

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOODUSRESSURSSIDE ÕPPETOOL

Kristi Källo

**Euroopa angerja (*Anguilla anguilla*) L.
arvukuse languse põhjused Eestis ja
maailmas**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: PhD Mehis Rohtla

Tartu 2016

Euroopa angerja (*Anguilla Anguilla*) arvukuse languse põhjused Eestis ja maailmas

Euroopa angerjas on IUCNi punases nimestikus hinnatud globaalselt kriitiliselt ohustatud liigiks, kelle arvukus on alates 1970-ndate aastate lõpust langenud üle 90%. Mitmeetapiline elutsükkel ja pikad ränded muudavad euroopa angerja eriti tundlikuks erinevate inimtekkeliste ning looduslike negatiivsete tegurite suhtes. Euroopa mandriosa elufaasi mõjutavad eelkõige rändetakistused vooluveekogudel (nii üles kui ka allavoolu rändel), ülepüük, veekogude kvaliteet ja ujupõieparasiit *Anguillicoloides crassus*. Ookeanilist elufaasi ohustavad eelkõige kliima soojenemisest tingitud muutused, mis mõjutavad vastsete toitumistingimusi ning rändetrajektoori. Konkreetset põhjust, miks angerja arvukus on nii ulatuslikult langenud, ei osata nimetada, kuna ei ole suudetud jälgida euroopa angerja kudemist, millest tulenevalt pole erinevate negatiivsete tegurite ulatuslikkus täpselt teada. Euroopa angerja puhul on oluline tema jätkusuutlik majandamine ja kaitse, kuid praeguste hinnangute kohaselt, seda ei ole tehtud. Euroopa angerja arvukuse tõusu tagamiseks on vajalik kõik inimtekkelised negatiivsed tegurid viia miinimumi.

Märksõnad: euroopa angerjas, majandamine, liigikaitse.

CERCS: B260 hüdrobioloogia, mere-bioloogia, veeökoloogia, limnoloogia

Reasons for the decline of the European eel (*Anguilla anguilla*)

Since the 1980's, the population of the European eel has declined more than 90% throughout its distribution range, and as a consequence it is listed as critically endangered by IUCN. Complicated life cycle and long migration distances make this species especially vulnerable to different anthropogenic and natural negative factors. Continental life phase is impaired by migration obstructions, low water quality and swimbladder parasite *Anguillicoloides crassus*. Oceanic life phase is negatively influenced by changes in food availability and migration routes resulting from climate change. Since the exact spawning event has never been witnessed, the magnitude of different factors influencing the species' abundance is largely unknown. For the same reason it is still debated what are the specific reasons responsible for the decline. It is generally agreed that it is essential to ensure sustainable European eel management. According to the author's evaluation, that has not been accomplished. To increase the recruitment of European eel it is necessary to minimize all anthropogenic negative factors.

Keywords: European eel, management, species conservation

CERCS: B260 hydrobiology, marine, biology, aquatic ecology, limnology

Sisukord

Sissejuhatus	6
1. Elutsükkel	7
2. Angerja arvukust negatiivselt mõjutavad tegurid.....	10
2.1 Rändetakistused	10
2.1.1 Ülesränded.....	10
2.1.2 Allaränded	12
2.2 Muutused ookeani keskkonnatingimustes	15
2.3 Rändangerjate konditsiooni langus	18
2.3.1 Veekogu kvaliteet.....	18
2.3.2. <i>Anguillicoloides crassus</i>	20
2.4 Angerjavarude kasutamine.....	23
2.4.1 Ülepüük:	23
2.4.2. Asustamine	24
2.4.3 Angerja majandamine	25
Järeldused	27
Kokkuvõte	33
Summary.....	35
Kasutatud kirjandus	38

Sissejuhatus

Põhjapoolkeral elab kolm perekonda angerjas (*Anguilla*) kuuluvat kalaliiki: euroopa angerjas (*Anguilla anguilla*), jaapani angerjas (*Anguilla japonica*) ning ameerika angerjas (*Anguilla rostrata*). Angerjatel on küllaltki keerulised elutsüklid: nad võtavad kaks korda elus ette pika rände, kuna käivad kudemas ookeanis; euroopa ning ameerika angerjas koevad Sargasso meres ning jaapani angerjas Vaikses ookeanis Mariaanidest läänes. Suurem osa elust viibitakse aga mandri rannikualadel ja/või mageveekogudes. Angerjad on plastilised nii oma elukohavalikul kui ka toidueelistustes, kuid sellest hoolimata on kõikide põhjapoolkera angerjaliikide arvukus viimaste aastakümnete jooksul oluliselt langenud (Tesch, 2003).

Euroopa angerjas on IUCNi punases nimestikus hinnatud globaalselt kriitiliselt ohustatud liigiks (Internet 1). Euroopa angerja arvukus on võrreldes 1960-1980-ndate vahelise perioodiga langenud Põhjameres 98,8% ning mujal Euroopas 91,6% (ICES, 2016). Euroopa angerja arvukust mõjutavad nii looduslikud kui ka inimtekkelised tegurid. Samas sisaldab angerja elutsükkel ikka veel mitmeid teadusele teadamata aspekte. Mõlemad ookeanilised ränded põhjustavad mitmeid küsimusi, sest Sargasso meres ei ole suudetud jälgida angerjate kudemist ning sealt pole leitud angerja marja ega täiskasvanud angerjaid. Kuna pole teada täpsed tegurid, mis angerja kudemist mõjutavad ei osata teda ka tehiskult paljundada. Seetõttu tulevad kõik püügiks asustatavad ja toiduks kavatamiseks minevad angerjad loodusliku populatsiooni arvelt, mis tõttu on jätkusuutlik majandamine äärmiselt oluline.

Käesoleva uurimustöö peamiseks eesmärgiks on anda ülevaade euroopa angerjat negatiivselt mõjutavatest teguritest ja analüüsida kui suurel määral mõjutavad need liigi arvukust. Saadaoleva informatsiooni põhjal analüüsitakse euroopa angerja hetkeolukorda Eestis ja antakse soovitusi angerja kaitseks ja majandamiseks.

1. Elutsükkel

Euroopa angerjas on panmiktiline liik, kelle oletatav kudemispaik asub Sargasso mere edelaosas (Schmidt, 1923). Pärast koorumist kanduvad leptotsefaalid (Ingl. *leptocephalus*) hoovustega Euroopa mandrilavani. Rände ajaline pikkus tekitab teadlaste seas küllaltki palju eriarvamusi, sest erinevate meetodite abil on saadud erinevad tulemused. Enamasti jäävad oletused 1-3-aasta vahele, viimane levinud seisukoht pakub rände pikkuseks kaks aastat (Bonhommeau *et al.*, 2010).

Euroopa kontinendini jõudes teevad leptotsefaalid läbi metamorfoosi ning muunduvad klaasangerjaks (Tesch, 2003). Klaasangerjate jõudmine Euroopa rannikualadele toimub ajaliselt gradiendina. Esimesena jõuavad klaasangerjad Lõuna-Euroopa – Hispaania, Prantsusmaa – seejärel Suurbritannia ning Iirimaa rannikuvetesse (Aranburu *et al.*, 2016). Taoline ajaline erinevus tuleneb klaasangerjate rändetrajektoorist ning põhjapoolsemate alade hilisemas veetemperatuuri soojenemises. Veetemperatuur on olulise tähtsusega, sest alla 4-8 °C on klaasangerjad vähe aktiivsed. Klaasangerjate lokomotoorsed võimed ei ole väga kõrgelt arenenud, seega selles staadiumis kasutatakse aktiivselt loodete transporti (ingl. *selective tidal stream transport*; STST). See tähendab, et mõõnaperioodil hoiavad angerjad ennast veekogu põhja ning tõusu ajal liiguvad veesambasse (Tesch, 2003). Jõudes loodete mõjuala piirile, esineb klaasangerjate akumulereumist (Edeline, 2007). Teises etapis toimub aktiivne ujumine ülesvoolu (Tesch, 2003). Edasi rändamiseks tuleb üle minna aktiivsele ujumisele, mille käivitab veetemperatuuri tõus 12-14 °C kraadile. Paralleelselt rändega sobivasse elupaika toimub pigmenteerumine kollaseks angerjaks (Ingl. *Yellow eel*) (Tesch, 2003).

Pikalt arvati, et angerjas on obligatoorselt katadroomne kalaliik, kuid otoliidi mikrokeemia uuringud on näidanud, et tegemist on hoopis fakultatiivselt katadroomse liigiga, kes elab edukalt nii mage- kui ka merevees (Marohn *et al.*, 2013). Algpäraselt evolutsioneerus angerjas asustama siiski ainult magevee elupaikasad. Perekond *Anguilla* kujunes välja troopilistel laiuskraadidel, kus primaarproduktioon on suurem mageveekogudes ning katadroomsus enam levinud elustrateegia (Gross *et al.*, 1988). Põhjus, miks angerjas magevette siirdumisest loobub, ei ole täpselt teada, kuid näiteks Edelin jt. (2006) uuringus tuli välja, et madalama konditsiooniga klaasangerjad asustavad energia kokkuhoiu eesmärgil pigem riimveelisi rannikualasid. Lisaks on angerjate

kasvukiirus rannikualadel suurem kui magevees ning nad saavutavad suguküpsuse varem kui magevee isendid (Cairns *et al.*, 2009; Tesch, 2003). MacNamara jt. (2016) läbiviidud uurimuses tuli välja, et suhteline viljakus on eri elupaikasid asustavatel isenditel sarnane, kuid kuna magevee-elupaikasid asustavad isendid on suguküpsuse saavutamisel suuremad ning vanemad siis absoluutne viljakus on neil isenditel ka suurem.

Leides endale sobiva elupaiga, algab angerjal kasvufaas. Kasvufaasi kestus varieerub olenevalt soost ning geograafilisest asukohast. Isaste kasvukiirus on suurem ning kasvufaas lühem, keskmiselt on rännet alustavad isased 6-aastased ning 41-sentimeetri pikkused. Emased alustavad keskmiselt rännet 8-aastaselt ning 62-sentimeetri pikkuselt. Angerjate keskmine pikkus ning vanus rändangerjaks muundumisel on positiivses korrelatsioonis kaugusega kudemispiirkonnas (Vollestad, 1992).

Kasvufaasi lõpetab metamorfoos hõbe- ehk rändangerjaks (ingl. *silver eel*). Tegurid mis algatavad metamorfoosi ei ole täpselt teada. Varem arvati, et angerjas alustab rännet, kui tal on kogutud piisav rasvavaru, et lõpetada ränne ning edukalt kudedada, kuid kuna mitmed teadlased on leidnud ka küllaltki väikese rasvavaruga rändangerjaid, ei ole see teooria enam usutav (Vollestad ja Jonsson, 1988). Metamorfoosi käigus toimuvad nii välised kui ka sisemised muutused, et valmistada kala ette pikaks rändeks ning erinevate keskkonnatingimustega toime tulemiseks (Tesch, 2003). Morfoloogiliselt on rändangerja omapäradeks hõbevalge kõhualune ja tume selg, suurenenud rinnauimed ja silm. Kuna rändel Sargasso merre angerjas ei toitu, toimub seedekulga regressioon (Durif *et al.*, 2005). Rännakut Sargasso mere suunas alustatakse üldiselt septembris, kuid kaugematest piirkondadest võidakse rännet alustada juba juulis (nt. Soome lahe rannikualadelt) (Ojaveer, 2003).

Rändel tagasi Sargasso merre võtavad angerjad ette ööpäevaseid vertikaalrändeid (Ingl. *Dial Vertical Migration*), mis võivad ulatuda 200-1000 m sügavusele. Ööpäevased vertikaalränded on levinud mitmete pelaagiliste liikide seas, et päeval ajal sügavamates kihtides kiskjaid vältida ning öösel ülemistes kihtides toituda. Angerjas võib tõesti laskuda sügavamatesse kihtidesse, et hoiduda röövlomade eest, kuid kuna ta oma rände ajal ei toitu, siis see ei saa olla põhjus, miks ta jälle ülemistesse kihtidesse tuleb. Aarestrup jt. (2009) pakkusid välja, et ülemistesse kihtidesse tullakse, et hoida metabolismi ning ujumise aktiivsust optimaalsel tasemel ning sügavamatesse kihtidesse laskutakse, et hoida kehatemperatuur alla 11°C, mis on vajalik, et peatada gonaadide enneaegset valmimist.

Vertikaalse rände oletatav tähtsus tuleb eriti ilmsiks angerja rände lõpp-faasis, kui jõutakse soojematesse vetesse (Aarestrup, 2009).

Kuderänne kestab umbes 3-4 kuud (Tesch, 2003). Jõudes kudemisalale, Sargasso merre, saavutavad isendid suguküpsuse ning toimub sigimine. Euroopa angerjas koeb ajavahemikul märtsist juunini (McCleave ja Kleckner, 1987). Sigimise järgselt kõik isendid surevad (semelpaarsus). Kuna Sargasso merest ei ole endiselt leitud angerja marja ega ka täiskasvanuid angerjaid, on infot kudemistingimuste ning kudemist mõjutavate tegurite kohta vähe (Tesch, 2003).

2. Angerja arvukust negatiivselt mõjutavad tegurid

2.1 Rändetakistused

2.1.1 Ülesränded

Leptotsefaalid, kes on jõudnud Euroopa mandrilavani, läbivad metamorfoosi ning muunduvad klaasangerjaks. Klaasangerjana alustatakse rännet sisemaa mageveekogudesse sobiva elupaiga leidmiseks (nö. traditsiooniline elukäik; Tesch, 2003). Otoliidi mikrokeemiliste uuringute põhjal on siiski leitud, et angerjad võivad elada ka ainult meres (enamasti riimvees) või olla elupaikade vahelised rändajad (Ingl. *Habitat shifters*) (Marohn *et al.*, 2013). Näiteks Marohn jt. (2013) leidsid, et 31% angerjatest elab kasvufaasi ajal magevees, sama suur protsent merevees ning ülejäänud rändavad mage- ja merevee elupaikade vahel. Seega mõjutavad rändetakistused vooluveekogudes vaid ühte osa angerja populatsioonist.

