts, symbionts have the potential to alter invasion dynamics and species impact (Dunn *et al.*, 2012).

Considering the capability of *X. victoriensis* to reduce host aggression and foraging efficiency (James *et al.*, 2015c) the persistence of these symbionts could impair signal crayfish invasion. This may have ecosystem-wide consequences due to the detrimental impacts signal crayfish are capable of causing in invaded regions (James *et al.*, 2015a).

Conflict of Interest: The authors declare that they have no conflict of interest.

References

Aguilar-Alberola, J. A., F. Mesquita-Joanes, S. López, A. Mestre, J. C. Casanova, J. Rueda, & A. Ribas, 2012. An invaded invader: high prevalence of entocytherid ostracods on the red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) in the Eastern Iberian Peninsula. *Hydrobiologia* 688: 63–73.

Brooks, W., 2012. The importance of symbioses in biological systems. *Journal of Marine Science: Research & Development* 2: 1–2.

Brown, B. L. & R. P. Creed, 2004. Host preference by an aquatic ectosymbiotic annelid on 2 sympatric species of host crayfishes. *Journal of the North American Benthological Society* 23: 90–100.

Brown, B. L., R. P. Creed, J. Skelton, M. A. Rollins & K. J. Farrell, 2012. The fine line between mutualism and parasitism: complex effects in a cleaning symbiosis demonstrated by multiple field experiments. *Oecologia* 170: 199–207.

Bubb, D. H., T. J. Thom, & M. C. Lucas, 2004. Movement and dispersal of the invasive signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in upland rivers. *Freshwater Biology* 49: 357–368.

Cable, J., G. A. Archard, R. S. Mohammed, M. McMullan, J. F. Stephenson, H. Hansen & C. van Oosterhout, 2013. Can parasites use predators to spread between primary hosts? *Parasitology* 140: 1138–1143.

Crawley, M. J., 2007. Statistical modelling. In Crawley, M. J. (eds), *The R Book*. Wiley, England, UK: 323–386.

Creed, R. P., J. D. Lomonaco, M. J. Thomas, A. Meeks, & B. L. Brown, 2015. Reproductive dependence of a branchiobdellidan annelid on its crayfish host: confirmation of a mutualism. *Crustaceana* 88: 385–396.

Davies, R. W., L. R. Linton & F. J. Wrona, 1982. Passive dispersal of four species of freshwater leeches (Hirudinoidea) by ducks. *Freshwater Invertebrate Biology* 1: 40–44.

Du Preez, L. & N. Smit, 2013. Double blow: alien crayfish infected with invasive temnocephalan in South African waters. *South African Journal of Science* 109: 1–4.

Dunn, A. M., M. E. Torchin, M. J. Hatcher, P. M. Kotanen, D. M. Blumenthal, J. E. Byers, C. A. C. Coon, V. M. Frankel, R. D. Holt, R. A. Hufbauer, A. R. Kanarek, K. A. Schierenbeck, L. M. Wolfe, & S. E. Perkins, 2012. Indirect effects of parasites in invasions. *Functional Ecology* 26: 1262–1274.

Farrell, K. J., R. P. Creed & B. L. Brown, 2013. Preventing overexploitation in a mutualism: partner regulation in the crayfish–branchiobdellid symbiosis. *Oecologia* 174: 501–510.

Farrell, K. J., R. P. Creed, & B. L. Brown, 2014. Reduced densities of ectosymbiotic worms (Annelida: Branchiobdellida) on reproducing female crayfish. *Southeastern Naturalist* 13: 523–529.

Fialho, C., F. Banha, & P. M. Anastácio, 2016. Factors determining active dispersal capacity of adult Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* (Decapoda, Varunidae). *Hydrobiologia* 767: 321–331.

Gelder, S. R., 1999. Zoogeography of branchiobdellidans (Annelida) and temnocephalidans (Platyhelminthes) ectosymbiotic on freshwater crustaceans, and

their reactions to one another *in vitro*. In Healy, B. M., T. B. Reynoldson, & K. A. Coates (eds), *Aquatic Oligochaetes*. Springer Netherlands: 21–31.

