

TARTU ÜLIKOOL
EESTI MEREINSTITUUT JA ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOODUSRESSURSSIDE ÕPPETOOL

Holger Jänes

INVASIIVNE KIRPVÄHK *GAMMARUS TIGRINUS*
LÄÄNEMERES – LEVIK JA ÖKOLOOGIA

Magistritöö

Juhendaja: PhD Jonne Kotta

Tartu 2016

Infoleht

Viimase paari kümnendi vältel on Läänemere põhjapoolne osa kogenud suuremat invasioonisurvet kui kunagi varem, mis on eelkõige tingitud ballastvee vahetuse, vesiviljeluse või ka laevade põhja külge kinnitunud elusorganismide juhuslikst transpordist. Käesolevas magistritöös uuritakse invasiivset kirpvähki *Gammarus tigrinus*, keda peetakse üheks invasiivsemaks võõrliigiks, kes lähiminevikus on Läänemerele sattunud. Töö käigus uuritakse (a) millist mõju avaldab *G. tigrinus* kohalikele kirpvähilistele nii täiskasvanud kui ka noorukieas ning (b) millised ökoloogilised mehhanismid on taganud *G. tigrinus* arvukuse tõusu ning kohalike kirpvähi liikide arvukuse languse. Töö käigus avastati, et kohalike kirpvähiliste arvukuse vähenemine Läänemere kirdeosas on põhjustatud invasiivse *G. tigrinus* suurest paljunemisvõimest ning kõiki kirpvähi noorjärke iseloomustavast tugevast kisklussurvest.

Märksõnad: kirpvähk, *Gammarus tigrinus*, Läänemeri, võõrliik, ökoloogia,

Bulletin

Throughout the past decades the northern region of the Baltic Sea has experienced an unprecedented rate of biological invasions that has been often linked to the exchange of ballast water, aquaculture or hull fouling. The amphipod *Gammarus tigrinus* has been classified as one of the most aggressive invaders among the recent non-indigenous species colonizing the Baltic Sea. This thesis has an experimental setup that aims to investigate (a) the effect of invasive *G. tigrinus* to local juvenile and adult gammarids and (b) determine the ecological mechanisms responsible for the successful spread of *G. tigrinus* and decrease in abundance of local gammarid populations. The current study demonstrated that the mechanism of how *G. tigrinus* replaces the native amphipods in the north-eastern region of the Baltic Sea is related to high reproductive capacity of the invasive species coupled with strong predatory behaviour towards juveniles displayed by all adult gammarid species.

Key words: gammarid amphipod, *Gammarus tigrinus*, Baltic Sea, invasive species, ecology

Sisukord

1. Sissejuhatus	6
2. Kirjanduse ülevaade	9
2.1. Ülevaade kohalike kirpvähiliikide levikust Eesti rannikumeres	9
2.2 Liigi <i>Gammarus tigrinus</i> kirjeldus, levik ja ökoloogia.....	11
3. Materjal ja metoodika.....	14
3.1 Uuringuala iseloomustus	14
3.2 Läbivooluga mereakvaariumi eksperiment.....	14
3.3 Välieksperiment.....	15
4. Tulemused	17
4.1 Läbivooluga mereakvaariumi eksperiment.....	17
4.2 Välieksperiment.....	19
5. Arutelu.....	20
Kokkuvõte	25
Summary	26
Tänuavaldused.....	27
Kasutatud kirjandus	28

1. Sissejuhatus

Võõrliikideks nimetatakse taime ja loomaliike, kes on inimtegevuse tagajärjel levinud väljapoole oma tavapärast levikuala. Viimase kahe sajandi vältel on suurenenas tööstuse kasv ja kaubavahetus, mille tagajärjel on võõrliikide ränne omandanud globaalsed mõõtmed (Naylor jt., 2001; Hulme, 2009). Mitmekesisutunud on nii väljarände alad kui ka sihtkohtade hulk ning seeläbi on kordades suurenenud ka liikide hulk, kes on võimelised väljapoole oma päritolupiirkonda levima (Ruiz jt., 1997).

Võõrliikidele on oluline, et uus keskkond ei erine oluliselt kodukoha keskkonnast. Kui sihtkoha abiootilised keskkonnatingimused (temperatuur, soolsus, pH jne) on liigile vastuvõetavad, võib võõrliik muutuda arvukaks ning põhjustada probleeme (Duncan ja Williams, 2002). Invasiivseks saame võõrliike nimetada alles siis, kui uue liigi lisandumine uuritavasse ökosüsteemi avaldab mingit laadi häiringu tõttu negatiivset mõju olemasolevale ökosüsteemile tekitades majanduslikku või keskkonnakahju (Ricciardi ja Cohen, 2007; Ricciardi jt., 2012). Sagedasemateks häiringuvormideks võivad olla elupaikade ümberkujundamine (füüsikaline ja keemiline häiring), liikidevahelise konkurentsi, kiskluse ja parasitismi intensiivistumine (Mack jt., 2000; Manchester ja Bullock, 2000). Häiringu mõju ulatus on tihti kontekstispetsiifiline sõltudes keskkonnatingimuste omavahelistest interaktsioonidest, elupaiga omadustest ning tulnukliigi bioloogilistest tunnustest (Strayer jt., 2006; Thomsen jt., 2011; Ricciardi jt., 2013). Vaatamata võõrliikide massilisele esinemisele on üllatavalt vähe läbi viidud uuringuid, mis käsitlevad võõrliikide mõjusid ökosüsteemidele, seda eriti merekeskkonnas (Ojaveer ja Kotta, 2015). Enamasti on uuringud korrelatiivset laadi ning ei võimalda põhjus-tagajärg seoste ning bioloogiliselt oluliste vastasmõjude tuvastamist (Pyšek jt., 2012; Strayer, 2012). Võõrliikide mõju saab üldjuhul hinnata manipulatiivseid eksperimentaalsbioloogilisi võtteid rakendades, kuid selliste uuringute läbiviimine on tihti kallis ning seotud mitmete tehniliste väljakutsetega.