Klaasangerjate ränne ülesvoolu on seotud mitmete keskkonnateguritega. Klaasangerjatel esineb negatiivne fototaksis, nende rändeintensiivsus sõltub tõusu-mõõna tsüklist. (Mouton *et al.*, 2011; Aranburu *et al.*, 2016) Noorte kollaste angerjate (Ingl. *Elvers*) ränne ülesvoolu toimub aeglaselt, kuid katkematult (Tesch 2003). Ülesvoolu rände aktiivsus tõuseb veetemperatuuri tõusuga ning kaugenedes rannikualadest väheneb angerjate asustustihedus (Laffaille *et al.*, 2005; Naismith *et al.*, 1988). Angerjate rännet ülesvoolu võivad takistada mitmed rändetakistused, mis võivad olla põhjuseks, et angerjatele jääb kättesaamatuks oluline osa sobivatest magevee elupaikadest (Laffaille *et al.*, 2005). Näiteks on Irimaal hinnatud, et 46% sobivatest elupaikadest jääb ülesvoolu rändetakistusi ning on angerjatele kättesaamatud (ICES, 2015). Sellest tulenevalt on mitmetes piirkondades kohalikul tasemel angerja populatsioonid kas peaaegu või täielikult hävinud. Näiteks Võrtsjärves püsib angerja populatsioon tänapäeval eelkõige tänu asustamisele. Angerjate loodusliku rännet Ida-Eesti vesikonda takistab Narva juga ning Narva hüdroelektrijaam. Lisaks põhjustavad rändetakistused ülesrändel viivitusi, näiteks leidis Mouton jt. (2011), et takistused võivad klaasangerjate rännet mitme tõusu-mõõna tsükli võrra edasi lükata. Taolised viivitused, aga suurendavad angerjate riski hukkuda läbi kiskluse.

Angerjate asustustihedus allpool rändetakistust suureneb. Prantsusmaal Fremuri valgala läbiviidud uurimuses tuli välja, et angerja asustustiheduse erinevus üleval ja allpool

takistust võib olla kuni kolmekordne (Feunteun *et al.*, 1998). Seoses asustustiheduse suurenemisega suureneb ka liigisisene konkurents ning asustustihedusest tulenev suremus (Vollestad ja Jonsson, 1988). Toiduvähesuse korral võivad suuremad kollased angerjad toituda ka väiksematest angerjatest (Jessop *et al.*, 2000). Lisaks kasutavad angerjate kogunemist allpool takistusi ära kalurid, just nendes piirkondades toimub kõige intensiivsem klaas- ning noorte kollaste angerjate püük (Briand *et al.*, 2003). Asustustiheduse vähenemine ülesvoolu on tavaline ökoloogiline protsess, kuid White jt. (1997) hindasid, et jõgedel määrab angerjate asustustiheduse pigem seal esinevate takistuste arvukus kui jõe pikkus.

Angerjate ülesvoolu rände soodustamiseks on kolm põhilist lahendust: 1) angerjate füüsiline viimine ülesvoolu, 2) angerjatele spetsiifiliste kalapääsude rajamine või vajalike meetmete kasutusele võtmine rändetakistuste konstruktsioonis ning töötamises, 3) Rändetakistuste täielik eemaldamine (Laffaille *et al.*, 2007). Nendest kõige enam levinud on angerjapääsude rajamine. Angerjate osavast ronimisvõimest tulenevalt on angerjapääsude rajamine võrreldes teiste kalapääsudega küllaltki odav ning lihtne (Tesch, 2003), kuid isegi angerjapääsude esinemisel ei pruugi kõik olla võimelised neid ületama. Feunteun jt. (1998) järeldasid, väiksemate angerjate kogunemisest kalapääsust allavoolu, et takistus ületatakse eelkõige sobivate hüdrauliliste tegurite esinemisel ning alates teatud suurusest kui ollakse võimelised angerjapääsust üles ronima. Lisaks sõltub takistuse ületamine angerjapääsu asukohast (Feunteun *et al.*, 1998). Piper jt. (2012) leidsid oma uurimuses, et suuremad noored kollased angerjad kasutavad pigem veekogu keskel olevaid pääsusid ning väiksemad kaldaäärseid. Angerjapääsude konstruktsioon on eelkõige sõltuv konkreetsest takistusest, kuid kõige olulisem on tagada üles- ning allavoolu jäävate alade ühenduvus selliselt, et nende vahel esineks madal veevool (Tesch, 2003; Piper *et al.*, 2012). Kuid iga jõgi ning sellel esinev takistus on erinev, seega vajalike meetmete otsimisel tuleb igale takistusele läheneda spetsiifiliselt. Ülesjõge ehitatud kalapääsud muutuvad mõttetuks, kui seda ei ole tehtud ka allavoolu olevatele kalapääsudele (Tesch, 2003).

2.1.2 Allaränded

Sarnaselt ülesrändele mõjutavad rändetakistused angerjaid ka allarändel. Need angerjad, kes alustavad oma kuderännet mageveekogust peavad merre jõudmiseks ületama hüdroelektrijaamasid, tamme, paise, veehaardeid jne. Rändetakistused võivad olla põhjuseks, et angerjad ei pääse mageveekogust merre, saavad vigastada või siis hukuvad üritades neid ületada. Magevee kasvufaasi lõpetanud isendite rände alustamise indikaatoriks on vooluhulga suurenemine (Jansen *et al.*, 2007; Behrmann-Godel ja Eckman, 2003). Erinevalt paiksest kasvufaasist, mil hoitakse pigem veekogu kallaste lähedale, kus voolutugevus on väiksem, järgivad rändangerjad dominantset veevoolu (Behrmann-Godel ja Eckman, 2003; Matondo *et al.*, 2016).

Rändetakistuseni jõudes võib esineda erinevaid käitumismustreid ning ajalist varieeruvust takistuse ületamisel, lisaks võib angerjas teha mitmeid katseid takistuse ületamiseks. Sobivate keskkonnatingimuste esinemisel ületatakse takistus koheselt, kuid nende puudumisel võib selle ületamiseks kuluda mitu päeva kuni üks kuu (Calles *et al.*, 2010; Behrmann-Godel ja Eckman, 2003). Viivituste esinemisel võivad rändeks sobivad keskkonnatingimused mööduda enne kui takistus jõutakse ületada. Rännet jätkatakse kui keskkonnatingimused seda lubavad (Durif *et al.*, 2005). Rände edasilükkamine suurendab angerja riski hukkuda läbi kiskluse või kalanduse (Calles *et al.*, 2010) ning takistuste vältimine ja alternatiivsete ületamisvõimaluste otsimine põhjustab lisa energiakulu (Thillart *et al.*, 2009). Ränne mageveest merre võidakse lõpetada isegi mitme rändehooaja vältel. Kaugemalt sisemaalt rännet alustavatel isenditel võtabki rannikualale jõudmine kauem aega, seega üks rände hooaeg ei pruugi olla piisavalt pikk, et jõuda Sargasso mereni (Durif *et al.*, 2002; Stein *et al.*, 2015). Pedersen jt. (2012) hindasid, et Taanis Gudenå jões telemeetriliselt jälgitud angerjatest 10% jätkasid rännet kevadel. Arvatakse, et sobivate keskkonnatingimuste puudumisel võivad angerjad rände peatada ning suure tõenäosusega naasta paikse kollase angerja staadiumisse, kuigi empiiriliselt on see veel tõestamata. (Tesch, 2003).

Lisaks võivad angerjad rändetakistusele lähenedes muuta oma käitumist, eelkõige tehakse seda kui keskkonnatingimused ei võimalda takistust koheselt ületada. Näiteks aeglase voolukiiruse tingimustes hakkavad kalad takistuse ees ringis ujuma. Behrmann-Godel jt. (2003) tõlgendasid seda kui vältimise mehhanismi (Ingl. *avoidance mechanism*). Kui angerjale tuleb takistus ette, pöörab ta ringi ning ujub vastassuunas. Enamasti teeb ta seda

kuni voolukiirus muutub uuesti liiga intensiivseks ning peab jälle allavoolu suunduma. Takistus ületatakse järgmise liigveega (Behrmann-Godel ja Eckman, 2003). Sarnase käitumise esinemist on välja toonud ka mitmed teised uurimused (Piper *et al.*, 2015; Travade *et al.*, 2010). Veevoolu turbulentsus, mis hüdroelektrijaama sissepääsu läheduses võib esineda, kutsub angerjates esile ebakorrapärase käitumist, mis on omakorda positiivses suhtes veevoolu kiiruse ning kiirendusega. Veevoolu järsk muutus on angerjale indikaatoriks ees olevast takistusest ning käivitab vältimise mehhanismi (Piper *et al.*, 2015). Seda saab ära kasutada angerjale sobilike kalapääsude rajamisel. Sel juhul peab tegemist olema põhjalähedase süsteemiga, mille avaus oleks suunaga allavoolu ning mis suunaks angerjad ohutult kalapääsu ning sealt edasi rändetakistusest mööda (Behrmann-Godel ja Eckman *et al.*, 2003).

Peale selle, et rändetakistused põhjustavad rändes viivitusi, võivad angerjad neid läbides end vigastada või hukkuda. Angerjate suremus läbi rändetakistuste sõltub suuresti valitud teekonnast. Hüdroelektrijaamades hukuvad angerjad kui nad läbivad turbiine või turbiinide ees olevaid võresid. Varasemalt on välja pakutud, et kalade suremust turbiinides saab vähendada kui paigaldada turbiinide ette piisavalt tihe võrestik, et kala sealt läbi ei mahuks; angerja puhul peaks see olema maksimaalselt 20-mm (Travade *et al.*, 2010). Siiski on mitmed uurimused leidnud just vastupidist – võred võivad põhjustada hoopis olulist lisasuremust hüdroelektrijaamades. Näiteks Rootsis Ätrani jões läbi viidud uuringus hukkus võredes (20-mm) >40% angerjatest, kes olid suuremad kui 680 mm (Calles *et al.*, 2010). Antud uuring näitas selgelt, et tugeva veevoolu tingimustes ei suuda angerjas vastuvoolu ujuda ning vool surub ta lihtsalt läbi võre, mille tagajärjel angerjas hukub. Tihedalt asetatud võresid (angerja suremuse vähendamise eesmärgil) on mõistlik kasutada üksnes juhul, kui on tagatud alternatiivne võimalus takistuse ületamiseks või vee voolukiirus on piisavalt madal, et angerjas on võimeline vajadusel vastuvoolu ujuma. Kuid ka ilma võredeta on suremus läbi turbiinide suur, seega suuremate vahedega võrestik ei vähenda oluliselt ülddist suremust hüdroelektrijaamades (Calles *et al.*, 2010).

Üldine suremus hüdroelektrijaamades võib oluliselt varieeruda. Maasi jões hinnati kahe hüdroelektrijaama läbimisel suremuseks 16-26% (Winter *et al.*, 2006). Ätrani jões hukkus ühe hüdroelektrijaama turbiinides 74% isenditest (Calles *et al.*, 2010), Taanis Tange hüdroelektrijaama turbiinides hukkus 58% jälgitud rändangerjatest (Pedersen *et al.*,

2012). Üldiselt on hüdroelektrijaamades angerjate suremus positiivses korrelatsioonis keha suurusega (Calles *et al.*, 2010). Hukkumise intensiivsus turbiinides on sõltuv kasutuses olevast turbiinitüübist. Francise-tüüpi turbiinides on suremus suurem kui Kaplani turbiinides, vastavalt 60% ja 30% (Calles *et al.*, 2010). Võrreldes Kaplani turbiinidega on Francise-tüüpi turbiinides labasid rohkem (15-17) ning need asetsevad tihedamalt, millest tulenevalt on kalal suurem tõenäosus labade vahele jääda ning hukkuda (Ferguson *et al.*, 2008). Veehaarete propellerpumpades on angerjate suremus väga kõrge, lausa 97%. Archimedese kruvitüüpi pumpades on see oluliselt väiksem, 17-19 % (Buysse *et al.*, 2014). Angerja pikast kehaehitusest tulenevalt on tal suurem tõenäosus jääda propelleri labade vahele, mis tõttu on propellerpumpades angerjate hukkumine suur. Enamus propellerpumpades hukkunud kaladest on rohkete löikehaavadega või tükeldatud. Archimedese kruvitüüpi pumpades on suremus oluliselt väiksem, kuid vigastuste tõttu hiljem hukkumise osakaal on endiselt kõrge (Ferguson *et al.*, 2006; Buysse *et al.*, 2014). Vähendamaks angerjate suremust hüdroelektrijaamades on väljapakutud turbiinide töö peatamist hõbeangerjate rände tipp-perioodil. Kuigi rände algus angerjatel varieerub, jääb rände tipp-hooaeg sobivate keskkonnatingimuste esinemisel lühikesse ajavahemikku, enamasti paari nädala sisse (Marohn *et al.*, 2014). Mitmetest uurimustest on välja tulnud, et angerjad on öisel ajal aktiivsemad kui päeval ajal (Stein *et al.*, 2015; Gosset *et al.*, 2005; Barry *et al.*, 2016). Enamasti toimub ränne päikeseloojangu ning kesköö vahel (Winter *et al.*, 2006). Kuid samas on näiteid, kus rände ööpäevase aja ning intensiivsuse vahel seosed puuduvad (Behrmann-Godel, ja Eckman, 2003).

2.2 Muutused ookeani keskkonnatingimustes

Euroopa angerjas käib kudemas Sargasso mere edela-osas. Tema kudemisala lasub elliptiliselt ida-lääne suunaliselt 48-74°N ning 23-30°W vahel, Põhja-Atlandi subtroopilise konvergenti alal (Munk *et al.*, 2010). Oletatav kudemisala jääb kahe temperatuurifrondi vahele, mis on arvatavasti ka angerjale indikaatoriks kudemisala leidmisel (McCleave ja Kleckner, 1987). Lisaks arvatakse, et erinevad hüdrograafilised frondid on olulised, kuna suunavad vastsed toitumisaladele ja hoiavad eemale kõrvalistest hoovustest, mis muidu vastsed laiali pilluksid (Munk *et al.*, 2010). Leptotsefaalide teekond Sargasso merest Euroopa kontinendini ei ole täpselt teada. Osa vastseid kasutavad kindlasti Sargasso merest läände jäävaid hoovuseid : Golfi, Antilli ning Põhja-atlandi hoovuseid (Schmidt, 1923; Miller *et al.*, 2015). Vähem tõestust leidnud teooria kohaselt kasutavad euroopa angerjad hoopis Sargasso merest itta jäävaid hoovuseid. Viimast teooriat toetab angerja küllaltki lai kudemisala, kust kõige väiksemaid leptotsefaale on leitud kuni 50° idast. Et liituda läände jäävate hoovustega tuleks neil lisaks läbida 2000 km, et Sargasso merest välja saada (Munk *et al.*, 2010).