Gelder, S. R., G. B. Delmastro & J. N. Rayburn, 1999. Distribution of native and exotic branchiobdellidans (Annelida: Clitellata) on their respective crayfish hosts in northern Italy, with the first record of native *Branchiobdella* species on an exotic North American crayfish. *Journal of Limnology* 58: 20–24.

Gelder, S. R., & G. Messick, 2006. First report of the aberrant association of branchiobdellidans (Annelida: Clitellata) on blue crabs (Crustacea: Decapoda) in Chesapeake Bay, Maryland, USA. *Invertebrate Biology* 125: 51–55.

Gelder, S. R., L. McCurry, & D. F. McAlpine, 2009. Distribution and first records of *Branchiobdellida* (Annelida: Clitellata) from crayfishes (Crustacea: Decapoda) in the Maritime Provinces of Canada. *Northeastern Naturalist* 16: 45–52.

Gherardi, F., 2007. Understanding the impact of invasive crayfish. In Gherardi, F. (eds), *Biological invaders in inland waters: profiles, distribution, and threats*. Springer, Netherlands: 507–542.

Goodnight, C. J., 1940. Biology. In Goodnight, C. J. (eds), *The Branchiobdellidae (Oligochaeta) of North American crayfishes*. The University of Illinois Press, Urbana, USA: 65–66.

Govedich, F. R., B. B. Bain, W. E. Moser, S. R. Gelder, R. W. Davies & R. O. Brinkhurst, 2009. Annelida (Clitellata): Oligochaeta, Branchiobdellida, Hirudinida, and Acanthobdellida. In Thorp, J.H. & A.P. Covich (eds), *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*, 3rd Edition. Academic Press / Elsevier, San Diego, CA: 385–436.

Guan, R., & P. R. Wiles, 1996. Growth, density and biomass of crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in a British lowland river. *Aquatic Living Resources* 9: 265–272.

Holdich, D. M., & M. Pöckl, 2007. Invasive crustaceans in European inland waters. In Gherardi, F. (eds), *Biological invaders in inland waters: profiles, distribution, and threats*. Springer, Netherlands: 29–75.

Holdich, D. M., J. James, C. Jackson, & S. Peay, 2014. The North American signal crayfish, with particular reference to its success as an invasive species in Great Britain. *Ethology Ecology & Evolution* 26: 232–262.

Holmstrup, M., 2001. Sensitivity of life history parameters in the earthworm *Aporrectodea caliginosa* to small changes in soil water potential. *Soil Biology and Biochemistry* 33: 1217–1223.

Hulme, P. E., S. Bacher, M. Kenis, S. Klotz, I. Kühn, D. Minchin, W. Nentwig, S. Olenin, V. Panov, J. Pergl, P. Pyšek, A. Roques, D. Sol, W. Solarz & M. Vilà, 2008. Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *Journal of Applied Ecology* 45: 403–414.

James, J., F. Slater & J. Cable, 2014. A.L.I.E.N. databases: addressing the lack in establishment of non-natives databases. *Crustaceana* 87: 1192–1199.

James, J., F. M. Slater, I. P. Vaughan, K. A. Young, & J. Cable, 2015a. Comparing the ecological impacts of native and invasive crayfish: could native species' translocation do more harm than good? *Oecologia* 178: 309–316.

James, J., J. Cable, G. Richardson, K. E. Davidson & A. S. Y. Mackie, 2015b. Two alien species of Branchiobdellida (Annelida: Clitellata) new to the British Isles: a morphological and molecular study. *Aquatic Invasions* 10: 371–383.

James, J., K. E. Davidson, G. Richardson, C. Grimstead & J. Cable, 2015c. Reduced aggression and foraging efficiency of invasive signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) infested with non-native branchiobdellidans (Annelida: Clitellata). *Parasites & Vectors* 8: 596.

James, J., J. R. Thomas, A. Ellis, K. A. Young, J. England & J. Cable, 2015d. Over-invasion in a freshwater ecosystem: newly introduced virile crayfish (*Orconectes virilis*) outcompete established invasive signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 49: 9–18.