Läänemeri on omanäoline poolsuletud riimveekogu, mida iseloomustab vähene soolsus, praktiliselt puuduv tõusu ja mõõna tsükkel ning lähisarktilised keskkonna tingimused mere põhjaosas, mis sujuvalt lähevad üle parasvöötmele omasteks näitajateks lõunaosas (Bonsdorff, 2006). Suur osa tänapäevastest liikidest Läänemeres pärinevad teistest meredest ning on siia sattunud loodusliku levila laienemise ja/või inimtegevuse tagajärjel. Viimane mehhanism on eriti oluline Läänemere ökosüsteemi kujundaja just viimastel aastakümnel

ning on võimaldanud väga paljudel liikidel ületada levikut piiravaid geograafilisi takistusi (Leppäkoski ja Olenin, 2000). Lisaks võõrliikide sissetalumisele peetakse Läänemere oluliseks keskkonnaprobleemiks mere eutrofeerumist. Eutrofeerumine mõjutab otseselt olemasolevat bioloogilist mitmekesisust (Pitkänen jt., 2001; Lundberg, 2013) ning kaudselt ka võõrliikide sissetulekut ning invasiivsete liikide mõju Läänemere ökosüsteemile (Lyons jt., 2014). Suur toitainete hulk merevees soodustab niitjate vetikate vohamist, mis omakorda suurendab epifüütide vahel pesitsevate kohalike selgrootute arvukust (Kraufvelin ja Salovius, 2004; Kraufvelin jt., 2006). Sarnaselt suureneb ka võõrliikide arvukus, kuna niitjate vetikate vohamine võimaldab ka võõrliikidel paremini leida elupaika ning seeläbi survestada kohalikke liike (Lyons jt., 2014).

Viimase paari kümnendi vältel on Läänemere põhjapoolne osa kogunud suuremat invasioonide survet kui kunagi varem. Tihti lisanduvad invasiivsed liigid merekeskkonda ballastvee vahetuse, vesiviljeluse või ka laevade põhja külge kinnitunud elusorganismide juhusliku transpordi tulemusena (Alil jt., 2014). Kirpvähki *Gammarus tigrinus* peetakse üheks agressiivsemaks invasiivseks liigiks, kes on lähiminevikus Läänemerele saabunud (Ojaveer ja Kotta, 2015). Viimasel kümnendil laiendas *G. tigrinus* väga kiiresti oma levikuala Läänemere kirdeosas ja avaldas seeläbi suurt mõju rannikumere põhjaelustiku koosluste toimimisele ning seega võib *G. tigrinus* klassifitseerida kõrge invasiivsusega liigiks (Orav-Kotta jt., 2009; Kotta jt., 2010, 2011; Sareyka jt., 2011).

Varajasemad uuringud on näidanud, et *G. tigrinus* invasioonist tulenevalt on vähenenud kohalike kirpvähiliikide mitmekesisus ja arvukus Läänemeres (Kotta jt., 2006). *G. tigrinus* eduka invasiooni võib olla taganud mingit laadi konkurentsieelis kohalike kirpvähi liikide ees. Konkurentsieelis võib tuleneda suuremast võimest taluda ebasoodsaid keskkonningimusi (Wijnhoven jt., 2003; Devin ja Beisel, 2007; Lenz jt., 2011), kõrgemast viljakusest ja sigimisaktiivsusest (Sareyka jt., 2011) ning võimest avaldada suurt kisklussurvet kohalikele kirpvähkidele (Dick, 1996; Kinzler ja Maier, 2006). Eelmainitud füsioloogilised tegurid ning käitumismustrid võimaldaksid mitte ainult kirpvähkidel vaid ka paljudel muudel võõrliikidel saavutada konkurentsieelis teiste samal troofsusastmel elavate liikide ees ning mõjutada seeläbi liikide vahelist tasakaalu kooslustes ja ökosüsteemide toimimist.

Kirpvähid ehk amfipoodid on üks kõige arvukam madal mere suurselgrootute rühm, kes üldjuhul asustavad makrovetikate ja kõrgemate taimede kooslusi (Duffy jt., 2001; Lippert jt., 2001). Vetikakooslused pakuvad kirpvähkidele toitu ja varjupaika ning kaitsevad neid ka muude häiringute (sh. ülekuumenemine) eest (Duffy ja Hay, 1991; Costa ja Costa, 1999). Seetõttu tuleb amfipoodide omavaheliste konkurentsuhete hindamiseks arvesse võtta põhjataimestiku olemasolu, kuna see on osa nende looduslikust elukeskkonnast (Kotta jt., 2006; Orav-Kotta jt., 2009). Kui kohalikud kirpvähi liigid asustavad üldjuhul vaid taimekooslusi, siis *G. tigrinus* on võimeline asustama nii mere pehmepõhjalisi kui ka kiviseid setteid, nii taimestikuta kui ka taimestikuga merealaid (Riel jt., 2007; Herkül jt., 2009). Seega võiks eeldada, et substraadist tulenev põhjataimestiku olemasolu ja iseloom võib olla oluline tunnus, mis määrab kohalike kirpvähkide ja invasiivse *G. tigrinus* vastasmõju tugevuse.

Käesoleva töö käigus viidi läbi kaks eraldiseisvat eksperimenti, mille eesmärkideks oli uurida (a) millist mõju avaldab *G. tigrinus* kohalikele kirpvähilistele nii täiskasvanud kui ka juveniilses staadiumis ning (b) uurida milliste ökoloogiliste mehhanismide läbi on tagatud invasiivse kirpvähi arvukuse tõus ning kohalike liikide arvukuse langus. Töö peamiseks lähtekohaks oli teadmine, et *G. tigrinuse* agressiivne käitumine võib potentsiaalselt mõjutada Läänemere põhjaloomastiku iseloomu ning seeläbi mõjutada rannikumere ökosüsteemide toimimist. Võib samuti eeldada, et *G. tigrinus* kõrge viljakus ja sigimisaktiivsus võimaldab invasiivsel liigil domineerida kohalike kirpvähkide üle ning seetõttu nad välja tõrjuda neile omasest ökoloogilisest keskkonnast. Käesolevas töös käsitletud küsimusi on varasemalt osaliselt eksperimentaalselt uuritud vaid liigipõhiselt ja väga väikestes ruumimastaapides (Dick, 1996; Wijnhoven jt., Sareyka jt., 2011), puudu on eksperimentaaltöödest, mis uuriksid *G. tigrinuse* ja kohalike kirpvähkide omavahelisi interaktsioone just koosluse tasandil. Läbiviidud uuringud toovad välja mehhanismid, mille abil suudab *G. tigrinus* efektiivselt levida oma uues elukeskkonnas ning seeläbi panustab käesolev töö ka üldisesse invasiooniteooria arengusse.

2. Kirjanduse ülevaade

2.1. Ülevaade kohalike kirpvähiliikide levikust Eesti rannikumeres

Kirpvähid kuuluvad lüljalgsete hõimkonda (*Arthropoda*), kirpvähiliste ehk ampifoodide seltsi (*Amphipoda*) ning kirpvähkide perekonda (*Gammarus*). Kirpvähid meenutavad kehakujult krevetti, nende keha on lamenenud külgedelt ning kõverdunud nõnda, et keha on C-kujuline. Kirpvähkide keha koosneb kolmeteistkümnest segmendist, mille saab jagada peaks, rindmikuks ja tagakehaks.