Sarnaselt Atlandi ookeani angerjatele on 1970-ndate aastate algusest langenud ka jaapani angerja arvukus. Kim jt. (2007) arvasid, et mõlema liigi arvukuse samaaegselt drastilisest langusest tulenevalt on ka põhjused sarnased. Eelkõige nähakse arvukuse languse põhjuseks globaalset kliimamuutust (Kim *et al.*, 2007). Alates 1971.aastast on globaalsel tasemel ookeanite pinnatemperatuur (kuni 70m) tõusnud 0,11 kraadi iga kümnend, viimase saja aasta jooksul on meretase tõusnud 0,19 meetrit (IPCC, 2014). Oluline keskkonnategur, mis mõjutab põhja poolkera kliimat on Põhja-Atlandi ostsillatsioon (Ingl. *North-Atlantic oscillation*; NAO). Põhja-Atlandi ostsillatsioon on Islandil esineva miinimum ning Asooridel esineva maksimum õhurõhu vahest tingitud muutused atmosfääri tsirkulatsioonis. Põhja-Atlandi ostsillatsiooni väljendatakse numbriliselt läbi NAO-indeksi. Positiivset NAO-indeksit seostatakse tugevamate lääne- ning passaat tuultega (Taylor ja Stephens, 1998). Põhja-Atlandi ostsillatsiooni on peetud üheks Sargasso mere keskkonnatingimuste muutuste põhjuseks. Klaasangerjate arvukus Euroopa kontinendil kõigub ning see kõikumine on tihedalt seotud NAO-indeksi muutustega positiivsest negatiivseks ning vastupidi (Durif *et al.*, 2011). NAO-indeksi ning klaasangerjate produktsiooni vahel esineb negatiivne korrelatsioon. 1980-ndate aastate alguses muutus NAO-indeks negatiivsest positiivseks ning oli kuni 90-ndate

aastate keskpaigani tõusutrendis, hilisemalt on NAO-indeks stabiliseerunud küllaltki kõrgete väärtuste juurde. NAO-indeksi tõusule järgnes klaasangerjate produktsiooni langus Euroopa rannikualadel. Kuid ainuüksi NAO-indeksi muutus ei tee veel kindlaks täpset mehhanismis, mis mõjutab angerja arvukust (Durif *et al.*, 2011; Friedland *et al.*, 2007). Knights (2003) spekuleeris, et muutused Sargasso meres mõjutavad eelkõige vastsete toidubaasi ning rändetrajektoori. Friedland jt. (2007) leidsid korrelatsiooni Don Oeveri klaasangerjate produktsiooni ning Sargasso mere tuuleparameetrite, temperatuuri ning kihistumisparameetrite vahel.

Erinevad hüdrograafilised frondid Sargasso meres on väga olulised täiskasvanud angerjatele, kuna need on oletatavalt indikaatoriks kudemisala leidmisel ning vastsete transpordil sobivatele toitumisaladele. Lisaks kasutavad vastsed erinevaid fronte, et leida üles õiged hoovused, mis nad Euroopa mandrilavani kannaks. Euroopa angerja kudemisala põhjapiiri seostatakse 22,5° isotermiga. Seoses isotermi liikumisega angerja kudemisajal põhjapoolse, oletasid Friedland jt. (2007), et ka angerja kudemisalad võivad olla liikunud koos isotermiga põhja poole. Sellest tulenevalt võib olla raskendatud leptotsefaalide väljaränne Sargasso merest ning on võimalik, et nad jäävad Sargasso mere hoovustesse ringlema (Friedland *et al.*, 2007). Viimasele võib veel kaasa aidata tuulte parameetrite muutused Sargasso mere põhja-osas, mis vähendavad Ekmani transporti lõuna poole ning võivad omakorda takistada leptotsefaalide väljarännet Sargasso merest (Friedland *et al.*, 2007). Lisaks võivad intensiivsemad läänetuuled olla põhjuseks keskmise suurusega keeriste tekkimiseks, mis omakorda püüavad leptotsefaalid rändel nõ. lõksu (Bonhommeau *et al.*, 2009).

Peale selle, et angerjad ei pääse sobivatele toitumisaladele võib olla muutunud ka üleüldine toiduahela struktuur. Arvatakse, et leptotsefaalid toituvad eelkõige lahustunud orgaanilisest materjalist ning pinnakihtidest langevast orgaanilisest detriidist, mida võiks nimetada ka meresademeks (Ingl. *marine snow*) (Riemann *et al.*, 2010; Knauer *et al.*, 1982). Meresade on aga tihedalt seotud primaarproduktsiooni tootmisega (Knauer *et al.*, 1982), mis on omakorda tihedalt seotud pinnatemperatuuriga. Globaalne ookeani primaarproduktsioon on alates 1970-ndate aastate lõpust langenud 6,3% ning see korreleerub ookeani pinnatemperatuuri tõusuga (Gregg *et al.*, 2003). Pinnatemperatuuri soojenemine suurendab ülemiste veekihtide stratifikatsiooni, mis omakorda takistab sügavamatest kihtidest toitainete liikumist ülemistesse kihtidesse (Sarmiento *et al.*, 1998).

Koos keskmise ookeani temperatuuri tõusuga on tõusnud ka Sargasso meres pinnatemperatuur, alates 1980-ndate aastate algusest on Sargasso mere pinnatemperatuur olnud tõusutrendis ning kuna leptotsefaalid elavad veepinna ülemises 300m, mõjutavad muutused seal neid kõige enam (McCleave ja Kleckner, 1987; Durif *et al.*, 2011). Kuigi angerja kudemisalad arvatakse jäävat küllaltki produktiivsetele frondialadele, muidu oligotroofs keskkonnas (Kleckner ja McCleave, 1988; Bonhommeau *et al.*, 2008), väidetakse, et rohkem kui 50% kõikumine klaasangerja tootmisel on seletatav muutustega Sargasso mere primaarproduktioonis. Bonhommeau jt (2008). näitasid, et leptotsefaale mõjutab tugev alt-üles kontroll (Ingl. *Bottom-up control*) ning nende suuremus võib olla seotud just toidu puudumisega. Kuna vee pinnatemperatuuri tõus on globaalne nähtus, võib toitainete puudus laieneda kogu ookeanilisele rändele, millest tulenevalt selle mõju ulatus suureneb (Bonhommeau *et al.*, 2008).

Eelnevale sarnaselt laieneb NAO ulatuslikkusest tulenevalt tema mõju ka ülejäänud ookeanilisele rändele. Leptotsefaalide tõenäosus jõuda Euroopa kontinentini on sõltuv rände pikkusest - mida pikem ränne, seda suurem on tõenäosus rändel hukkuda. NAO-indeksi ning rände ajalise pikkuse vahel esineb negatiivne korrelatsioon, millest tulenevalt positiivse NAO-indeksi puhul, kui on valdavaks tugevamad läänetuuled, leptotsefaalide rände ajaline kestvus lüheneb (Bonhommeau *et al.*, 2009). Eelnevast võiks oletada, et positiivse NAO-indeksi puhul klaasangerjate tootmine suureneb, kuid kuna klaasangerjate tootmine positiivse NAO-indeksi puhul langeb spekulatsioonid Durif jt (2011), et kiirenenud transport Euroopa kontinentile võib tähendada, et leptotsefaalid jõuavad siia enne kui nad on füsioloogiliselt valmis ette võtma metamorfoosi klaasangerjaks. Lisaks spekulatsioonid, et sellisel juhul võidakse leptotsefaalid kanda hoovustega lõunapoole, kuid kuna klaasangerjate tootmine langeb igalpool Euroopa rannikul võib pigem oletada, et need leptotsefaalid surevad (Durif *et al.*, 2011).

2.3 Rändangerjate konditsiooni langus

2.3.1 Veekogu kvaliteet

Kalade kudemisedukus sõltub suuresti kudejate kvaliteedist. Seoses Euroopa angerja tugeva arvukuse langusega on hakatud kahtlustama, et arvukuse languse põhjused on seotud kudevate isendite kvaliteedi langusega. Veekogude saastumine erinevate keemiliste ühenditega avaldab suurt survet eluslooduse erinevatele tahkudele. Kuna saasteainete akumulatsioon toimub mööda toiduahelat, on nende olemasolust kõige enam mõjutatud tippkiskjad. Angerjad on bentofaagse eluviisiga ja kõrge rasvasisaldusega (kuni 30%) karnivoorid, kes on erinevate saasteainete lipofiilsetest omadustest tulenevalt väga vastuvõtlikud nende akumulatsioonile organismis (Tesch, 2003; Boëtius ja Boëtius, 1985). Kuna rasvaprotsendi ning saasteaine kontsentratsiooni vahel esineb positiivne korrelatsioon, võib angerjas olla kõige kõrgema saasteainete kontsentratsiooniga kalaliik veekogus (Baptista *et al.*, 2013). Angerjast on leitud hulgaliselt erinevaid saasteaineid nagu näiteks püsivaid orgaanilisi saasteaineid (PCB, PBDE), klooritud süsivesinike (DDT), raskemetalle jm. (Tapie, 2011; Macgregor *et al.*, 2010; Amilhat *et al.*, 2014). Mitmetel kahjulikel ühenditel on pikk poolestusaeg, mistõttu püsivad nad keskkonnas kaua aega. Seda kinnitab see, et angerjatest on leitud ühendeid, mis on juba aastaid uuritud piirkonnas keelustatud. Näiteks leiti 2005.aastal Prantsusmaal läbi viidud uuringus angerjatest klordaani, mis on Euroopas 1970-ndatest saati keelustatud. Sellest tulenevalt on angerjas ka hea keskkonnasaastatuse bioindikaator (Ribeiro *et al.*, 2005).

Saasteainetega puutub angerjas kokku igas oma eluetapis. Klaasangerjate saastumine, võrreldes hilisemate elujärgkudega, on siiski madal. Leptotsefaalide ning klaasangerjate saastumine toimub läbi otsese kokkupuute lahustunud saasteainetega, läbi naha ja lõpuste. Saasteainete kiirem akumulatsioon algab, kui noored kollased angerjad hakkavad metamorfoosi järgselt aktiivselt toituma. Kõige enam saasteaineid akumulatsioon toimub kollase angerja staadiumis (Freese *et al.*, 2015; Tapie *et al.*, 2011). Saasteainete kontsentratsioonid veekogudes ei ole enamasti nii kõrged, et neil oleks letaalseid mõjusid, kuid olenevalt saasteaine klassist ning doosist võib esineda erinevaid muutusi füsioloogias ning käitumises, mille tagajärjel võib langeda isendi kudemisedukus (Sapozhnikova *et al.*, 2004).

Saasteainetest tulenevad patoloogilised muutused esinevad eelkõige maksas, põrnas, lõpustes, neerudes. Maks ja lõpused on enamasti keskkonna saastatusest kõige enam mõjutatud. Maksas toimub saasteainete detoksifitseerimine ning lipiidide ladustamine ja lõpused puutuvad keskkonna saastatusega otseselt kokku. Maksanekroos, kasvajakud või varased märgid nende arengust on levinumad saasteainetest tulenevad muutused maksas. Sarnaselt maksale on põrnale iseloomulik kasvajakud esinemine. Kasvajakud esinemine on indikaatoriks organismi pikaajalisest viibimisest saastunud keskkonnas (Ribeiro *et al.*, 2005; Pierron *et al.*, 2007). Lisaks patoloogiliste muutustele esinevad ka muud saasteainetest tulenevad mõjud; näiteks raskemetallid võivad inhibeerida ensüümide tööd, tekitada füsioloogilist hüpoksiat, erinevate saasteainete „kokteilid“ mõjutavad geenide transkriptsiooni jne (Maes *et al.*, 2013; Lionetto *et al.*, 2000; Pierron *et al.*, 2007).

Elamine saastunud keskkonnas võib mõjuda negatiivselt angerja energiavarudele. Nii laborikatsed kui ka väliuurimused näitavad, et saastunud keskkonnas elavatel angerjatel esineb Fultoni tusedusindeksi ja rasvaprotsendi ning saasteainete kontsentratsiooni vahel negatiivne seos. Rasvavarude vähenemine toimub eelkõige maksas ja lihastes (Pierron *et al.*, 2007; Sapozhnikova *et al.*, 2004; Freese *et al.*, 2015). Pierron jt. (2007) uurimuses leiti, et kaadmiumiga saastunud keskkonnas elavate angerjate Fultoni tusedusindeks oli lausa 12% madalam, kui kaadmiumiga mitte kokku puutunud isenditel. See tuleneb sellest, et kaadmium kahjustab lipiidide ladestumist ning tõstab lipiidide lagundamist reguleerivate ensüümide aktiivsust (Pierron *et al.*, 2007).

Rasvavarud omavad aga kriitilist tähtsust tagasirändel Sargasso merre ning kudemisel. Boëtius jt. (1985) hindasid, et angerjal peab olema kehakaalust vähemalt 20% ulatuses rasvavarusid, et tagada edukaks tagasirändeks ning kudemiseks vajalik rasvaprotsent. Kui varem arvati, et metamorfoos hõbeangerjaks toimub kui rändeks vajalik rasvaprotsent on kogutud, siis nüüd ollakse pigem arvamusel, et see nii ei ole. Maes jt. (2013) leidsid Belgias läbi viidud uurimuses, et rohkem kui 50% kollastel angerjatel on vähem kui 15% rasvavarusid, mille põhjuseks arvatigi olevat saasteainete bioakumuleerumine. Seega, tihti alustavad rännet sellised angerjad, kellel pole praeguste teadmiste kohaselt piisavalt energiavarusid, et jõuda Sargasso merre ning kudedada (Maes *et al.*, 2013).