James, J., K. E. Davidson, R. Hunt, & J. Cable, 2017. Assessing the invasion potential of non-native branchiobdellidans: experimental studies of survival, reproduction and competition. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems* 418: 35.

Johnson, L. E., & D. K. Padilla, 1996. Geographic spread of exotic species: ecological lessons and opportunities from the invasion of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. *Biological Conservation* 78: 23–33.

Keesing, F., R. D. Holt & R. S. Ostfeld, 2006. Effects of species diversity on disease risk. *Ecology Letters* 9: 485–498.

Kennedy CR., 1976. Reproduction and dispersal. In Kennedy, C. R. (eds), *Ecological aspects of parasitology*. North-Holland Publishers, Amsterdam: pp. 143-160.

Kouba, A., A. Petrusek, & P. Kozák, 2014. Continental-wide distribution of crayfish species in Europe: update and maps. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 413: 05.

Lee, J. H., T. W. Kim, & J. C. Choe, 2009. Commensalism or mutualism: conditional outcomes in a branchiobdellid–crayfish symbiosis. *Oecologia* 159: 217–224.

Leslie, A. J., C. J. Lovely & J. M. Pittman, 2011. A preliminary disease survey in the wild Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*) population in the Okavango Delta, Botswana. *Journal of the South African Veterinary Association* 82: 155–159.

Lodge, D. M., C. A. Taylor, D. M. Holdich, & J. Skurdal, 2000. Nonindigenous crayfishes threaten North American freshwater biodiversity: lessons from Europe. *Fisheries* 25: 7–20.

Lutz, C. G. & W. R. Wolters, 1999. Mixed model estimation of genetic and environmental correlations in red swamp crawfish *Procambarus clarkii* (Girard). *Aquaculture Research* 30: 153–163.

Lymbery, A. J., M. Morine, H. G. Kanani, S. J. Beatty, & D. L. Morgan, 2014. Co-invaders: The effects of alien parasites on native hosts. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 3: 171–177.

Mack, R. N., D. Simberloff, W. Mark Lonsdale, H. Evans, M. Clout, & F. A. Bazzaz, 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10: 689–710.

Manchester, S. J., & J. M. Bullock, 2000. The impacts of non-native species on UK biodiversity and the effectiveness of control. *Journal of Applied Ecology* 37: 845–864.

Manus, L. R. M., 1960. Some ecological studies of the Branchiobdellidae (Oligochaeta). *Transactions of the American Microscopical Society* 79: 420–428.

Marques, M., F. Banha, M. Águas & P. Anastácio, 2014. Environmental cues during overland dispersal by three freshwater invaders: *Eriocheir sinensis*, *Pacifastacus leniusculus*, and *Procambarus clarkii* (Crustacea, Decapoda). *Hydrobiologia* 742: 81–93.

Mohammed, R. S., M. Reynolds, J. James, C. Williams, A. Mohammed, A. Ramsubhag, C. van Oosterhout, & J. Cable, 2016. Getting into hot water: sick guppies frequent warmer thermal conditions. *Oecologia* 181: 911–917.

Müller, C. B. & P. Schmid-Hempel, 1993. Exploitation of cold temperature as defence against parasitoids in bumblebees. *Nature* 363: 65–67.

Niwa, N., M. V. Archdale, T. Matsuoka, A. Kawamoto & H. Nishiyama, 2014. Microhabitat distribution and behaviour of Branchiobdellidan *Holtodrilus truncatus* found on the freshwater shrimp *Neocaridina* spp. from the Sugo River, Japan. *Central European Journal of Biology* 9: 80–85.

Ohtaka, A., S. R. Gelder, T. Kawai, K. Saito, K. Nakata & M. Nishino, 2005. New records and distributions of two North American branchiobdellidan species (Annelida: Clitellata) from introduced signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in Japan. *Biological Invasions* 7: 149–156.

Peterson, A. C., K. L. D. Richgels, P. T. J. Johnson & V. J. McKenzie, 2013. Investigating the dispersal routes used by an invasive amphibian, *Lithobates catesbeianus*, in human-dominated landscapes. *Biological Invasions* 15: 2179–2191.