Eesti rannikumeres elavad viis kohalikku kirpvähi liiki (*G. zaddachi*, *G. oceanicus*, *G. duebeni*, *G. locusta* ja *G. salinus*), kes on omavahel füsioloogiliselt ja morfoloogilistelt väga sarnased. Gaston ja Spicer (2001) on isegi välja pakkunud, et liikide omavahelisest sarnasusest tulenevalt võiks neid vaadelda kui sama liigi eri vorme. Käesolevas töös vaadeldavad kohalikud kirpvähi liigid ning tulnukliik *G. tigrinus* võivad elada kõrvuti ning asustada samu elupaiku (Kolding, 1981).

G. zaddachi asustab peamiselt liikuva veega alasid ning eelistatud põhjatuübiks on liiv ja kruus (Dennert, 1973). *G. zaddachi* esineb Läänemere idaosa kõigis piirkondades. *G. zaddachi* on madalasse vette ja kalda lähedusse hoiduv riimveeliik (Järvekülg, 1979). Võrreldes teiste kirpvähkidega talub *G. zaddachi* teistest märksa madalamat soolsust (Järvekülg, 1970), mistõttu sobib talle elupaigaks väga hästi näiteks Matsalu laht (Järvekülg, 1979). *G. zaddachi* on leitud ka täiesti magedas vees jõesuudmetes (Jazdzewski, 1973). Matsalu lahes see liik siiski päris magedasse vette ei lähe, vaid on levinud umbes 2 psu soolsuseni. I. Haahtela (1969) andmetel võib *G. zaddachi*, nagu ka teised sarnase ökoloogilise niššiga kirpvähilised *G. oceanicus* ja *G. salinus*, esineda avameres ja küllaltki sügaval, mõnikord kuni 60–69 m ja väga harva isegi kuni 100 m sügavusel. Läänemere idaosas jääb nende liikide optimumiks siiski 0–9 m (Järvekülg, 1979).

G. oceanicus asustab eulitoraali, kus liiki on leitud kivide vahelt suhteliselt madalatelt aladelt, põisadru (*Fucus vesiculosus*) domineerimisega elupaikadest, liivastelt ja kruusastelt põhjalt. Sellistes biotoopides esineb *G. oceanicus* koos *G. duebeni* isenditega, tihti võib seal leida ka *G. zaddachi* isendeid. Liikuva veega aladel eksisteerivad need kolm liiki samuti enamasti koos (Dennert, 1973).

G. duebeni peetakse kõrge soolsustaluvusega riimveeliigiks, sest ta võib levida täiesti merelistes tingimustes. Võrreldes teiste kirpvähiliikidega on eurühaliinne *G. duebeni* võimeline Läänemeres taluma ka suhteliselt madalat hapnikuhulka vees ning kohati isegi anoksilisi keskkonnatingimusi (Gaston ja Spencer, 2001). Ekstreemsete tingimuste talumine väljendub ka selles, et *G. duebeni* asustab nii kaljulompe, veepiiri kui ka väga madalat vett ning tema hapnikutarve massiühiku kohta on kõige väiksem võrreldes teiste liikidega (Bulnheim, 1979). Põisadruvööndis, kus *G. salinus* ja *G. zaddachi* mingil põhjusel puuduvad, ei leita ka liike *G. duebeni*, kuigi teda leidub veepiiril reeglina väga arvukalt (Rygg, 1972). Üldjuhul Läänemeres puuduvad sellised elupaigad, kus pesitseb ainult üks kohalikest kirpvähiliikidest, kuid sellise koosluse esinemisel asustaks seda suure tõenäosusega *G. duebeni* (Kolding ja Fenchel, 1981). *G. duebeni* arvukus ja levikuareaal on võrreldes teiste Läänemeres elavate liikidega väiksem, mis võib tuleneda madalamast konkurentsivõimest võrreldes sama perekonna teiste liikidega. *G. duebeni* isased on madalama aktiivsusega võrreldes *G. salinus* isastega. *G. salinus* isased kopuleeruvad meelsasti *G. duebeni* emastega, samal ajal kui *G. duebeni* isased kopuleeruvad ainult sama liigi emastega. Pärast võõra liigi isastega kopuleerumist munevad *G. duebeni* emased viljastamata arenguvõimetuid mune. Sellega seoses väheneb mõlema liigi kokkupuutealadel pidevalt *G. duebeni* arvukus. Alternatiivselt on *G. duebeni* kitsama levikuareaali selgituseks pakutud, et konkurents teiste kirpvähkidega ei ole *G. duebeni* levikus siiski nii määrav, vaid tähtsam on *G. duebeni* kitsas ökoloogiline nišširuum (Rygg, 1972).

G. locusta esineb kõikjal Eesti rannikumeres välja arvatud Liivi lahes. Tegemist on mereliigiga, keda kohtab harva soolsusel alla 6 psu, samuti väldib ta eutroofset vett ja kalda lähedust. Nad eelistavad madalat vett ja mändvetikate koosluse olemasolu (Jazdzewski, 1973). Ka Soome lahes ei ulatu tema levikuala eriti kaugele itta, tõenäoliselt sellepärast, et soolsus langeb liialt madalale ning merevesi võib olla enam eutrofeerunud. Võrreldes teiste põliste kirpvähkidega on *G. locusta* hapnikutarve massiühiku kohta suurim (Bulnheim, 1979).

Tavaliselt eelistab *G. salinus* madalama soolusega alasid (Fenchel ja Kolding, 1979) ning sarnaselt *G. oceanicuse* ja *G. zaddachi* asustab *G. salinus* põisadru ja rohevetikate vööndit, olles neist kolmest kõige levinum (Rygg, 1972; Järvekülg, 1970). Üldiselt on *G. salinus* ja

G. oceanicus sarnase ökoloogilise niššiga kirpvähid, kes on mõlemad võimelised elama isegi kuni 70 meetri sügavuses vees.

2.2 Liigi *Gammarus tigrinus* kirjeldus, levik ja ökoloogia

Vööt-kirpvähk *Gammarus tigrinus* (Sexton, 1939) on iseloomustatav hästi arenenud „karvkattega“ esimesel ja teisel antennipaaril. Isastel on karvakesed ka krussis (Grigorovich jt., 2005) (Joonis 1). Selle „karvkatte“ olemasolu võimaldab võrdlemisi lihtsalt eristada täiskasvanud isaseid ja emaseid *G. tigrinuse* isendeid ning teha vahet ka *G. tigrinuse* ja teiste kohalike liikide vahel. Isased vööt-kirpvähid on keskmiselt veidikene suuremad kui emased (♂ 12-14 mm, ♀ 10-12 mm) ning mõlema sugupoole täiskasvanud isenditele on omased lülide ühenduskohtadel tumedad triibud.



Joonis 1. Kirpvähik *G. tigrinus* (Autor: Katariina Könönen).