Angerjas on semelpaarne kalaliik, seega võrreldes iteropaarsete liikidega suunab ta sigimisse rohkem rasvavarusid. Umbes 37% rasvavarudest suunatakse kudemisse (Thillart *et al.*, 2004). See, kui suur kogus rasva gonaadidesse suunatakse, on positiivses

korrelatsioonis angerja vanuse, konditsiooniteguri ning suurusega. Koos rasvavarudega antakse järglastele edasi ka sinna seotud saasteained. Näiteks on teada, et PCB võib angerjatel põhjustada embrüonaalset väärarengut ning saasteainete kontsentratsioon on negatiivses korrelatsioonis embrüote elueaga (Palstra *et al.*, 2006).

2.3.2. *Anguillicoloides crassus*

Anguillicoloides crassus on ujupõie parasiit euroopa, jaapani ning ameerika angerjal (Kirk, 2003; Barse *et al.*, 2001). *A. crassus* näol oli algselt tegemist Ida-Aasiale omase endeemse liigiga, kes parasiteeris jaapani angerjal. Euroopasse levis *A. crassus* juhuslikult, arvatakse, et nakatunud jaapani angerja impordiga. Esimene nakatatud euroopa angerjas leiti 1982.aastal Saksamaalt. Läks kõigest kümnend, kui parasiit oli levinud juba kõikjal Euroopas nii vabalt looduses kui ka kalakasvandustes (Kirk, 2003). Arvatakse, et Eestisse jõudis *A. crassus* 1988.aastal Saksamaalt ostetud angerjamaimudega. Esimesed nakatunud kalad avastati 1992.aastal (Kangur, 1994).

Anguillicoloides crassus paljuneb angerja ujupõies. Munad võivad kooruda kala ujupõies, seedekulglas või vees. *A. crassus* on ovovivipaarne parasiit, mis tähendab, et teise arengujärku (L₂) jõuab parasiit juba enne koorumist. Munad ja/või L₂ parasiidid väljuvad ujupõiest pneumaatilise juha (Ingl. *pneumatic duct*) kaudu, edasi läbitakse seedetrakt ning kalast väljutatakse väljaheidetega. L₂ parasiidid kinnituvad veekogupõhja, kus liigutades küljelt küljele stimuleerivad kisklust (De Charleroy *et al.*, 1990). L₂ parasiitidest toituvad mitmed põhjaeluviisiga selgrootud, kes on *A. crassus* vaheperemeesteks. Selgrootu vaheperemehes areneb vastsest nakatumisvõimeline L₃ astme parasiit (De Charleroy *et al.*, 1990). Angerja nakatumine toimub, kui kala toitub vahe- või säilitusperemeestest, kelles elavad L₃ astme parasiidid. *A. crassus* võib nakatada juba alates 70mm suurusi angerjaid (Kirk *et al.*, 2003). Euroopas on teada vähemalt 30 säilitusperemeest, kellest enamus on erinevad kalaliigid, kuid on ka kahepaikseid, tiguseid ning mitmete veeputukate vastseid. Kõige enam levinud säilitusperemees on kiisk (*Gymnocephalus cernuus*) (Li *et al.*, 2015). Lõpp-peremehesse liigub L₃ astme parasiit ujupõie seinale, kus ta areneb L₄ parasiidiks. Sealt edasi tungib parasiit ujupõie luumenisse, kus toimub edasine kasvamine ning areng täiskasvanuks (Ashworth *et al.*, 1999).

Anguillicoloides crassus näol on tegemist väga invasiivse parasiidiga, sest erinevalt jaapani angerjast, puuduvad euroopa angerjal kohastumused parasiidi vastu võitlemiseks

(Knopf, 2006). Levides uude veekogusse, kasvab nakatunud isendite arvukus väga kiiresti, nii et nakatumine võib tõusta isegi 100% (Kennedy ja Fitch, 1990). Siiski toimub pärast plahvatuslikku parasiidi levimist esimeste aastate jooksul enamasti arvukuse stabiliseerumine, näiteks Võrtsjärves 65%, Austrias Neusiedleri järves 63 %, Poolas 79,3%, Prantsusmaal Rhone'i jõe deltas ligi 50% peale (Kangur *et al.*, 2010; Rolbiecki *et al.*, 2008; Schabuss *et al.*, 2005; Lefebvre *et al.*, 2002). Stabiliseerumist võivad põhjustada mitmed faktorid. Esiteks, parasiidi arvukust ujujõies limiteerib ujujõie suurus ning parasiidi enda arvukus (Palstra *et al.*, 2007). Peale selle võib kõrgest nakatumissurve tulenevalt angerja ujujõis olla teatud tasemest selliselt kahjustunud, et see ei ole enam parasiidile eluks sobilik. Kõrge nakatumisintensiivsuse tagajärjel võib hävida ujujõie kapillaarvõrgustik, millel parasiidid toituvad. Sellest tulenevalt ei saa parasiidi arvukust ujujõies kasutada nakatumisintensiivsuse indikaatorina (Lefebvre *et al.*, 2002).

Keskkonnateguritest limiteerib *A. crassuse* levikut eelkõige veetemperatuur ja soolsus. Merevees on oluliselt lühenenud aeg, mil vastsed on võimelised elus püsima ning nakatama vahe- ja säilitus peremehi. Kuigi soolsus mõjutab parasiidi ellujäämist ning nakatumisvõimet, on merevees siiski suur hulk ujujõieparasiite, kes osmoregulatsiooni tulemusel suudavad hoida iso-osmootilist keskkonda ning on võimelised lõpetama oma elutsükli ning paljunema. Umbes 15-21% populatsioonist ei ole võimelised selliseks osmoregulatsiooniks (Kirk *et al.*, 2002; Kirk *et al.*, 2000). Sellest tulenevalt on rannikuvetes angerjate parasiiti nakatumine ning selle intensiivsus madalam kui magevees. Marohn jt. (2013) poolt läbi viidud uuringus leiti, et kogu oma elu magevees elanud angerjate hulgas oli nakatunuid 96%, kuid kogu oma elu rannikumeres elanud hõbeangerjate hulgas oli nakatunuid vaid 39%. Peale soolsuse limiteerib *A. crassuse* arengut madal temperatuur. Madalamatel temperatuuridel ei ole parasiidid võimelised tungima ujujõie luumenisse ning nende areng on oluliselt pidurdunud, täiskasvanud parasiitidele võib madal temperatuur hukatuslik olla. Sellest tulenevalt on *A. crassus* Skandinaavias vähem levinud (Hoglund *et al.*, 1992).

Nakatunud angerja ujujõies esinevad mitmed muutused, eelkõige olenevad need nakatumise intensiivsusest ning parasiidiga kokkupuute ajast. Muutused ujujõie histopatoloogias esinevad korduvnakatumise ning tugeva parasitismi surve all. Nakatumine kutsus esile nii akuutseid kui ka kroonilisi põletikureaktsioone. Parasiidi elutegevuse

toimel ujupõie sein pakseneb ning hägustub (Würtz ja Taraschewski, 2000). Kui muutused ujupõie histopatoloogias esinevad mitmekordse nakatumise tulemusel, siis muutused gaasivahetuses esinevad juba peale esimest nakatumist (Würtz ja Taraschewski, 2000). Nakatunud angerjate ujupõies on gaasi sekretsioon oluliselt aeglustunud ning hapniku osakaal selles vähenenud (Würtz *et al.*, 1996). Peale patoloogiliste muutuste ujupõies mõjutab *A. crasus*esse nakatumine organismi laiemalt. Parasiiti nakatumine võib mõjutada metamorfoosi kollasest angerjast hõbeangerjaks. Kunstliku nakatamise tulemusel leiti, et nakatunud angerjatel toimub hõbeangerjaks muundumine kiiremini kui nakatumata isenditel. Tegemist võib olla parasiidi elutegevuse kõrvalnähtusega või angerja elutsükli plastilisusest tulenevast vastusest nakatumisintensiivsusele. Nakatunud angerjad kiirendavad hõbeangerjaks muundumise protsessi, et alustada sigimisrännet enne, kui parasiidist tulenev energiakulu liiga kalliks osutub (Fazio *et al.*, 2012).

Nakatunud või kahjustunud ujupõiega rändangerjad ei ole nii efektiivsed ujumad kui terved angerjad. Nakatunud angerjatel on kõrgeenenud hapniku tarbimine ning sellest tulenevalt ka energiakulu. Optimaalne ujumiskiirus võib olla 18-21% madalam kui tervetel angerjatel, millest tulenevalt võib esineda viivitusi kudemispiirkonda jõudmisel ning suguküpsuse saavutamisel. Potentsiaalselt võib nakatunud angerjas langenud ujumiskiirust tasa teha kiiremini ujudes, kuid see tähendaks suurenenud energiakulu, mille tulemusel väheneb energioreserv, mis on vajalik rände lõpetamiseks ning ootsüütide valmimiseks (Palstra *et al.*, 2007).

Sjöberg jt. (2009) oletasid, et kahjustunud ujupõiega rändangerjatel on häiritud tavapärase ööpäevase vertikaalrände ettevõtmine, mille tõttu hoiab kala end madalamatele aladele ranniku äärde. Sellest tulenevalt püütakse sellised isendid ka kalurite poolt varem kinni (Sjöberg *et al.*, 2009). Kui kahjustunud ujupõiega angerjas ei suuda rändel Sargasso merre ette võtta ööpäevaseid vertikaalrändeid võib oletada, et sellised isendid ei suuda lõpetada kudemisrännet ning panustada kudemisse.

2.4 Angerjavarude kasutamine

2.4.1 Ülepüük

Kõik euroopa angerja kontinentaalsed elufaasid on tugeva kalastussurve all, kuigi olenevalt piirkonnast võib see oluliselt varieeruda. Klaasangerjaid peetakse väärtuslikuks delikatessiks nii Euroopas kui Aasias ning neil on kõrge majanduslik väärtus. Klaasangerjate püük toimub eelkõige Prantsusmaal, Hispaanias, Portugalis ja Suurbritannias. Prantsusmaal on olnud isegi aastaid, kus teatud piirkondades on välja püütud kuni 99% klaasangerjatest (Briand *et al.*, 2003). Biscay lahes jääb klaasangerjate püük keskmiselt 31%, Loire estuaarialadel kuni 20% juurde (Aranburu *et al.*, 2016; Bru *et al.*, 2009). Hinnanguliselt püüti 2013.aastal 51 621 kg klaasangerjat (ICES, 2013). Peale toiduks kasutamise suunatakse osa klaasangerjaid asustamisesse ning kalakasvandustesse. 2010. aastal lisati euroopa angerjas CITES'e II lisasse, mistõttu on euroopa angerja eksport Euroopa liidust ning import Euroopa Liitu keelatud. Kuid klaasangerjate kõrgest majanduslikust väärtusest tulenevalt on Lääne- ja Lõuna-Euroopas levinud klaasangerjatega majandamine mustal turul. Trükimeedias on hinnatud, et üks kilo klaasangerjat Aasia turul maksab umbes 1200-1500 USD (Internet 2). Prantsusmaa on tunnistanud, et nende territooriumil toimub klaasangerjate illegaalne püük, kuid kahju suurust hinnata ei osata (ICES, 2016).

Tähelepanuta ei saa jätta ka kollasele- ning rändangerjale osaks saavat tugevat kalastussurvet (Aarestrup *et al.*, 2010; Simon *et al.*, 2012). Mõlema elujärgu saagikus on koos liigi arvukusega oluliselt langenud. Näiteks püüti Eestis 2014.aastal kollast- ning hõbeangerjat 17,3 tonni (13,3 tonni on püütud Võrtsjärvest, ülejäänud rannikualadelt ja väikejärvedest), võrreldes 2000.aastate algusega on angerja püük vähenenud 3,9 korda (Eesti..., 2015). Prantsusmaal püüti enne 80-ndaid aastaid keskmiselt 158 t aastas, viimastel aastatel on saagikus jäänud alla 10 t (ICES 2016). Olenemata drastilisest liigi arvukuse langusest ei ole kollase- ega rändangerja püük rahvusvaheliselt keelustatud. Maasi jões püütakse hinnanguliselt 22-26% rändangerjatest välja kutseliste- või harrastuskalurite poolt (Winter *et al.*, 2006). Taanis Gudena jões hinnati rändangerjate suremust kalastuse läbi vähemalt 21% (Aarestrup *et al.*, 2010), Elbe lisajões Havelis 25% (Simon *et al.*, 2012).

2.4.2. Asustamine

Kõige levinum viis angerja arvukuse hoidmiseks erinevates veekogudes on asustamine. Euroopa angerjaid ei osata veel tehnikult paljundada ning kasvatada (Sørensen *et al.*, 2016), seega tulevad kõik asustatud angerjad loodusliku populatsiooni arvelt. Tagamaks maksimaalset kudemisedukust on oluline hoolikalt läbi mõelda millistesse veekogudesse angerjat asustada, sest eelpool toodust lähtudes on teada, et angerja kontinentaalset elujärku mõjutavad mitmed negatiivsed tegurid. Euroopa angerja majandamist reguleeriv Euroopa Komisjoni regulatsioon sätestab, et 60% püütud klaasangerjatest tuleb kasutada asustamiseks looduskaitselistel eesmärkidel. Kokku asutati 2014.aastal Euroopa veekogudesse 39 miljonit klaasangerjat ja 15 miljonit kollast angerjat (ICES 2016; Council..., 2007). Täpsed andmed selle kohta kas ettenähtud kogus klaasangerjaid suunatakse asustamisse ei ole täpselt teada, kuna puudub süsteem selle kontrollimiseks. 2012. aastal hinnati, et asustamisse suunati 16% püütud klaasangerjatest, 22% läks kalakasvandustesse, (millest osa võis ka hilisemalt minna asustamisse) ning 62% klaasangerjate saatus on teadmata (ICES, 2012).

Angerjad asustatakse veekogudes klaasangerjatena, kes on püütud Lääne-Euroopa rannikult või noorte kollaste angerjatena, kes on kalakasvandustest nõ. ettekasvatatud. Eestis asustatakse praegusel ajal angerjaid Võrtsjärve, Saadjärve, Kaiajärve, Kuremaa järve ja Vagula järve. Kõige enam asustatakse angerjaid Võrtsjärve. Suur osa Eesti siseveekogude angerja populatsioonist püsibki tänu asustamisele (Järvalt *et al.*, 2016). Vahemikul 1956-2015 on Võrtsjärve asustatud üle 50 miljoni angerja (ICES, 2016).