Puky, M., 2014. Invasive crayfish on land: *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) (Decapoda: Cambaridae) crossed a terrestrial barrier to move from a side arm into the Danube River at Szeremle, Hungary. *Acta Zoologica Bulgarica* S7: 143–146.

Rahel, F. J. & J. D. Olden, 2008. Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conservation Biology* 22: 521–533.

Ramalho, R. O. & P. M. Anastácio, 2014. Factors inducing overland movement of invasive crayfish (*Procambarus clarkii*). *Hydrobiologia* 746: 135–146.

Ranta, E. & K. Lindström, 1993. Body size and shelter possession in mature signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*. *Annales Zoologici Fennici* 30: 125–132.

Ronce, O., 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38: 231–253.

R Core Team, 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Sayer, M. D. J. & J. Davenport, 1991. Amphibious fish: why do they leave water? *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 1: 159–181.

Skaug, H., D. Fournier, B. Bolker, A. Magnusson & A. Nielsen, 2016. Generalized Linear Mixed Models using 'AD Model Builder'. R package version 0.8.3.3.

Skelton, J., R. P. Creed & B. L. Brown, 2014. Ontogenetic shift in host tolerance controls initiation of a cleaning symbiosis. *Oikos* 123: 677–686.

Sobecka, E., G. Hajek, & Ł. Skorupiński, 2011. Four pathogens found associated with *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards, 1853 (Crustacea: Brachyura: Grapsidae) from Lake Dąbie (Poland). *Oceanological and Hydrobiological Studies* 40: 96–99.

Strayer, D. L., 2010. Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology* 55: 152–174.

Svoboda, J., A. Mrugała, E. Kozubíková-Balcarová, & A. Petrusek, 2016. Hosts and transmission of the crayfish plague pathogen *Aphanomyces astaci*: a review. *Journal of Fish Diseases* 40: 127–140.

Thomas, M. J., R. P. Creed, J. Skelton & B. L. Brown, 2016. Ontogenetic shifts in a freshwater cleaning symbiosis: consequences for hosts and their symbionts. *Ecology* 97: 1507–1517.

Vaughn, L. K., H. A. Bernheim, & M. J. Kluger, 1974. Fever in the lizard *Dipsosaurus dorsalis*. *Nature* 252: 473–474.

Vedia, I., J. Oscoz, J. Rueda, R. Miranda, E. M. García-Roger, E. Baquero & S. R. Gelder, 2014. An alien ectosymbiotic branchiobdellidan (Annelida: Clitellata) adopting exotic crayfish: a biological co-invasion with unpredictable consequences. *Inland Waters* 5: 89–92.

Yoder, J. A., J. A. Stoeckel, B. S. Helms, A. L. Lorenz & A. J. Jajack, 2016. Hygric stresses and strategies in maintaining the association between crayfish and ectosymbiotic worms across vastly different environments. *Symbiosis* 69: 141–150.

Young, W., 1966. Ecological studies of the Branchiobdellidae (Oligochaeta). *Ecology* 47: 571–578.