Gammarus tigrinus (Sexton, 1939) on laialt levinud liik, kes on pärit pärit Põhja-Ameerika looderannikult. Täpsemalt võib levikuala piiritleda St. Lawrence'i jõest Quebec'is kuni

Florida rannikuni (Bousfield, 1958, 1973). Elupaigana eelistab *G. tigrinus* päritoluregioonis loodetevahelist ja sublitoraalsel alal, kus leidub nii pilliroogu kui ka vetikaid, samas leidub liiki ka pehmetel ning segupõhjad (Bousfield, 1958, 1973; van Maren, 1978). Põhja-Ameerika rannikuladel elab see eurühaliinne liik nii mage- kui ka riimveekogudes ning kohastunud eluks ka soolasemates madalates laguunides, lahtedes ning estuaarides (Bousfield, 1973). *G. tigrinus* on merepõhja lähedal elav omnivoor, kes võrdlemisi hästi talub ka kõrget vee saaste taset ning on märgatavalt suurema sigimispotentsiaaliga kui paljud oligohaliinsed kirpvähi liigid (Pinkster, 1975). *G. tigrinus* on võimeline koloniseerima ning moodustama püsivaid populatsioone väga erinevates parasvöötme siseveekogudes kui ka rannikualadel ning erinevalt paljudest teistest ampifoodidest ei levi *G. tigrinus* lahtise vetikamatiga (Myers, 1993), sest populatsiooni levik on ühtlane mitte fragmenteeritud.

Tulnukliigina täheldati *G. tigrinus* isendeid Euroopas esmakordselt Ühendkuningriikide rannikul 1931. aastal, mis sattusid piirkonda ballastvee vahetuse käigus (Sexton, 1939; Pinkster jt., 1977). Samuti on molekulaarsed uuringud näidanud, et Inglismaa ja Põhja-Iirimaa populatsioonid pärinevad erinevatest Põhja-Ameerika algpopulatsioonidest (Kelly jt., 2006). *G. tigrinus* asustati teadlikult Inglismaa rannikualalt tugevalt saastunud Saksamaa jõgedesse Weser ja Werra 1957. aastal, sest jõgede reostumise tagajärjel olid kohalikud kirpvähid jõgedest kadunud ning loodeti, et uue kirpvähi liigi sissetoomine taastaks süsteemi ökoloogilise tasakaalu. *G. tigrinus* suutis jõgedes edukalt paljuneda ning koloniseerida mitmeid muid siseveekogusid Saksamaal. 1964. aastaks oli *G. tigrinus* arvukalt levinud ka Hollandi vetesse (Nijssen ja Stock, 1966; Pinkster jt., 1977). Arvatakse, et Hollandi vetesse satus *G. tigrinus* teadlaste lohakuse tõttu. Nimelt, 1960. aastal imporditi Põhja-Irimaalt *G. tigrinus* isendeid laboratoorse eksperimendi jaoks Hollandisse, mille lõppedes vabastati elusad isendid Hollandi vetesse, eeldades ekslikult, et *G. tigrinus* ei ole võimeline sealses looduskeskkonnas paljunema (Nijssen ja Stock, 1966). Ballastvee vahetust peetakse samuti võimalikuks viisiks, mille tulemusena transporditi killuke Põhja-Iirimaa populatsioonist Hollandisse ning molekulaarsed uuringud on samuti kinnitanud Hollandi ja Põhja-Iirimaa populatsioonide geneetilist sarnasust (Pinkster jt., 1992; Kelly jt., 2006). Pärast levikut Hollandi vetes, toimus teine invasioon Saksamaa jõgedesse 1991. aastal (Pinkster jt., 1992) ning Belgias märgati *G. tigrinus* esmakordselt Antwerpeni lähistel 1995 aastal (Kerckhof jt., 2007). Käesoleval ajal laiendab *G. tigrinus* tasases tempos oma levikuareaali Prantsusmaa

rannikualadel Atlandi ookeanis, kuid on esinenud Prantsusmaa jõgedes juba alates 1991. aastast (Piscart jt., 2008). Esimene teadaolev ülestähendus Läänemerest pärineb 1975. aastast Schlei fjordist Saksamaal (Bulnheim, 1979). 1994. aastal leiti *G. tigrinus* samuti Saksamaa rannikualadelt (Zetter, 2001) ning samal aastal ka Poola vetest Szczecin'ist ning Vitsula laguunist (Jazdżewski jt., 2004), kuigi Poola mageveekogudes on teadaolevalt liik pesitsenud juba 1988. aastast (Normant jt., 2007). 2003. aastaks oli liik levinud Soome lahte (Pienimäki jt., 2004) ja Liivi lahte (Herkül ja Kotta, 2007) ning 2004. aastaks Leetu Kura säärlõukasse (Daunys ja Zettler, 2006).

G. tigrinus on väga eurühaliinne liik. Oma päritoluregioonis asustab *G. tigrinus* riimveekogusid soolsuse vahemikus 4–25 ppt (Kelly jt., 2006). Võõrliigina koloniseerib *G. tigrinus* Euroopas paljusid jõgesid, rannikualasid ning estuaare, mille soolsusgradiendid on väga varieeruvad (Grabowski jt., 2007). Temperatuuri taluvuse maksimum ulatub 32–34° C ning alumised temperatuuri taluvuse piirid jäävad isegi alla 0° C, sest *G. tigrinus* jääb ellu aladel, mida katab talviti merejää. *G. tigrinus* suudab taluda ka võrdlemisi madalat vee hapniku sisaldust, kõrget aluselisust ning eutrofeerunud keskkonda (Grabowski jt., 2007; Lenz jt., 2011; Sareyka jt., 2011). On täheldatud, et populatsiooni tihedus võib ulatuda isegi kuni 20 000 isendini m⁻² (Chambers, 1977). *G. tigrinus* võib toituda ka taimsest massist (Normant jt., 2007; Orav-Kotta jt., 2009), kuid eelistab loomset valku, eriti juhul kui avaldub tugev liikidevaheline agressioon (MacNeil and Prenter, 2000). Euroopa kohalike kirpvähiliikide ja *G. tigrinus* elupaiga eelistused on üldjoontes sarnased, kuid piirkonniti esineb ka väikseid erinevusi soolsuse, sügavuse ja substraadi suhtes (Fenchel ja Kolding, 1979; Pinkster jt., 1992). Kohalikud kirpvähid ja *G. tigrinus* on võimelised koos eksisteerima piirkondades, kus nende paljunemistsüklid on erinevad (MacNeil ja Prenter, 2000). Eluks vajaliku ressursi (nt. toit ja elukoht,) nappuse korral võivad kohalike kirpvähkide populatsioonid konkurentsist tulenevalt asenduda tulnukliigi omaga, või siis hoopis ei suuda *G. tigrinus* tulnukliigina piisavalt tugevat populatsiooni rajada ning kohalikud liigid jäävad domineerima (Bailey jt., 2006; MacNeil ja Prenter, 2000; Piscart jt., 2008). Mitmetele kalaliikidele (nt ahven, ogalik ning angerjas) on *G. tigrinus* oluliseks toiduallikaks (Daunys ja Zettler, 2006).