Seoses angerjate asustamisega on kahtluse alla seatud, kas asustatud angerjad on üldse võimelised edukalt läbima sigimiserännet (Westin, 1990). Praegusel hetkel puuduvad kindlad teadmised mehhanismi kohta, mida angerjas kasutab, et leida väljapääs näiteks Läänemerest ning tee Sargasso merre. Geomagnetism mõjutab angerja orientatsiooni, kuid täpne mehhanism ei ole teada (Durif *et al.*, 2013). Peale selle on oluline välja uurida kuidas angerjas „teab“ kuidas Läänemerest välja pääseda – kas see toimub tänu teadmistele, mis on omandatud esimese rände jooksul või toimub eelnevast kogemusest mitte-sõltuv geneetiline taustaga navigeerimine ja/või orienteerumine. Juhul kui rändangerjale on olulised varasemad teadmised rändeteede kohta, siis asustatud angerjad, ei pruugi leida teed Läänemerest välja. Sellisele järeldusele jõudis Westin (1990) oma

uurimuses kasutades taaspüügi meetodid. Gotlandilt rännet alustanud angerjad ujusid Läänemerest väljumise kohast mööda, rändavaid isendeid püüti rändehooaja liiga hilises etapis või isegi koguni 4 aastat pärast esmakordset rände alustamist (Westin, 1990). Vastukaaluks Westini uurimusele näitasid Prigge jt. (2013), et asustatud angerjad on võimelised väljuma Läänemerest, kuid nad on aeglasemad kui looduslikud angerjad. See võib tuleneda sellest, et neil puudub varasem teekonna läbimise kogemus, millest tulenevalt on neil raskusi Taani väinade ülesleidmisega ning see põhjustab rändes viivitusi (Prigge *et al.*, 2013). Westerberg jt. (2014) leidsid raadiotelemeetriat kasutades, et asustatud angerjad ei erine looduslikest angerjatest ei rändekiiruse ega -trajektoori poolest ning on võimelised kudemisrännet ette võtma samaväärselt looduslike isenditega. Kuna puuduvad teadmised, kui palju asustatud isendid kudemisedukusse panustavad on välja pakutud, et kõik asustatud isendid tuleb märgistada, et eristada neid looduslikest isenditest (Report..., 2014). Rootsis ja Soomes märgistatakse asustatud angerjaid juba 2009.aastast (Wickström *et al.*, 2013). Ka Eestis astutakse esimese samme asustatud angerjate märgistamise suunas (Järvalt *et al.*, 2016).

2.4.3 Angerja majandamine

Seoses euroopa angerja arvukuse drastilise langusega võttis Euroopa komisjon 2007.aastal vastu otsuse, mille kohaselt peavad kõik liikmesriigid, kelle vetes leidub euroopa angerjat, vastu võtma Angerja majandamiskava (Ingl. *Eel Management Plan*). Kava kohaselt on liikmesriikidel kohustus „tagada, et merre jõuaks kudema 40% täiskasvanud angerja biomassist, võrreldes parima prognoosiga merre kudema jõudmise taseme kohta oludes, kui varusid ei oleks mõjutanud inimtegevus“. Euroopa Liidu regulatsioon ei reguleeri täpselt, mis meetodeid kasutades tuleb kavas ettenähtud eesmärgid saavutada. Angerjaid mõjutavad mitmed erinevad negatiivsed tegurid, mistõttu tuleb nende mõju vähendamiseks tegeleda teguri spetsiifilisusest tulenevalt (Council..., 2007). Sellest tulenevalt majandatakse euroopa angerjat riigiti erinevalt. Riigiti on paika pandud alamõõdud, kehtestatud püügikeelde või –piiranguid jne. Eestis piirab angerja püüki angerja suurus. Angerja alammõõt (ninamiku tipus sabauime lõpuni) merre suubuvates jõgedes on 35 cm, Võrtsjärves, Pepisi ja Pihkva järves 55cm ning teistes siseveekogudes 50 cm.

Euroopa komisjon hindab angerja majandamiskava täitmist iga kolme aasta järel. Angerja pikast elutsüklist tulenevalt esinevad vastuvõetud meetmete tulemused olulise ajalise

nihkega, ning liigi panmiktilisest elustrateegiast tulenevalt on raske hinnata kuidas erinevate angerja majandamiskavade meetmed panustavad järgmise põlvkonna edukusse ning liigi säilimisse. Euroopa komisjoni poolt 2014.aastal avaldatud angerja majandamiskava täitmise aruande põhjal suutsid saavutada majandamiskava eesmärgiks määratud biomassi 81st majandamiskavast 17. Komisjon on kritiseerinud ka angerja asustamise süsteemi, kuna ei olda kindlad, kas ettenähtud hulk klaasangerjaid asustatakse vastavalt kavas ettenähtud korrale. Euroopa komisjon on välja toonud, et euroopa angerja kriitilisest olukorrast tulenevalt on liigi majandamisel vajalik rakendada ettevaatusprintsipi, seni kuni puuduvad tõendid varude seisundi paranemise kohta (Report..., 2014). ICES ning mitmed teadlased, on välja toonud, et angerjamajandamise kava peaks arvesse võtma ka kudejate kvaliteeti ning seda eelkõige asustamispoliitika kujundamisel. Looduskaitsetel eesmärkidel angerja asustamine tugevalt saastunud või kõrge parasiidi arvukusega veekogudesse asustamine ei tasu end ära, kuna need isendid ei ole suure tõenäosusega võimelised panustama kudemisedukusse. ICES on väljatoonud, et saavutada Euroopa Komisjoni poolt sätestatud biomassi nõuet on vajalik kõik rändangerjat negatiivselt mõjutavad tegurid viia miinimumi, alates tema püüdmisest kuni turbiinides hukkumiseni (ICES, 2016).

Eesti on jaotunud kolmeks vesikonnaks, millest kaks on looduslikud angerja elupaigad. Euroopa komisjon on hinnanud, et mõlema vesikonna majandamiskavad täidavad majandamiskavas sätestatud eesmäärke. Narva jõe vesikonna angerjate suurimaks takistuseks on pääseda allavoolu Narva Hüdroelektrijaamast. Järvalti jt, (2010) poolt läbiviidud telemeetria uuringus leiti, et seitsmest jälgitud angerjast 4 läbisid hüdroelektrijaama turbiine edukalt, teiste kohta andmed puuduvad.

Järeldused

Euroopa angerjas on keerulise elutsükliga pikaealine kalaliik, kes koeb Sargasso meres. Mitmeetapiline elutsükkel ja pikad ränded muudavad euroopa angerja eriti tundlikuks erinevate inimtekkeliste ning looduslike negatiivsete tegurite suhtes (Tesch, 2003). Arvukust negatiivselt mõjutavad tegurid võib jagada kaheks: kontinentaalsed ning ookeanilised tegurid. Kontinentaalset elufaasi mõjutavad eelkõige rändetakistused vooluveekogudel (nii üles kui ka allavoolu rändel), ülepüük, veekogude kvaliteet ja ujupõieparasiit *Anguillicoloides crassus*. Ookeanilist elufaasi ohustavad eelkõige kliima soojenemisest tingitud muutused, mis mõjutavad vastsete toitumistingimusi ning rändetrajektoore (ICES, 2016; Kangur *et al.*, 2010; Friedland *et al.*, 2007).

Angerjas on fakultatiivselt katadroomne kalaliik, kes võib elada nii mage- kui ka merevees. Evolutsiooniliselt on pigem tegemist mageveeliigiga. Sobiva elupaiga otsingul loobub siiski osa populatsioonist magevette suundumisest ning asustab riimveelisi rannikualasid (Marohn *et al.*, 2013). Hiljutised angerja otoliitide mikrokeemilised uuringud on näidanud ka, et suur osa eesti rannikumere angerjaid ei siirdu magevette (TÜ EMI, avaldamata andmed). Seega mõjutavad rändetakistused ainult osa populatsioonist. Sellest tulenevalt võib küsida, kui oluline on tagada angerjatele pääs mageveekogudesse oludes, kus nad saavad edukalt elada ka rannikualadel. Mitmed uurimused on muuhulgas näidanud, et angerjate kasvukiirus on rannikualadel suurem kui mageveekogudes ja ujupõie parasiidiga nakatumine väiksem (Tesch, 2003; Marohn *et al.*, 2013). Sellest hoolimata näitasid MacNamara jt. (2016), et absoluutne viljakus on emastel, kes asustavad mageveekogusid, suurem kui rannikuala isenditel. Enamasti asustavadki kaugemaid mageveealasid eelkõige emased, kelle elustrateegia eesmärk on maksimeerida rasvavarusid enne kuderände ettevõtmist (Vollestad, 1992) See on oluline, kuna vastsete ellujäämistõenäosus suureneb ootsüütidesse suunatud rasvavaru hulgaga. Instinktiivselt rändavad klaasangerjad siiski magevee suunas ning ei ole nii täpselt teada, mis põhjusel osad siiski rände pooleli jätavad. Näiteks Edeline jt. (2006) leidsid, et rannikualasid asustavad pigem need klaasangerjad, kelle konditsioon on madal, ning energia kokkuhoiu eesmärgil katkestatakse ränne ülesvoolu. Seega võib oletada, et rannikualade asustamine on pigem vastus enda madalale konditsioonile, (Edelin *et al.*, 2006) mitte indikaator rannikualade või mageveekogu elupaikade kvaliteedist.

Erinevalt liikumisest allavoolu, ei põhjusta rändetakistused üldjuhul ülesvoolu liikuvate angerjate hukkumist, kuid takistavad angerjate jõudmist sobivatesse magevee elupaikadesse. See takistab angerjate hajumist ning põhjustab suurt asustustihedust, mis tingib omakorda intensiivse liigisisese konkurentsi ning suurenenud suremuse (Vollestad ja Jonsson, 1988). Ka angerjate sugude väljakujunemine on oletatavalt seotud asustustihedusega. Suur asustustihedus on seotud isaste ning väike asustustihedus emaste angerjate väljakujunemisega (Tesch, 2003). Eelnevast tulenevalt võib angerjate suur asustustihedus rändetakistustest allavoolu vähendada emaste angerjate produktsiooni ning isaste angerjate osakaalu suurenemist populatsioonis. Seega on oluline tagada angerjate vaba liikumine vooluveekogudel. Kõige levinum viis selle saavutamiseks on angerjale sobilike kalapääsude rajamine. Angerjate heast ronimisoskusest tulenevalt on sobilike kalapääsude rajamine võrreldes teiste kalapääsudega küllaltki odav (Tesch, 2003). Ülesvoolu pääsude rajamisel on aga oluline, et oleks tagatud ka pääs uuesti alla. Angerja jätkusuutliku majandamise seisukohast kaotavad angerja ülesvoolu pääsemist võimaldavad kalapääsud oma eesmärgi kui ei ole tagatud ka angerjate ohutu ränne allavoolu.

Allarändel ohustab angerjaid eelkõige hukkumine hüdroelektrijaama turbiinides (Calles *et al.*, 2010) Tihti on ühel jõel mitu hüdroelektrijaama, seega kogu jõe läbimisel võivad ka väiksemat suremust põhjustavad hüdroelektrijaamad kokkuvõttes populatsiooni arvukusele ulatuslikku negatiivset mõju avaldada. Ka turbiinide ees olevad võred, mille üheks eesmärgiks peaks olema kalade turbiinidest eemale hoidmine ning seeläbi nende suremuse vähendamine, võivad ikkagi põhjustada angerjate hukkumist (Behrmann-Godel ja Eckman, 2003). Samas ei vähenda ka laiemate võrede kasutamine angerjate suremust, kuna sel juhul võivad angerjad hukkuda hüdroelektrijaama turbiinides.

Vähendamaks angerjate suremust hüdroelektrijaamades on vajalik rajada angerjale sobilikke kalapääse. Erinevalt lõhilastest, kasutavad angerjad eelkõige põhjalähedasi kalapääse. (Calles *et al.*, 2010). Teine variant on turbiinide töö peatamine rände tipp-hooajaks; sobivate keskkonnatingimuste esinemisel võib rände tipp-hooaeg toimuda lühikeses ajavahemikus (Winter *et al.*, 2006). Kuigi rände hooaja algus võib aastati varieeruda on keskkonnategurite jälgimisel rände algust võimalik ka ette ennustada. Eestis on vajalik tagada angerjate pääsemine läbi Narva hüdroelektrijaama. Kuid kuna hüdroelektrijaam kuulub Venemaale on vajalike mehhanismide kasutusele võtmine

raskendatud. Üks võimalus oleks kalapääsu rajamine Eesti poolsele kaldale. Kuid kuna angerjad järgivad enamasti dominantset veevoolu, on eelnevalt vajalik välja selgitada angerjate rändetrajektoor hüdroelektrijaama vahetuse läheduses, et hinnata sellise kalapääsu mõttekust.

Eestis on uuritud angerjate merre pääsemist läbi Narva hüdroelektrijaama turbiinide, mille põhjal järeldati, et enamus angerjaid pääseb allavoolu (Järvalt *et al.*, 2010). Eelnevalt mainitud uurimuses tehti järeldused seitsme telemeetriliselt jälgitud angerja põhjal. Käesoleva töö autor arvab, et seitse angerjat ei ole piisav valim uuringuks, mille põhjal tehtud järeldusi kasutatakse riiklike ning rahvusvahelise tähtsusega otsuste tegemisel. Näiteks toetab angerja asustamist Ida-Eesti vesikonna veekogudesse Euroopa Kalandusfond, kuna eelnev uuring tõestab, et piisav hulk angerjaid pääseb merre, et võtta ette kuderänne (Järvalt *et al.*, 2016). Lisaks viidi 2011.aastal sisse muudatus Keskkonnatasude seaduses, mille kohaselt vähendati kalurite kanda jäävat püügitasu 30%-le (KeTs, 2012). Lisaks ei toeta Järvalt jt. (2010) tulemusi Eesti Mereinstituudis hiljuti läbi viidud uurimus, mis näitas, et Eesti rannikumeres on väga vähe asustatud rändangerjaid ning needki on Soome või Rootsi päritolu (TÜ EMI, avaldamata andmed). Seega kuhu kaovad Eesti järvedesse asustatud angerjad? Üks võimalus on, et püügisurve angerjatele on mageveekogudes nii kõrge, et väga väike osa isenditest üldse saavutab rändeküpsuse. Teine võimalus on, et enamus rännet alustavatest isenditest hukuvad Narva hüdroelektrijaama turbiinides või hiljem turbiinide läbimisest saadud vigastustesse. Euroopa Liidu regulatsioonist tuleneb kohustus tagada vähemalt 40% rändangerjate jõudmine merre (Council..., 2007). Praeguseni läbiviidud uurimuste põhjal ei saa kindlalt väita, et Eesti on Euroopa Komisjoni poolt sätestatud eesmärgi täitnud. Sellest tulenevalt on vajalik läbi viia lisauurimusi Narva hüdroelektrijaama läbivate rändangerjate merre jõudmise tõenäosuse kohta. Juhul kui usaldusväärsemate tulemuste põhjal järeldatakse, et Ida-Eesti vesikonna angerjad ei pääse Euroopa Liidu regulatsioonis ettenähtud mahus merre, on vajalik ümber korraldada praegune asustamispoliitika või võtta kasutusele meetmed, mis võimaldaksid hõbeangerjate liikumist läbi Narva hüdroelektrijaama parandada. Teisalt jällegi on konkreetsel probleemil ka teine, sotsiaalmajanduslik, pool. Nimelt sõltuvad paljud Võrtsjärve kalurid majanduslikult suuresti angerjapüügist ja asustamise lõpetamine teeks lõpu ka Võrtsjärve angerjapüügile. Seega probleemide ring on lai ja vajab kindlasti suuremat tähelepanu.