Atodiad 2

Arbrofion ychwanegol ar bla cimychiaid yr afon

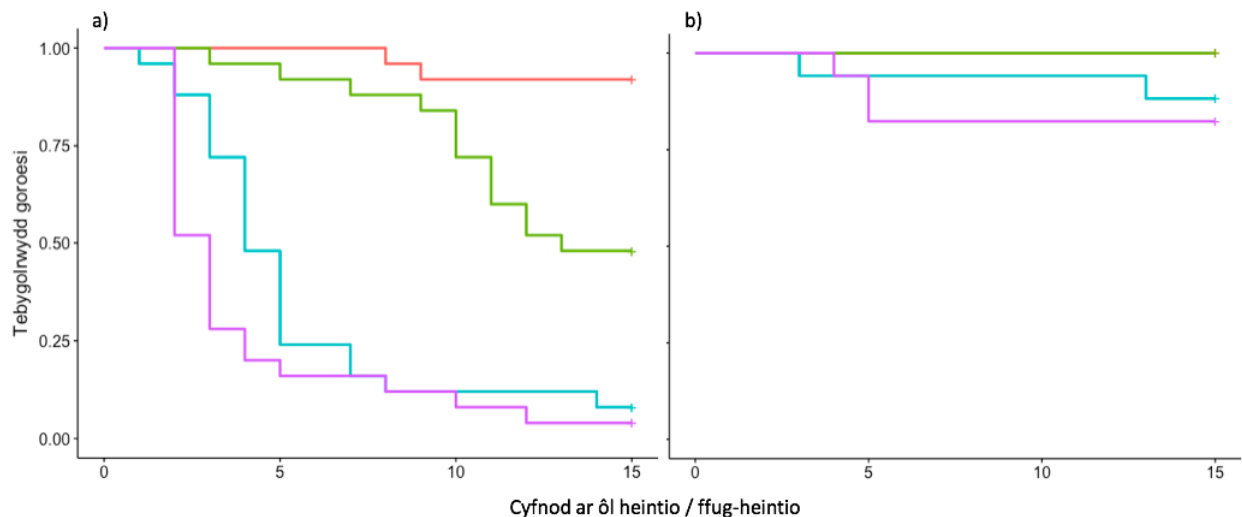
a) Effaith pla cimychiaid yr afon (*Aphanomyces astaci*) ar oroesiad cimychiaid arwyddol yr afon (*Pacifastacus leniusculus*) ifanc

Bodola diffyg gwybodaeth ar sut effaith caiff pla cimychiaid yr afon (*Aphanomyces astaci*) ar gimychiaid yr afon ifanc. Oherwydd hyn, cynhaliwyd arbrawf ychwanegol er mwyn asesu goroesiad cimychiaid arwyddol yr afon ifanc pan oeddent yn 4- a 10-wythnos mewn oed, ac wedi'u heintio naill ai gan 0 (rheolyddion) 1, 10 a 100 sbôr mL⁻¹ (Tabl A.1). Roedd y cimychiaid yr afon ifanc wedi deor yn y labordy o'r wyau a gafodd eu cario gan y cimychiaid arwyddol yr afon beichiog a ddefnyddiwyd yn Arbrawf 1, Pennod 4. Cynhyrchwyd y sborau yn dilyn methodoleg a ddisgrifiwyd ym Mhennod 5.

Amlygir prif ganlyniadau'r astudiaeth yn Nhabl A.1 a Ffig. A.1. Yng ngwrthwyneb i'r disgwyl, achosodd pla cimychiaid yr afon cyfradd farwolaeth uchel yng nghimychiaid arwyddol yr afon, gyda'r effaith hynny i'w gweld yn fwy eithafol pan oeddent yn 4 wythnos oed o'u cymharu â 10 wythnos oed.

Tabl A.1 – Effaith pla cimychiaid yr afon (*Aphanomyces astaci*) ar oroesiad cimychiaid arwyddol yr afon (*Pacifastacus leniusculus*) ifanc 4- a 10-wythnos oed.

Sborau ml ⁻¹	Canran wedi goroesi pythefnos (%)	
	4 wythnos oed (n = 25 ymhob triniaeth)	10 wythnos oed (n = 17 ymhob triniaeth)
100	4	82.4
10	8	88.2
1	48	100
0	92	100



Ffigwr A.1 – Goroesiad cimychiaid arwyddol yr afon (*Pacifastacus leniusculus*) ifanc 4-wythnos (a) a 10-wythnos (b) oed ar ôl gael eu heintio â phla cimychiaid yr afon (*Aphanomyces astaci*): dwysedd sborau (ml^{-1}) 100 (porffor), 10 (glas) ac 1 (gwyrdd). Dangosir y rheolyddion (a gafodd eu ffug-heintio) yn goch; ni welir y llinell hon yng ngraff b oherwydd iddi gael ei gorchuddio gan y llinell wyrdd.