G. tigrinus liigispetsiifilist sigimispotentsiaali on detailselt uurinud Chambers (1977). Suguküpsuse saavutab *G. tigrinus* varakult, juba 4mm suuruseid emaseid isendeid on leitud

mune kandmas. Selline suurus saavutatakse 40 päevaga 10° C vees, 32 päevaga 15° C vees ning 27 päevaga 20° C vees (Pinkster, 1975). Munade arv pesakonnas sõltub emasisendite suurusest. Maksimaalselt on pesakonnas leitud 95 muna ning keskmiseks munade arvuks on saadud 20 (Grabowski jt., 2007). Isased loomad haaravad emased ning klammerduvad nende külge kuni kudemise lõpuni. *G. tigrinus* ei ole võimeline järglasi saama madalamate veetemperatuuride korral kui 5° C (Pinkster, 1992). Paljunemisperiood kestab 10° C juures 20 päeva, 13° C korral 16 päeva ja 21° C vees 9 päeva (Pinkster, 1975). Eeldatav eluea pikkus on umbes 2 kuud, mis omakorda sõltub veetemperatuurist, samas talvituvad loomad võivad elada tunduvalt kauem. Emane võib samal kudemishooajal saada järglasi mitmel korral. *G. tigrinus* saavutab suguküpsuse kiiremini ning produtseerib rohkem viljastatavaid mune kui Euroopas elavad kohalikud kirpvähid (Grabowski jt., 2007).

3. Materjal ja meetodika

3.1 Uuringuala iseloomustus

Uuring viidi läbi Liivi lahe põhjaosas Saaremaal Kõigustes (58°21'N, 22°59'). Uuringu käigus teostati kaks eksperimenti – eksperiment mereakvaariumis ja looduskeskkonnas. Üldises plaanis on Kõiguste lahe piirkonnas põhjareljeef tasane, kerge kallakuga sügavamate alade poole. Lahe põhjas paljandub õhuke kiht kergelt mudast liiva, koos suuremate ja väiksemate kividega ning suuremate kivirahnudega. Valdavalt varieerub sügavus ühe ja nelja meetri vahel. Liivi lahte suubub magevesi suurelt valgalalt, mistõttu on ala vähenenud soolsusega (4.0 – 6.5 psu) ja suurenenud toitainete sisaldusega (Kotta jt., 2008). Käesolevas uuringus loodi katses kasutatavatesse eksperimentaalüksustesse looduslike tingimustega sarnanev keskkond.

3.2 Läbivooluga mereakvaariumi eksperiment

Eksperimendi käigus hinnati kirpvähkide viljakust ja suremust mereakvaariumites mõõtudega 39×48×59cm. Mereakvaariumitest lasti läbi voolata piisaval hulgal looduskeskkonnast pumbatud värsket merevett, mis hoidis akvaariumikeskkonna temperatuuri ja toitelisuse režiimi loodusele lähedase. Akvaariumitesse lisati erinevatel asustustihedustel erinevate kirpvähiliikide (*Gammarus duebeni* ja *G. tigrinus*) täiskasvanud isendeid (Tabel 1) ning igasse akvaariumisse paigaldati ka kivi diameetriga 15 cm. Iga

paigaldatud kivi küljes kasvas rohevetika *Ulva intestinalis* kooslus. Enne rohevetikakooslusega kivide paigaldamist akvaariumisse veenduti, et kõik silmaga eristatavad selgrootud loomaliigid oleksid kividelt ja vetikate vahelt eemaldatud. Seejärel asetati akvaariumitesse täiskasvanud kirpvähid, kellel võimaldati kogu inkubatsiooni perioodi vältel paljuneda. Mereakvaariumi eksperimendi disain võimaldas sõltumatult hinnata asustustiheduse ja koosluse liigilise koosseisu mõju – kirpvähiliste *G. tigrinus* ja *G. duebeni* arv eksperimentaalüksustes varieerus 8 ja 16 isendi vahel (Tabel 1). Katse lõpus mõõdetavateks tunnusteks oli kirpvähkide sigivus, suremus ja täiskasvanute vaheline (liigisisene ja liikidevaheline) kisklussurve. Eksperiment viidi läbi ajavahemikus 11.06.2012 – 05.07.2012. Inkubatsiooni lõpus loendati kõik akvaariumites olevad ellujäänud täiskasvanud ja noored kirpvähid ning määrati nende liigiline kuuluvus.

Tabel 1. Läbivooluga akvaariumi eksperimendi disain. Iga eksperimentaalüksus sisaldas nelja kordust.

Järjekorra nr.	Liik	Faktori tase
1.	<i>G. tigrinus</i>	Madal tihedus (8 isendit)
2.	<i>G. tigrinus</i>	Kõrge tihedus (16 isendit)
3	<i>G. duebeni</i>	Madal tihedus (8 isendit)
4.	<i>G. duebeni</i>	Kõrge tihedus (16 isendit)
5.	<i>G. tigrinus</i> + <i>G. duebeni</i>	Kõrge tihedus (8 mõlema liigi isendit)

3.3 Välieksperiment

Noorte kirpvähkide arvukust hinnati „võrkkoti“ välieksperimendi käigus, mis viidi läbi Kõiguste lahes 2011. aasta suvel. Merre asetatud võrkkottide diameeter oli 5.5 cm, kõrgus 20 cm ja võrgusilma suurus 1 mm. Nailonist võrkkott võimaldas piisava veevahetuse, samas loomade liikumine väliskeskkonna ja koti vahel oli takistatud. Iga võrkkoti sisse oli

paigaldatud plastikraam, et vältida koti kokkuvajumist merevees. Pooltesse võrkkottidesse lisati kindel kogus rohevetikat (*Ulva intestinalis*), et uurida vetika rolli noorte kirpvähkide varjupaigana, pooled võrkkotid olid vetikateta. Katse alguses paigaldati igasse võrkkoti 6 täiskasvanud kirpvähki. Eksperimentaalüksused, kuhu oli kaasatud 2 erinevat liiki, sisaldasid kolme täiskasvanud isendit mõlemast liigist. Kõik katses osalenud eksperimentaalüksused on esitatud tabelis 2. Võrkkotid paigaldati 1 meetri sügavusele vette (1m merepõhjast ning 1 meeter veepiirist) kaheks nädalaks ajavahemikus 26.07.2011-10.08.2011. Iga eksperimentaalüksus sisaldas nelja kordust (n=64). Katse disain võimaldas pidevat veevahetust loodusliku keskkonna ja võrkkottide vahel ning samuti noorte kirpvähkide liikumist. Katse alguses määrati katsesse paigaldatavate rohevetikate märgkaal, eemaldades enne kaalumist kuivatuspaberiga liigse vee. Lisaks koguti rohevetikaid, et hinnata nende märg- ja kuivkaalu suhet. Selleks kuivatati rohevetikaid 60 °C juures 48 h. Saadud suhet kasutati rohevetika kuivkaalu tagasiarvutamiseks katse algtingimuste jaoks. Katsesse pandud rohevetika keskmine kuivkaal oli 0,31 g. Eksperimendi lõpus loendati kõik täiskasvanud ja noored kirpvähid, kõik isendid määrati liigini ning kaaluti alles jäänud rohevetika biomass (kuivkaal).