Angerjate praegust asustamise korda on kritiseerinud ka Euroopa Komisjon, kuna puudub süsteem, et kontrollida, kas angerjate asustamine toimub looduskaitsetel eesmärkide, nagu seda nõuab Euroopa Liidu regulatsioon (Council..., 2007; Report..., 2014). Eesti näitel tuleb kriitika põhjendatus hästi esile. Lisaks rändetakitustele ohustab Ida-Eesti vesikonda asustatud angerjad ujupõie parasiit *A. crassus*. Eestis asustatakse angerjaid peale Võrtsjärve ka väiksematesse järvedesse, sealhulgas Saadjärve ning Kaijärve, mis on kõige suurema nakatumisintensiivsusega veekogud Eestis. Saadjärves oli nakatunud 100% ja Kaijärves 89% (Kangur *et al.*, 2010). *A. crassus* võib kahjustada angerja ujupõit selliselt, et ujupõie tavapärase funktsioneerimine on häiritud (Würtz *et al.*, 2000). Kahjustatud ujupõiega isenditel võib tagasirändel Sargasso merre olla häiritud vertikaalrännete sooritamine (Würtz *et al.*, 2000), mistõttu ei ole angerjad võimelised lõpetama kuderännet. Angerja arvukuse kriitilisest olukorrast tulenevalt on äärmiselt oluline tagada, et asustatud angerjad oleksid võimelised panustama järgmisesse põlvkonda. Seega tuleb lõpetada angerjate asustamine veekogudes, mis ei suuda toota rändangerjaid, kes oleksid võimelised ette võtma kuderännet. Kuna *A. crassuse* nakatumismäär rannikualadel on madalam ning puuduvad rändetakitused, tasuks kaaluda ka angerjate asustamist rannikualadele.

Kudejate konditsiooni võib negatiivselt mõjutada kasvufaasiks kasutatud veekogude kvaliteedinäitajad. Olenevalt piirkonnast võivad Euroopa veekogud olla tugevalt saastunud erinevate kahjulike ainetega. Euroopa angerjas on eriti mõjutatud erinevate saasteainete lipofiilsetest omadustest kuna on bentofaagse eluviisiga ning väga suure rasvasisaldusega liik (Baptista *et al.*, 2013). Pikaajase saastatusega kokkupuutel esineb angerjatel kasvajaid või muid patoloogiaid erinevates organites (Freese *et al.*, 2015). Saastatuse peamine negatiivne mõju laieneb angerja kudemisrändele. Saasteained võivad olla põhjuseks, miks on pidurdunud rasvavaru ladestumine või kiirenenud selle tarbimine, millest tulenevalt ei pruugi hõbeangerjatel olla piisavalt rasvavaru, et lõpetada kuderänne Sargasso merre (Pierron *et al.*, 2007).

Sargasso meres pole suudetud identifitseerida angerjate täpset kudemisala, mille tõttu on väga raske hinnata, kui suures ulatuses ujupõieparasiit ning veekogu kvaliteet tegelikkuses kudejate kvaliteeti ning seeläbi liigi arvukust mõjutavad. Hinnang rasvaprotsendile, mis on vajalik rändeks Sargasso merre, on saadud läbi laborikatsete (Thillart *et al.*, 2004). Laborikatseted aga ei pruugi peegeldada tegelikku olukorda, kuna

puuduvad keskkonnategurid, mis muidu rändel angerjaid mõjutaksid. Lisaks ei osata neid tegureid hetkel kindlalt identifitseerida. Peale selle ei arvesta laborikatsed ööpäevaste vertikaalrännetega, mis praeguste teadmiste kohaselt on oluline osa hõbeangerja rändest. Sellest võib oletada, et angerjatele vajalik energiavaru on suurem kui praegu arvatakse, kuna vertikaalrännete ettevõtmine pikendab rändetrajektoori. Sellises olukorras on oletatavalt kudejate kvaliteeti mõjutavate tegurite ulatuslikkus oluliselt suurem. Samas on ka teada, et angerjad on väga osavad energiavarude optimeerijad (Tesch, 2003) ning isegi vertikaalrännete ettevõtmine ei pruugi oluliselt suurendada rändeks vajaminevat energiavaru hulka. Seega praeguste teadmiste juures võib siiski arvata, et kõige usaldusväärsem pakkumine energiavarust, mis on vajalik kuderändeks Sargasso merre on 20% ning isendid, kellel on sellest väiksem rasvavaru ei ole võimelised kuderännet lõpetama.

Angerja ränne Sargasso merre vajab kindlasti lisauuringute läbiviimist. Viimastel aastakümnetel on õnnestunud osaliselt jälgida rändangerjate tagasirännet Sargasso merre, mis on andnud ka palju uut informatsiooni (Aarestrup *et al.*, 2009). Seega võib loota, et lähiaastatel õnnestub jälgida hõbeangerja rännet kogu ulatuses ning selle põhjal leida ka angerjate täpsed kudemisalad. Kudemisala leidmine on liigi arvukuse seisukohast äärmiselt pragmaatilise tähtsusega. Esiteks aitaks see oluliselt paremini hinnata kudejate kvaliteeti mõjutavate tegurite ulatuslikkust ning identifitseerides need looduslikud tegurid, mis eelkõige mõjutavad angerjate kudemist, aitaks oluliselt kaasa angerjate tehistingimustes paljundamisele ning loodetavasti seeläbi ka liigi jätkamisele.

Sarnaselt kudejate kvaliteedile, on raske hinnata ka kliimamuutuste mõju angerjale ning ta arvukusele. Teadusele on endiselt teadmata angerja kudemisalade asukoht; trajektoor, mida leptotsefaalid rändel Euroopa mandrilavani kasutavad ning see kui suures ulatuses erinevad keskkonnategurid leptotsefaale mõjutavad (Bonhommeau *et al.*, 2009). Seos NAO-indeksi ning klaasangerjate tootmise vahel on ilmne, kuid see, kuidas NAO-st tingitud keskkonnategurid angerjat mõjutavad tekitab teadlaste seas endiselt küsimusi. Praegused oletused kliima mõjust leptotsefaalidele tulenevad kaudsete parameetrite rakendamise ning kõik järeldused on oletuslikud. Kaudsete parameetrite põhjal võib väita, et Sargasso meres on vähenenud primaarproduktioon, millest tulenevalt ei pruugi vastsetel piisavalt toitu olla (Bonhommeau *et al.*, 2008). Lisaks esineb muutusi hüdrograafilistes frontides, mis võivad olla põhjuseks, et hõbeangerjad ei leia sobilike

kudemisalasid üles või vastsed jäävad Sargasso mere hoovustesse lõksu (Friedland *et al.*, 2007). Kui oletused kliimamuutuse mõjust osutuvad nii ulatuslikuks kui eelnevad teadlased on oletanud võib angerjate arvukuse languse üks oluline põhjus tuleneda just ookeani keskkonnategurite muutustest. Samas tuleb silmas pidada, et eelnevad oletused ei ole angerjate peal otseselt tõestust leidnud ning nende ulatuslikkus põhineb spekulatsioonil. Kokkuvõttes võib oletada, et angerja arvukuse langusel ei ole üks konkreetne põhjus, vaid arvukust mõjutab erinevate negatiivsete tegurite koosmõju ning angerja keerulisest elutsüklist tulenevalt on nende tegurite ulatuslikkus teadusele endiselt teadmata. Kõike eelnevat arvesse võttes on äärmiselt oluline angerja jätkusuutlik majandamine. Euroopa angerja puhul tuleb väga selgelt esile looduskaitse ja majanduslike väärtuste vastandlikkus. Euroopa angerjas on IUCNi punases nimestikus märgitud kui globaalselt kriitiliselt ohustatud liik, kelle arvukus on alates 1980-ndatest aastatest langenud üle 90% (ICES, 2016; internet 1) Suurest majanduslikust väärtusest tulenevalt on liigi kõik kontinentaalsed elufaasid endiselt tugeva püügisurve all. Rahvusvaheline Mereuurimise Nõukogu ja paljud teadlased on aastaid soovitanud, et angerjale osaks saav antropogeenne surve tuleks viia miinimumi, kuna liigiarvukus on allpool bioloogiliselt jätkusuutliku taset (ICES, 2015). Siiaamaani ei ole seda tehtud. Euroopa Komisjon võttis 2007.aastal vastu regulatsiooni, mis kohustab liikmesriike koostama angerja majandamiskavasid angerja jätkusuutlikuma majandamise eesmärgil (Council..., 2007). Angerja keerulisest ja pikast elutsüklist tulenevalt ei saa veel väita, kas vastuvõetud meetmed on aidanud kaasa angerja olukorra paranemisele (Report..., 2014). Kuid seniks kuni puuduvad tõendeid arvukuse paranemisest, on vajalik rakendada ettevaatusprintsipi ning kõik antropogeensed tegurid viia miinimumi. See tähendab, et tuleb ajutiselt keelustada angerja püük kogu areaali ulatuses, et võimaldada varudel taastuda. Alles pärast liigi arvukuse tõusu ning jätkusuutliku taseme saavutamist võib uuesti rääkida kasutusele võetud meetmete leevendamisest. Kohalikul tasemel angerja arvukuse kunstlik hoidmine liigi jätkusuutlikkuse arvelt on pikas perspektiivis negatiivne nii kalurkonnale kui ka angerjale. Oluline on jätkata angerja uurimist ning riikide vahelist koostööd. Liigi säilimise seisukohalt on äärmiselt oluline, et kõik riigid, kelle vetes euroopa angerjas elab, panustaksid liigi jätkusuutlikku majandamisesse ning liigikaitse.

Kokkuvõte

Euroopa angerjas on keerulise elutsükliga liik, kes käib kudemas Atlandi ookeanis Sargasso meres, kuid suurema osa oma elust veedab Euroopa mandriosa rannikualal või siseveekogudes. Pärast kontinentaalset kasvufaasi võetakse uuesti ette ränne Sargasso merre, kus toimub kudemine. Euroopa angerjas on kriitiliselt ohustatud liik, kelle arvukus on alates 1970-ndate aastate lõpust langenud 92-99%. Käesoleva töö eesmärgiks oli analüüsida erinevaid euroopa angerja arvukust negatiivselt mõjutavaid tegureid ning nende ulatuslikkust. Lisaks analüüsiti Eesti rolli angerja jätkusuulikul majandamisel ning anti soovitusi arvukust parandavate meetodite kasutusele võtmiseks.

Euroopa angerja arvukus mõjutavad negatiivselt nii looduslikud kui ka inimtekkelised tegurid. Kontinentaalset elufaasi mõjutavad vooluveekogude rändetakistused (nii üles kui alla rändel), veekogude kvaliteet, ujupõieparasiit ning ülepüük. Ülesrändel põhjustavad rändetakistused viivitusi ning suurenenud angerjate asustustihedust takistustest allavoolu, mis tingib omakorda intensiivse liigisisese konkurentsi ning suurenenud suremuse. Rändel mageveest merre põhjustavad hüdroelektrijaama turbiinid ning nende ees olevad võred olulist suremust. Veekogude madal kvaliteet ning ujupõieparasiit *A. crassus* võivad olla põhjuseks rändangerjate langenud kvaliteedile, mistõttu ei ole nad võimelised lõpetama kuderännet. Ookeanilist elufaasi mõjutab kõige enam kliimamuutustest tingitud muutused ookeanitingimustes, mis mõjutavad eelkõige vastsete toidubaasi ning rändetrajektoori Sargasso merest Euroopa mandrilavani. Kuna looduslikult ei ole angerjate kudemist jälgitud, on mitmete tegurite täielikku mõju ulatust angerja arvukusele raske hinnata.

Angerja arvukuse taastamisel on väga oluline varude jätkusuutlik majandamine. Euroopa angerjat negatiivselt mõjuvad inimtekkelised tegurid tuleb viia miinimumi. Angerjatele on oluline tagada ligipääs magevee elupaikadesse ning vähendada allarändel suremust hüdroelektrijaama turbiinides. Euroopa angerja arvukuse kriitilisest seisust tulenevalt on vajalik ajutiselt keelustada angerja püük, et anda varudele võimalus taastumiseks. Asustamine peab toimuma looduskaitse eesmärgil. See tähendab, et peab olema tagatud angerjate ohutu pääsemine merre. Lisaks on oluline jälgida kudejate kvaliteeti mõjutavaid tegureid: veekogukvaliteeti ning ujupõie parasiit nakatumise tõenäosust. Eestis on oluline üle vaadata asustamispoliitika, kuna hetkel ei saa kindlalt väita, et asustamine toimub looduskaitse eesmärkidel. Selleks on vaja läbi viia lisauuringuid,

mis võimaldaksid anda parema hinnangu Ida-Eesti vesikonda asustatud angerjate merre pääsemise kohta. Euroopa angerja arvukuse kriitilisest olukorrast ning liigi panmiktilisest elustrateegiast tulenevalt on äärmiselt oluline, et kõik riigid, kelle vetes leidub euroopa angerjat töötaksid koos taastamaka euroopa angerja arvukus ning vältimaks liigi väljasuremist.