b) Arbrawf rhagarweiniol

Wrth ddylunio'r arbrawf a ddisgrifir ym Mhennod 5 (effaith pla cimychiaid yr afon ar ymddygiad cimychiaid arwyddol yr afon), aseswyd dichonoldeb y broses o heintio'r cimychiaid yr afon. Yn gyntaf, heintiwyd dau anifail gan 100 sbôr ml^{-1} o dan yr un amodau a ddisgrifir ym Mhennod 5, gyda'r bwriad o asesu effaith yr haint ar ymddygiad yr anifeiliaid ar ôl pythefnos. Er hyn, ar ôl 10 diwrnod, sylwer bod un o'r anifeiliaid yn arddangos effeithiau'r haint, megis colli gallu i gydsymud, methu gwirio a chrafu'r corff. Ychydig oriau yn ddiweddarach, bu'r anifail hynny drigo. Roedd y canlyniad hwn yn annisgwyl, gan fod yr anifeiliaid hyn yn cael eu hystyried yn wrthiannol i'r haint. Felly, cynhaliwyd arbrawf newydd gyda $n = 10$ cimwch arwyddol yr afon; heintiwyd $n = 5$ gyda 100 sbôr ml^{-1} a $n = 5$ gyda $1000 \text{ sbôr ml}^{-1}$. Bwriad yr arbrawf rhagarweiniol hwn oedd asesu pa bwynt a chrynodiad sborau oedd yn briodol i asesu effaith y pla ar ymddygiad cimychiaid yr afon, cyn bod potensial achosi marwolaeth yr anifeiliaid. Fodd bynnag, yn yr arbrawf rhagarweiniol, bu pob cimwch yr afon fyw am > 14 diwrnod; posib felly, bod yr unigolyn a drigodd yn y prawf cyntaf gydag imiwnedd is am reswm anhysbys. O ganlyniad, dewiswyd heintio'r cimychiaid yr afon arbrofol gyda $1000 \text{ sbôr ml}^{-1}$ am 7 diwrnod.

Atodiad 3

Arbrofion pellach ar ymddygiad cimychiaid crafanc wen yr afon

Ar gyfer Arbrawf 1 (Pennod 3), datblygwyd cydweithrediad â Gerddi Sŵolegol Bryste a Phartneriaeth Cimychiaid yr Afon y De Ddwyrain er mwyn asesu tueddiad cimychiaid crafanc wen yr afon i adael y dŵr. Ar ôl cadarnhau bod cimychiaid crafanc wen yr afon yn medru ymadael â'r dŵr, dyluniwyd arbrawf er mwyn asesu effaith cymhareb rhyw ar ymddygiad y rhywogaeth hon, gan ddefnyddio'r un fethodoleg a ddefnyddiwyd yn Arbrawf 1, Pennod 3. Yn fras, aseswyd tueddiad y cimychiaid yr afon i wasgaru dros y tir, yn ogystal â'u hymosodedd a gweithgarwch mewn grwpiau (n = 4 anifail) gyda gwahanol ddwysedd o anifeiliaid gwrywaidd a benywaidd. Tra mai prif amcan yr arbrawf hwn oedd asesu effaith cymhareb rhyw, ac mae'r gwaith yn y broses o gael ei ddadansoddi, mae canlyniadau rhagarweiniol wedi dangos mai 7.2% o'r cimychiaid yr afon hynny a brofwyd mewn grwpiau gwnaeth symud dros y tir (n = 20 prawf) dros gyfnod 12 a; yn Arbrawf 1 (Pennod 3), gwnaeth 65% o gimychiaid crafanc wen yr afon symud dros y tir pan eu profwyd yn unigol. Er ni chynhaliwyd dau arbrawf ar yr un pryd (ond ychydig wythnosau ar wahân), mae'r canlyniad hyn yn cyfateb i ganlyniad Arbrawf 2 (Pennod 3), ymhle roedd cimychiaid arwyddol yr afon hefyd yn llai tebygol i wasgaru dros y tir fel unigolion (57.1%) o'u cymharu â phan gawsant eu profi mewn grwpiau (33.8%). Yn y dyfodol, mae arbrawf wedi'i chynllunio er mwyn asesu effaith dwysedd ar dueddiad cimychiaid yr afon ymledol a chynhenid i wasgaru.