Tabel 2. Võrkkoti eksperimendi eksperimentaalüksused.

Järjekorra nr.	Kooslus	Vetika olemasolu
1.	0 täiskasvanud kirpvähki	Vetikata
2.	0 täiskasvanud kirpvähki	Vetikaga
3.	<i>G. tigrinus</i> (6 isendit)	Vetikata
4.	<i>G. tigrinus</i> (6 isendit)	Vetikaga
5.	<i>G. duebeni</i> (6 isendit)	Vetikata
6.	<i>G. duebeni</i> (6 isendit)	Vetikaga
7.	<i>G. oceanicus</i> (6 isendit)	Vetikata
8.	<i>G. oceanicus</i> (6 isendit)	Vetikaga
9.	<i>G. zaddachi</i> (6 isendit)	Vetikata

10.	<i>G. zaddachi</i> (6 isendit)	Vetikaga
11.	<i>G. tigrinus</i> + <i>G. duebeni</i> (3 isendit mõlemast)	Vetikata
12.	<i>G. tigrinus</i> + <i>G. duebeni</i> (3 isendit mõlemast)	Vetikaga
13.	<i>G. tigrinus</i> + <i>G. oceanicus</i> (3 isendit mõlemast)	Vetikata
14.	<i>G. tigrinus</i> + <i>G. oceanicus</i> (3 isendit mõlemast)	Vetikaga
15.	<i>G. tigrinus</i> + <i>G. zaddachi</i> (3 isendit mõlemast)	Vetikata
16.	<i>G. tigrinus</i> + <i>G. zaddachi</i> (3 isendit mõlemast)	Vetikaga

3.3 Statistiline analüüs

Kõik eksperimentide käigus kogutud andmed analüüsiti kasutades Statistica 7.0 tarkvara. Mereakvaariumi eksperimendi andmete analüüsimiseks kasutati klassikalist ühefaktorilist dispersioonanalüüsi (ANOVA), et hinnata täiskasvanud kirpvähkide mõju merevetika biomassile ning noortele kirpvähkidele. Võrkkoti eksperimendi tulemuste analüüsimiseks kasutati kahefaktorilist dispersioonanalüüsi, et tuvastada täiskasvanud kirpvähi- ning vetikakoosluse eraldi ja koosmõju noorte kirpvähkide arvukusele. Statistiliselt oluliseks loeti tulemusi, mille p väärtus jäi alla 0,05. Kui faktor või mingi interaktsioon osutus statistiliselt oluliseks, siis erinevate tasemete vaheliste erinevuste statistilise olulisuse hindamiseks kasutati Bonferroni post-hoc testi.

4. Tulemused

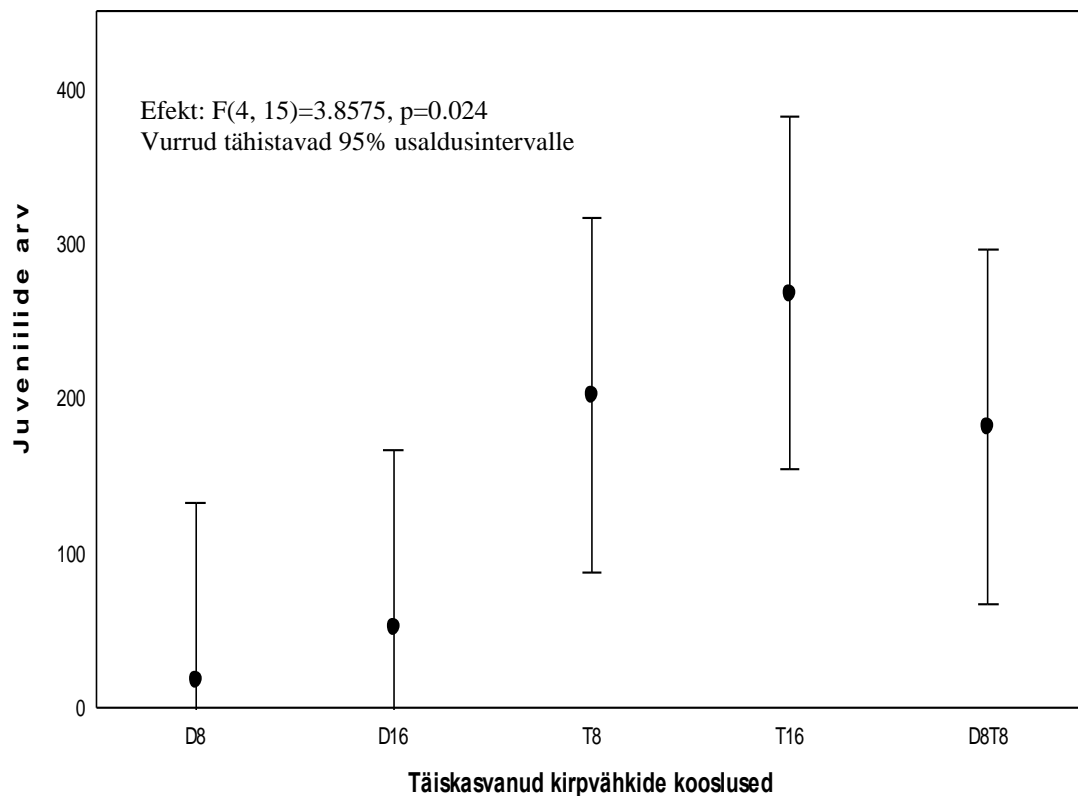
4.1 Läbivooluga mereakvaariumi eksperiment

Täiskasvanud kirpvähkide ellujäämine varieerus 30 ja 40% vahel ning uuritud faktorid ei avaldanud sellele mõju. *G. tigrinus* ei avaldanud statistiliselt olulist mõju täiskasvanud *G. duebeni* ellujäämisele ega ka vastupidi ($p > 0.05$). Uuritud kirpvähkide kooslustes esines aga statistiliselt oluline erinevus viljakuses ning noorte kirpvähkide ellujäämises, mis sõltus täiskasvanud kirpvähkide liigilisest koosseisust (Tabel 3). Eksperimentaalüksused kuhu oli kaasatud ainult *G. tigrinus* sisaldas kõige rohkem noori kirpvähke, kelle arvukus oli

ligikaudu 4 korda suurem võrreldes katseakvaariumitega, kus esines ainult *G. duebeni*. Samuti oli keskmine noorte kirpvähkide arvukus suurem üksustes, kuhu oli kaasatud nii *G. tigrinus* kui ka *G. duebeni* (Joonis 2).