Summary

Reasons for the decline of the European eel

Life cycle of the European eel is complicated. The species' spawning area is located in the Atlantic Ocean in the Sargasso Sea. Eels spend most of their life cycle in the coastal or inland waters of the continental Europe. After continental life phase eels undertake long migrations back to Sargasso Sea to spawn. European eel is listed as critically endangered by IUCN. The species abundance has declined 92-99% from 1980's. The objective of this thesis was to analyse different negative factors that influence European eel and its abundance. In addition the role of Estonia in international management of the European eel was analysed and assessed in the context of sustainable management.

European eel is influenced by different negative anthropogenic and natural factors. Continental life is impaired by migration obstructions (migrating up and down the river), water quality, swimbladder parasite and overfishing. Migration barriers for ascending eel are the cause of delays and increased density-dependent mortality just below migration barriers. Hydropower plants are the main cause of mortality during downstream migration. The quality of the spawners is influenced by swimbladder parasite and low water quality. Decreased quality of migrating silver eels is the reason why eels do not finish spawning migration. Oceanic life is negatively influenced by changes in food webs and migration routes resulting from climate change. Since spawning has never been directly observed, the magnitude of different factors influencing the specie's abundance is unknown.

Sustainable stock management is essential to ensure stock recovery. To increase recruitment of the European eel it is necessary to minimize all anthropogenic negative factors. It is essential to install fish passes or stop turbines during silver eel peak migration season to decrease silver eel mortality during downstream migration. Since production of European eel is at a critical state it is necessary to temporarily close all European eel fisheries to allow the stock to recover. Waterbodies used for stocking must be carefully chosen to ensure stock enhancement. Eels stocked to freshwater must have free connection with the sea. In addition parameters influencing spawner quality - water quality, swimbladder parasite infection intensity - must be monitored. In Estonia stocking policies must be reviewed, because it is uncertain if the stocking measures applied are for

conservational reasons. Additional research on migration success of migrating eels from East-Estonian basin is necessary. Due to species low abundance and panmictic life strategy cooperation between countries is essential to ensure stock recovery and avoid species extinction.

Tänuavaldused

Käesoleva bakalaureusetöö autor tänab eelkõige oma juhendajat, Mehis Rohtlat, kelle toetus, sisulised kommentaarid ja nõuanded olid väga suureks abiks töö valmimisel. Lisaks soovib töö autor tänada Marika Danilsoni ning Sandra Poksi keeleliste korrektuuride eest.

Kasutatud kirjandus

- Aarestrup, K., Økland, F., Hansen, M. M., Righton, D., Gargan, P., Castonguay, M., Bernatchez, L., Howey, P., Sparholt, H., Pedersen, M.I. ja McKinley, R.S. (2009) Oceanic spawning migration of the European eel (*Anguilla anguilla*). *Science*, 325: 1660-1660.
- Aarestrup, K., Thorstad, E.,B., Koed, A., Svendsen, J.,C., Jepsen, N., Pedersen, M.,I. ja Økland, F., (2010) Survival and progression rates of large European silver eel *Anguilla anguilla* in late freshwater and early marine phases. *Aquatic Biology*, 9: 263-270.
- Aranburu, A., Díaz, E. ja Briand, C. (2016) Glass eel recruitment and exploitation in a South European estuary (Oria, Bay of Biscay). *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 73:111-121.
- Ashworth, S.T. ja Kennedy, C.R. (1999) Density-dependent effects on *Anguillicola crassus* (Nematoda) within its European eel definitive host. *Parasitology*, 118: 289-296.
- Baptista, J., Pato, P., Pereira, E., Duarte, A.C. ja Pardal, M.A. (2013) PCBs in the fish assemblage of a southern European estuary. *Journal of sea research*, 76:22-30.
- Barry, J., Newton, M., Dodd, J.A., Lucas, M.C., Boylan, P. ja Adams, C.E. (2015) Freshwater and coastal migration patterns in the silver-stage eel *Anguilla anguilla*. *Journal of fish biology*, 88: 676-689
- Barse A.M., McGuire S.A., Vinos M.A., Eierman L.E. ja Weeder J.A. (2001) The swimbladder nematode *anguillicola crassus* in american eels (*anguilla rostrata*) from middle and upper regions of chesapeake bay. *Journal of Parasitology*, 87: 1366-1370
- Behrmann-Godel J. ja Eckmann R. (2003) A preliminary telemetry study of the migration of silver European eel (*Anguilla anguilla* L.) in the River Mosel, Germany. *Ecology of Freshwater Fish*, 12: 196-202.

- Boëtius I. ja Boëtius J. (1985) Lipid and protein content in *Anguilla anguilla* during growth and starvation. *Dana*, 4: 1-17.
- Bonhommeau S., Martin C., Etienne R., Richard S. ja Olivier L.P. (2010) The duration of migration of Atlantic *Anguilla* larvae. *Fish and Fisheries* 11: 289-306.
- Bonhommeau, S., Chassot, E., Planque, B., Rivot, E., Knap, A. ja Le Pape, O. (2008) Impact of climate on eel populations of the Northern Hemisphere. *Marine Ecology Progress Series*, 373: 71-80.
- Bonhommeau, S., Le Pape, O., Gascuel, D., Blanke, B., Tréguier, A. M., Grima, N., Vermard, Y., Castonguay, M. ja Rivot, E. (2009) Estimates of the mortality and the duration of the trans-Atlantic migration of European eel *Anguilla anguilla* leptocephali using a particle tracking model. *Journal of Fish Biology*, 74: 1891-1914.
- Briand C., Fatin D., Fontenelle G. Ja Feunteun E. (2003) Estuarine and fluvial recruitment of the European glass eel, *Anguilla anguilla*, in an exploited Atlantic estuary. *Fisheries Management and Ecology*, 10: 377-384
- Bru, N., Prouzet, P. ja Lejeune, M. (2009) Daily and seasonal estimates of the recruitment and biomass of glass eels runs (*Anguilla anguilla*) and exploitation rates in the Adour open estuary (Southwestern France). *Aquatic Living Resources*, 22: 509-523.
- Buysse, D., Mouton, A.M., Stevens, M., den Neucker, T. ja Coeck, J. (2014) Mortality of European eel after downstream migration through two types of pumping stations. *Fisheries Management and Ecology*, 21:13-21.
- Cairns, D. K., Secor, D. A., Morrison, W. E. ja Hallett, J. A. (2009) Salinity-linked growth in anguillid eels and the paradox of temperate-zone catadromy. *Journal of Fish Biology*, 74: 2094-2114.
- Calles, O., Olsson, I. C., Comoglio, C., Kemp, P. S., Blunden, L., Schmitz, M. ja Greenberg, L. A. (2010) Size-dependent mortality of migratory silver eels at a

hydropower plant, and implications for escapement to the sea. *Freshwater Biology*, 55: 2167-2180.

Council Regulation (EC) No 1100/2007 of 18 September 2007 establishing measures for the recovery of the stock of European eel. (2007)

De Charleroy D., Grisez L., Thomas K., Belpaire C. ja Ollevier F. (1990) The life cycle of *Anguillicola crassus*. *Diseases of Aquatic Organisms*, 8: 77-84.

Durif, E. P., Gosset C., Rives J. ja Travade F. (2002) Behavioral Study of Downstream Migrating Eels by Radio-telemetry at a Small Hydroelectric Power Plant. *American Fisheries Society Symposium*, 33: 343-356.

Durif, C., Dufour, S. ja Elie, P. (2005) The silvering process of *Anguilla anguilla*: a new classification from the yellow resident to the silver migrating stage. *Journal of Fish Biology*, 66: 1025-1043.

Durif, C. M., Browman, H. I., Phillips, J. B., Skiftesvik, A. B., Vøllestad, L. A. ja Stockhausen, H.H. (2013) Magnetic compass orientation in the European eel. *PLoS One*, 8.

Durif, C. M., Gjøsæter, J. ja Vøllestad, L. A. (2011) Influence of oceanic factors on *Anguilla anguilla* (L.) over the twentieth century in coastal habitats of the Skagerrak, southern Norway. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278: 464-473.

Edeline, E., Lambert, P., Rigaud, C. ja Elie, P. (2006) Effects of body condition and water temperature on *Anguilla anguilla* glass eel migratory behavior. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 331: 217-225.

Edeline, E., Beaulaton, L., Le Barh, R. ja Elie, P. (2007) Dispersal in metamorphosing juvenile eel *Anguilla anguilla*. *Marine Ecology Progress Series*, 344: 213-218.

Eesti riikliku kalanduse andmekogumis programmi täitmine ja analüüs. 2015.

Töövõtulepingu nr 4-1.1/15/20-1 2015.a. vahearuanne. Tartu

- Fazio, G., Sasal, P., Mouahid, G., Lecomte-Finiger, R. ja Moné, H. (2012) Swim Bladder Nematodes (*Anguillicoloides crassus*) Disturb Silvering In European Eels (*Anguilla anguilla*). *Journal of Parasitology* 98: 695-705.
- Ferguson, J. W., Absolon, R. F., Carlson, T. J. ja Sandford, B. P. (2006) Evidence of delayed mortality on juvenile Pacific salmon passing through turbines at Columbia River dams. *Transactions of the American Fisheries Society*, 135: 139-150.
- Ferguson, J.W., Ploskey, G.R., Leonardsson, K., Zabel, R.W., ja Lundqvist, H. (2008). Combining turbine blade-strike and life cycle models to assess mitigation strategies for fish passing dams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65: 1568-1585.
- Feunteun, E., Acou, A., Guillouët, J., Laffaille, P. ja Legault, A. (1998) Spatial distribution of an eel population (*Anguilla anguilla* L.) in a small coastal catchment of northern Brittany (France). Consequences of hydraulic works. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 349: 129-139.
- Freese, M., Sühling, R., Pohlmann, J.D., Wolschke, H., Magath, V., Ebinghaus, R. ja Hanel, R. (2015) A question of origin: dioxin-like PCBs and their relevance in stock management of European eels. *Ecotoxicology*, 25: 41-55
- Friedland, K.,D., Miller, M.,J. ja Knights, B. (2007) Oceanic changes in the Sargasso Sea and declines in recruitment of the European eel. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 64: 19-530.
- Gosset, C., Travade, F., Durif, C., Rives, J. ja Elie, P. (2005) Tests of two types of bypass for downstream migration of eels at a small hydroelectric power plant. *River Research and Applications*, 21: 1095-1105.
- Gregg, W.,W., Conkright, M.,E., Ginoux, P., O'Reilly, J.,E. ja Casey, N.,W. (2003) Ocean primary production and climate: Global decadal changes. *Geophysical Research Letters*, 30: 1809.

- Gross, M.,R., Coleman, R.,M. ja McDowall, R.,M. (1988) Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration. *Science(Washington)*, 239: 1291-1293.
- Höglund, J., Andersson, J., Wickström, H. ja Reizenstein, M. (1992) The distribution of *Anguillicola* in Sweden and its association with thermal discharge areas. *Irish Fisheries Investigations: Series A* .
- ICES. (2016) Report of the Joint EIFAAC/ICES/GFCM Working Group on Eel (WGEEL), 24 November–2 December 2015, Antalya, Turkey. ICES CM 2015/ACOM:18. 130 pp
- ICES. (2012) Report of the Joint EIFAAC/ICES Working Group on Eels (WGEEL), 3–9 September 2012, Copenhagen, Denmark. ICES CM 2012/ACOM:18. 824 pp.
- ICES. (2006) Report of the joint EIFAC/ICES Working Group on Eels (WGEEL), 23-27 January 2006, Rome, Italy. ICES CM 2006/AFCM: 16. 828 pp.
- ICES. (2013) Report of the Joint EIFAAC/ICES Working Group on Eels (WGEEL), 18–22 March 2013 in Sukarietta, Spain, 4–10 September 2013 in Copenhagen, Denmark. ICES CM 2013/ACOM:18. 851 pp.
- IPCC. (2014) Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.
- Jansen, H.,M., Winter, H.,V, Bruijs, M.,C. ja Polman, H.J. (2007) Just go with the flow? Route selection and mortality during downstream migration of silver eels in relation to river discharge. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 64: 1437-1443.
- Jessop, B., M. (2000) Estimates of population size and instream mortality rate of American eel elvers in a Nova Scotia river. *Transactions of the American Fisheries Society*, 129: 514-526.

- Järvalt, A., Kask, M., Krause, T., Palm, A. ja Tambets, M. (2010) Potential Downstream Escapement Of European Eel From L. Peipsi Basin (Estonia-Russia).
- Järvalt, A., Bernotas, P. ja Silm, M. (2016) Aruanne: Võrtsjärve kalavarude seisund ja Eesti angerjamajandamiskava täitmise analüüs.
- Kangur, A. (1994) Uus liik Võrtsjärve kalaparasitide hulgas. *Eesti loodus*, 6: 189
- Kangur, A., Kangur, P., Kangur, K., Järvalt, A. ja Haldna, M. (2010) *Anguillicoloides crassus* infection of European eel, *Anguilla anguilla* (L.), in inland waters of Estonia: history of introduction, prevalence and intensity. *Journal of Applied Ichthyology*, 26: 74-80.
- Kennedy, C., R. ja Fitch, D.,J. (1990) Colonization, larval survival and epidemiology of the nematode *Anguillicola crassus*, parasitic in the eel, *Anguilla anguilla*, in Britain. *Journal of Fish Biology* 36: 117-131.
- Keskkonnatasude seadus (KeTs). (2012) *Riigi teataja*.
- Kim, H., Kimura, S., Shinoda, A., Kitagawa, T., Sasai, Y. and Sasaki, H. (2007) Effect of El Niño on migration and larval transport of the Japanese eel (*Anguilla japonica*). *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 64(7), pp.1387-1395.
- Kirk, R. (2003) The impact of *Anguillicola crassus* on European eels. *Fisheries Management and Ecology* 10: 385-394.
- Kirk, R.,S., Morrith, D., Lewis, J.W. ja Kennedy, C.,R. (2002) The osmotic relationship of the swimbladder nematode *Anguillicola crassus* with seawater eels. *Parasitology*, 124: 339-347.
- Kirk, R.,S., Kennedy, C.,R. ja Lewis, J.,W. (2000) Effect of salinity on hatching, survival and infectivity of *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoidea) larvae. *Diseases of Aquatic Organisms*, 40: 211-218.

- Kleckner, R.,C. ja McCleave, J.,D. (1988) The northern limit of spawning by Atlantic eels (*Anguilla* spp.) in the Sargasso Sea in relation to thermal fronts and surface water masses. *Journal of Marine Research*, 46: 647-667.
- Knauer, G.,A., Hebel, D. ja Cipriano, F. (1982) Marine snow: major site of primary production in coastal waters. *Nature*, 300: 630-631.
- Knights, B. (2003) A review of the possible impacts of long-term oceanic and climate changes and fishing mortality on recruitment of anguillid eels of the Northern Hemisphere. *Science of The Total Environment*, 310: 237-244.
- Knopf, K. (2006) The swimbladder nematode *Anguillicola crassus* in the European eel *Anguilla anguilla* and the Japanese eel *Anguilla japonica*: differences in susceptibility and immunity between a recently colonized host and the original host. *Journal of Helminthology* 80: 129-136.
- Laffaille P, Caraguel J-M, Legault A. 2007. Temporal patterns in the upstream migration of European glass eels (*Anguilla anguilla*) at the Couesnon estuarine dam. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 73: 81-90.
- Laffaille, P., Acou, A., Guillou È.T.J. ja Legault, A. (2005) Temporal changes in European eel, *Anguilla anguilla*, stocks in a small catchment after installation of fish passes. *Fisheries Management and Ecology*, 12: 123-129
- Lefebvre, F., Contournet, P., Priour, F., Soulas, O. ja Crivelli, A.J., 2002. Spatial and temporal variation in *Anguillicola crassus* counts: results of a 4 year survey of eels in Mediterranean lagoons. *Diseases of aquatic organisms*, 50: 181-188.
- Lefebvre, F., Contournet, P. ja Crivelli, A.J (2002) The health state of the eel swimbladder as a measure of parasite pressure by *Anguillicola crassus*. *Parasitology*, 124: 457-463.
- Li, W., Arnott, S.A., Jones, K.M., Braicovich, P.E., de Buron, I., Wang, G. and Marcogliese, D.J. (2015) First Record of Paratenic Hosts of the Swimbladder Nematode *Anguillicola crassus* in North America. *Journal of Parasitology*, 101(5), pp.529-535.

- Macgregor, K., Oliver, I.W., Harris, L., Ridgway, I.M. (2010) Persistent organic pollutants (PCB, DDT, HCH, HCB & BDE) in eels (*Anguilla anguilla*) in Scotland: Current levels and temporal trends. *Environmental Pollution*, 158: 2402-2411.
- MacNamara, R., McCarthy, T.K., Wickström, H., Clevestam, P.D. (2016) Fecundity of silver-phase eels (*Anguilla anguilla*) from different habitat types and geographic locations. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 73: 135-141.
- Maes, G.E., Raeymaekers, J.A.M., Hellemans, B., Geeraerts, C., Parmentier, K., De Temmerman, L., Volckaert, F.A.M. ja Belpaire, C. (2013) Gene transcription reflects poor health status of resident European eel chronically exposed to environmental pollutants. *Aquatic Toxicology*, 126: 242-255.
- Marohn, L., Jakob, E. ja Hanel, R. (2013) Implications of facultative catadromy in *Anguilla anguilla*. Does individual migratory behaviour influence eel spawner quality?. *Journal of sea research*, 77: 100-106.
- Marohn, L., Prigge, E., Hanel, R. (2014) Escapement success of silver eels from a German river system is low compared to management-based estimates. *Freshwater Biology*, 59: 64-72.
- Matondo, B.N. ja Ovidio, M. (2016) Dynamics of upstream movements of the European eel *Anguilla anguilla* in an inland area of the River Meuse over the last 20 years. *Environmental Biology of Fishes*, 99: 223-235.
- McCleave, J.D., Kleckner, R.C. (1987) Distribution of Leptocephali of the Catadromous *Anguilla* Species in the Western Sargasso Sea in Relation to Water Circulation and Migration. *Bulletin of Marine Science*, 41: 789-806.
- Miller, M.J., Bonhommeau, S., Munk, P., Castonguay, M., Hanel, R. ja McCleave, J.D. (2015) A century of research on the larval distributions of the Atlantic eels: a re-examination of the data. *Biological Reviews*, 90: 1035-1064.

- Mouton, A.M., Stevens, M., Van den Neucker, T., Buysse, D. ja Coeck, J. (2011) Adjusted barrier management to improve glass eel migration at an estuarine barrier. *Marine Ecology Progress Series*, 439: 213-222
- Munk, P., Hansen, M.M., Maes, G.E., Nielsen, T.G., Castonguay, M., Riemann, L., Sparholt, H., Als, T.D., Aarestrup, K., Andersen, N.G. ja Bachler, M. (2010). Oceanic fronts in the Sargasso Sea control the early life and drift of Atlantic eels. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277: 3593-3599.
- Naismith, I.A. ja Knights, B. (1988) Migrations of elvers and juvenile European eels, *Anguilla anguilla* L., in the River Thames. *Journal of Fish Biology*, 33: 161-175.
- Ojaveer, E., Pihu, E., Saat, T. (2003) Fishes of Estonia: *Estonian Academy Pub*
- Palstra, A., van Ginneken, V., Murk, A. ja van den Thillart, G. (2006) Are dioxin-like contaminants responsible for the eel (*Anguilla anguilla*) drama? *Naturwissenschaften*, 93: 145.
- Palstra, A.P., Heppener, D.F.M., Van Ginneken, V.J.T., Székely, C. ja Van den Thillart, G.E.E.J.M. (2007) Swimming performance of silver eels is severely impaired by the swim-bladder parasite *Anguillicola crassus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 352: 244-256.
- Pedersen, M.I., Jepsen, N., Aarestrup, K., Koed, A., Pedersen, S. ja Økland, F. (2012) Loss of European silver eel passing a hydropower station. *Journal of Applied Ichthyology*, 28: 189-193.
- Pierron, F., Baudrimont, M., Gonzalez, P., Bourdineaud, J.P., Elie, P., Massabuau, J.C. (2007a) Common Pattern of Gene Expression in Response to Hypoxia or Cadmium in the Gills of the European Glass Eel (*Anguilla anguilla*). *Environmental Science & Technology*, 41: 3005-3011.
- Pierron, F., Baudrimont, M., Bossy, A., Bourdineaud, J.P., Brêthes, D., Elie, P., Massabuau, J.C. (2007b) Impairment of lipid storage by cadmium in the European eel (*Anguilla anguilla*). *Aquatic Toxicology*, 81: 304-311.

- Piper, A.T., Wright, R.M. ja Kemp, P.S. (2012) The influence of attraction flow on upstream passage of European eel (*Anguilla anguilla*) at intertidal barriers. *Ecological Engineering*, 44: 329-336.
- Piper, A.T., Manes, C., Siniscalchi, F., Marion, A., Wright, R.M. ja Kemp, P.S. (2015) Response of seaward-migrating European eel (*Anguilla anguilla*) to manipulated flow fields. *The Royal Society*, 282.
- Prigge, E., Marohn, L. ja Hanel, R. (2013) Tracking the migratory success of stocked European eels *Anguilla anguilla* in the Baltic Sea. *Journal of Fish Biology*, 82: 686-699.
- Report from the sommission to the council and the European Parliament: On the outcome of the implementation of the Eel Management Plans, including an evaluation of the measures concerning restocking and of the evolution of market prices for eels less than 12 cm in length. 2014.
- Ribeiro, C.O., Vollaire, Y., Sanchez-Chardi, A. ja Roche, H. (2005) Bioaccumulation and the effects of organochlorine pesticides, PAH and heavy metals in the Eel (*Anguilla anguilla*) at the Camargue Nature Reserve, France. *Aquatic Toxicology*, 74: 53-69.
- Riemann, L., Alfredsson, H., Hansen, M.M., Als, T.D., Nielsen, T.G., Munk, P., Aarestrup, K., Maes, G.E., Sparholt, H., Petersen, M.I. ja Bachler, M. (2010) Qualitative assessment of the diet of European eel larvae in the Sargasso Sea resolved by DNA barcoding. *Biology Letters*, 6: 819-822.
- Rolbiecki, L. (2008) New data on the biology of the introduced exotic nematode *Anguillicola crassus* Kuwahara, Niimi et Itagaki, 1974 in the eel *Anguilla anguilla* in Lake Wdzydze (Polish waters). *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 37: 37-48.
- Sapozhnikova, Y., Bawardi, O. ja Schlenk, D. (2004) Pesticides and PCBs in sediments and fish from the Salton Sea, California, USA. *Chemosphere*, 55: 797-809.

- Sarmiento, J.L., Hughes, T.M., Stouffer, R.J. ja Manabe, S. (1998) Simulated response of the ocean carbon cycle to anthropogenic climate warming. *Nature*, 393: 245-249.
- Schabuss, M., Kennedy, C.R., Konecny, R., Grillitsch, B., Reckendorfer, W., Schiemer, F. ja Herzig, A. (2005) Dynamics and predicted decline of *Anguillicola crassus* infection in European eels, *Anguilla anguilla*, in Neusiedler See, Austria. *Journal of Helminthology*, 79: 159-167
- Schmidt, J. (1923) The Breeding Places of the Eel. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character*, 211: 179-208.
- Simon, J., Berends, K., Dörner, H., Jepsen, N. ja Fladung, E., (2012) European silver eel migration and fisheries-induced mortality in the havel river system (germany). *River Research and Applications*, 28: 1510-1518.
- Sjöberg, N.B., Petersson, E., Wickström, H. ja Hansson, S. (2009) Effects of the swimbladder parasite *Anguillicola crassus* on the migration of European silver eels *Anguilla anguilla* in the Baltic Sea. *Journal of Fish Biology*, 74: 2158-2170.
- Sørensen, S.R., Tomkiewicz, J., Munk, P., Butts, I.A., Nielsen, A., Lauesen, P. ja Graver, C., (2016) Ontogeny and growth of early life stages of captive-bred European eel. *Aquaculture*.
- Stein, F., Doering-Arjes, P., Fladung, E., Brämick, U., Bendall, B. ja Schröder, B. (2015) Downstream migration of the european eel (*Anguilla anguilla*) in the Elbe river, Germany: movement patterns and the potential impact of environmental factors. *River Research and Applications*.
- Tapie, N., Le Menach, K., Pasquaud, S., Elie, P., Devier, M.H. ja Budzinski, H. (2011) PBDE and PCB contamination of eels from the Gironde estuary: from glass eels to silver eels. *Chemosphere*, 83: 175-185.
- Taylor, A.H. ja Stephens, J.A. (1998) The North Atlantic oscillation and the latitude of the Gulf Stream. *Tellus A*, 50: 134-142.

- Van den Thillart, G., Dufour, S. ja Rankin, J.C. (2009) Spawning migration of the European eel. *Fish and Fisheries Series*, 30.
- Thillart, G., Van Ginneken, V., Körner, F., Heijmans, R., Van der Linden, R., Gluvers, A. (2004) Endurance swimming of European eel. *Journal of Fish Biology*, 65: 312-318.
- Travade, F., Larinier, M., Subra, S., Gomes, P. ja De-Oliveira, E. (2010). Behaviour and passage of European silver eels (*Anguilla anguilla*) at a small hydropower plant during their downstream migration. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 398: 1.
- van Ginneken, V., Palstra, A., Leonards, P., Nieveen, M., van den Berg, H., Flik, G., Spanings, T., Niemantsverdriet, P., van den Thillart, G. ja Murk A. (2009) PCBs and the energy cost of migration in the European eel (*Anguilla anguilla* L.). *Aquatic Toxicology*, 92: 213-220.
- Westerberg, H., Sjöberg, N., Lagenfelt, I., Aarestrup, K. ja Righton, D. (2014) Behaviour of stocked and naturally recruited European eels during migration. *Marine Ecology Progress Series*, 4961: 45-157.
- Westin, L. (1990) Orientation mechanisms in migrating European silver eel (*Anguilla anguilla*): Temperature and olfaction. *Marine Biology*, 106: 175-179.
- White, E. ja Knight, B. (1997) Dynamics of upstream migration of the European eel, *Anguilla anguilla* (L.), in the Rivers Severn and Avon, England, with special reference to the effects of man-made barriers. *Fisheries Management and Ecology*, 4: 311-324.
- Wickström, H. ja Sjöberg, N.B. (2014) Traceability of stocked eels—the Swedish approach. *Ecology of Freshwater Fish*, 23: 33-39.
- Winter, H.V., Jansen, H.M. ja Bruijs, M.C.M. (2006) Assessing the impact of hydropower and fisheries on downstream migrating silver eel, *Anguilla anguilla*, by telemetry in the River Meuse. *Ecology of Freshwater Fish*, 15: 221-228.

Vollestad, L.A. (1992) Geographic Variation in Age and Length at Metamorphosis of Maturing European Eel: Environmental Effects and Phenotypic Plasticity. *Journal of Animal Ecology*, 61: 41-48.

Vollestad, L.A ja Jonsson, B. (1988) A 13-Year Study of the Population Dynamics and Growth of the European Eel *Anguilla anguilla* in a Norwegian River: Evidence for Density-Dependent Mortality, and Development of a Model for Predicting Yield. *Journal of Animal Ecology*, 57: 983-997.

Würtz, J. ja Taraschewski, H. (2000) Histopathological changes in the swimbladder wall of the European eel *Anguilla anguilla* due to infections with *Anguillicola crassus*. *Diseases of Aquatic Organisms*, 39: 121-134.

Würtz, J., Taraschewski, H. ja Pelster, B. (1996) Changes in gas composition in the swimbladder of the European eel (*Anguilla anguilla*) infected with *Anguillicola crassus* (Nematoda). *Parasitology*, 112: 233-238

Interneti allikad:

Internet 1: <http://www.iucnredlist.org/details/60344/0> (11.05.2016)

Internet 2: <http://www.theguardian.com/environment/world-on-a-plate/2016/feb/09/illegal-eel-black-market-continues-to-taint-europes-eel-fishery> (10.04.2016)

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Kristi Källo

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

„Euroopa angerja arvukuse languse põhjused Eestis ja maailmas“

mille juhendaja on Mehis Rohtla,

1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **19.05.2016**