Tabel 3. Ühefaktoriline dispersioonianalüüs kirpvähkide koosluse mõju noorte kirpvähkide arvukusele.

Efekt	Df	SS	F	P
Kirpvähi kooslus	4	177549,7	3.86	0,024
Error	15	172601,3		



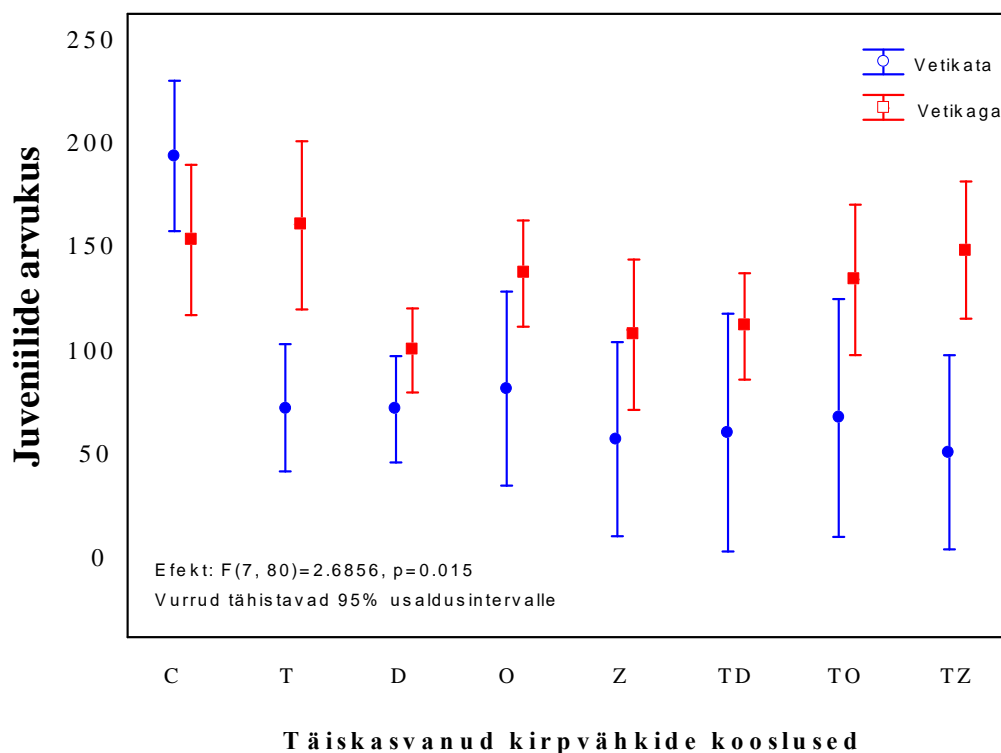
Joonis 2. Täiskasvanud kirpvähi koosluste mõju noortele kirpvähkidele mereakvaariumi eksperimendis. Joonise legend: C – kontroll, T – *G. tigrinus*, D – *G. duebeni*. Numbrid liikide tähiste järel näitavad mitu täiskasvanud isendit algselt akvaariumisse lisati.

4.2 Välieksperiment

Vetikad ja kirpvähid avaldasid statistiliselt olulist eraldi ja koosmõju noorte kirpvähkide ellujäämisele (Tabel 4). Sõltumata liigist, täiskasvanute olemasolu suurendas noorte suremust (post-hoc Bonferroni test: $p < 0,01$). Vetikate olemasolu eksperimentaalüksustes vähendas noorte kirpvähkide suremust (post-hoc Bonferroni test: $p < 0,01$). Kui täiskasvanud kirpvähke algselt katsesse ei lisatud, siis puudus vetikatel mõju noorte ellujäämisele (Joonis 3). Vetikate puudumisel täiskasvanud *G. tigrinus* (post-hoc Bonferroni test: $p < 0,01$), *G. duebeni* (post-hoc Bonferroni test: $p < 0,01$), *G. oceanicus* (post-hoc Bonferroni test: $p = 0,037$), *G. zaddachi* (post-hoc Bonferroni test: $p < 0,023$) ning kõik kahe liigiga eksperimentaalüksused (post-hoc Bonferroni test: $p < 0,05$) vähendasid statistiliselt oluliselt noorte kirpvähkide arvukust. *G. duebeni* suutis ainsa liigina suurendada noorte kirpvähkide suremust ka siis, kui katsesse oli kaasatud rohevetikas (post-hoc Bonferroni test: $p < 0,01$). Sõltumata liigist, täiskasvanud kirpvähid ei avaldanud mitte mingit eraldi ega koosmõju katsesse kaasatud vetika biomassile ($p > 0,05$).

Tabel 4. Kahefaktorilise dispersioonianalüüsi tulemused kirpvähkide ja vetikakte eraldi ja koosmõjudest noorte kirpvähkide arvukusele.

Efekt	df	SS	F	P
Kirpvähi kooslus	7	63827,6	5,5159	< 0,001
Vetika olemasolu	1	42186,1	25,5198	< 0,001
Kirpvähid×Vetikas	7	31076,7	2,6856	0,015
Error	80	132245,8		



Joonis 3. Vetika olemasolu ja täiskasvanud kirpvähi koosluste koosmõjud noorte kirpvähkide arvukusele välieksperimendis. Joonise legend: C – kontroll, T – *G. tigrinus*, D – *G. duebeni*, O – *G. oceanicus*, Z – *G. zaddachi*, TD – *G. tigrinus* ja *G. duebeni* segu, TO – *G. tigrinus* ja *G. oceanicus* segu, TZ – *G. tigrinus* ja *G. zaddachi* segu.

5. Arutelu

Käesolev uuring tõestas, et kohalike kirpvähiliste arvukuse vähenemine Läänemere kirdeosas on potentsiaalselt põhjustatud invasiivse *G. tigrinus* suurest paljunemisvõimest ning kõiki kirpvähilisi iseloomustavast tugevast kisklussurve. Esialgselt püstitatud hüpotees, et kohalike kirpvähkide arvukuse langus on seotud täiskasvanud kirpvähkide omavahelise kisklusega ei leidnud kinnitust. *G. tigrinus* ei avaldanud uuritud põhjajalustikule mingit muud laadi mõju peale kisklussurve avaldamise noortele kirpvähkidele. Selline tulemus toetab varasemaid teadmisi kirpvähkide käitumist käsitlevatest uuringutest (Dick, 1996; Kinzler ja Maier, 2006).

Uuringu käigus leiti, et kooslused, kuhu oli kaasatud täiskasvanud *G. tigrinus* (eraldi liigina või koos teiste kirpvähi liikidega) sisaldasid tunduvalt rohkem järglasi kui kooslused ainult kohalike kirpvähi liikidega. Suur noorte kirpvähkide arvukus kooslustes, kus esines *G. tigrinus* toetab varasemaid teadmisi invasiivse kirpvähi võimekusest saada suuremal hulgal järglasi kui kohalikud kirpvähid (Sareyka jt., 2011). Seega võib pidada muret tekitavaks asjaolu, et kohalikud kirpvähid, kes eelistavad sarnast elupaika ja toitu kui *G. tigrinus*, võivad olla ohustatud selle invasiivse liigi poolt tekitatud survest ning seeläbi saada väljatõrjutuks neile omasest ökoloogilises niššist. Sarnaselt mereakvaariumi eksperimendiga, kuhu oli kaasatud *G. duebeni* on teadusuuringute käigus tuvastatud, et *G. zaddachi* saavutab samuti suguküpsuse hiljem ning saab vähem järglasi kui *G. tigrinus*, mistõttu satub kohalik kirpvähk jällegi selgelt ebasoodsasse konkurentsiolukorda (Sareyka jt., 2011).

Käesolev uuring illustreerib selgelt, et suur sigimispotentsiaal koos kõrge noorte kirpvähkide ellujäämisega on märkimisväärne tegur, mis tagab invasiivsele liigile *G. tigrinus* konkurentsieelise kohalike kirpvähkide ees Läänemere kirdeosas ning usutavalt ka teistes geograafilistes regioonides nagu näitkes Põhjamere estuaarides (Nehring ja Leuchs, 1999). Sarnaselt *G. tigrinusele* on kõrge sigimispotentsiaal kaasa aidanud veel ühele Põhja-Ameerika päritolu invasiivse kirpvähi *Crangonyx pseudogracilis* levikule Euroopas (Pinkster jt., 1992; Dick, 1996, 1998). Nendele uuringutele tuginedes ilmneb, et nii *G. tigrinus* kui ka *C. pseudogracilis* on mitmeid sarnaseid kohastumusi edukaks invasiooniks uues keskkonnas. Mõlemad liigid on võimelised taluma väga varieeruvaid keskkonnatingimusi, suudavad saada rohkem järglasi kui kohalikud kirpvähid ning näitavad üles agressiivset käitumist kohalike kirpvähkide suhtes. Need kaks edukat invasiivset liiki võimaldavad koguda infot bioloogiliste tunnuste kohta, mis tagavad erinevate liikide eduka eksistentsi väljaspool neile omast levikuareaali. Siiski on oluline täheldada, et mitmed biootilised ja abiootilised tegurid võivad takistada liikide paljunemispotentsiaali saavutamist isegi juhul, kui on teada, et uuritav liik on suguliselt võimekam kui kohalikud isendid samal troofsustasemel. Käesolevale uuringule tuginedes võib järeldada, et *G. tigrinus* suur järglaste saamise võime on üks peamisi tegureid, mis on taganud liigi jõulise leviku Läänemere ökosüsteemides. Välivaatluste tulemused (K. Herkül avaldmata materjal) on ka näidanud, et *G. tigrinus* ei ole mitte ainult suuteline saama rohkem järglasi kui kohalikud kirpvähid, vaid saavutab ka suguküpsuse varem ning saab varem uued järglased kui kohalikud liigid. Nimelt

peale merejää lagunemist hakkab *G. tigrinus* sigima oluliselt varem kui kohalikud kirpvähid. See strateegia võimaldab *G. tigrinus* kevadisel põlvkonnal jõuda täiskasvanuikka ajal, kui kohalikud kirpvähilised pole veel sigima hakanud ning suure asustustiheduse foonil põhjustada kohalike kirpvähiliste noorjärkudele väga suurt kisklussurvet.

Noored kirpvähid kasutavad vetikaid varjupaigana ning taimestikuvabas elupaigas on juveniilidel tunduvalt suurem risk langeda täiskasvanud kirpvähkide saagiks. Seega, suurem juveniilide arvukus vetikatega keskkonnas on noorte vähiliste varjekäitumise otsene tagajärg. Kohalikud täiskasvanud kirpvähid üldiselt eelistavad elupaigana taimederikast keskkonda (Kolding, 1981; Costa ja Costa, 1999; Kraufvelin jt., 2006), seega vetikamassi olemasolu ei pruugi alati pakkuda juveniilidele otsest kaitset kiskluse eest (noored ja täiskasvanud jagavad sama elupaika). *G. tigrinuse* täiskasvanud isendeid leidub nii taimestikuga aladel kui ka segupõhjadel (liiv, kruus, väiksed kivid), viimasel aga leidub märgatavalt vähem taimkatet (Herkül jt., 2009). *G. tigrinus* noorjärgud eelistavad vetikatega kaetud elupaiku, kuid hilisemas arengustaadiumis leidub neid ka erinevatel kivipõhjadel. Seega on *G. tigrinus* noorjärgud enam kaitstud sama liigi poolt põhjustatud kannibalismi eest, kuna täiskasvanud *G. tigrinus* isendid ei leia noori vetikamassi vahelt üles. Eelpooltoodud käitumismuster võib seletada, miks kohalike juveniilide arvukuse kõikumine vetikaga ja vetikateta aladel on väiksem kui *G. tigrinuse* puhul (Joonis 3).

Uuringu vältel ei avaldanud täiskasvanud kirpvähid taimestiku juurdekasvule mitte mingit olulist mõju, millest võib järeldada, et kirpvähkide poolt ärasöödud taimemass oli oluliselt väiksem kui taimede produktsioon ning vetikad polnud kirpvähkidele oluline toiduobjekt. Seega võib spekuloida, et omnivoorsed kirpvähid eelistavad võimalusel pigem loomset kui taimset toitu.

G. tigrinus kiire ja laialdane levik Läänemere kirdeosas võib olla põhjuseks, miks kohalike kirpvähkide koosluste mitmekesisus ja liikide arvukused vähenevad (Herkül ja Kotta, 2007; Orav-Kotta jt., 2009; Ba jt., 2010). Invasiooniökoloogia üheks oluliseks eesmärgiks on hinnata, võrrelda ning ennustada võõrliikide mõju erinevates ökosüsteemides (Nehring ja Leuchs, 1999; Sylvester ja MacIsaac, 2010). Võõrliigid mõjutavad ökosüsteeme väga erinevatel viisidel (nt. suurendavad või vähendavad funktsionaalset mitmekesisust) ning mõju olemasolu ning tugevus võib ilmneda alles aastaid peale invasiooni toimumist. *G.*

tigrinus isendeid märgati esmakordselt Läänemere lõunaosas Saksamaa rannikul 1975. aastal (Bulnheim, 1976), kuid invasiooni reaalne laiaulatuslik mõju avaldus alles 2000ndate aastate alguses. Pikaajalised välivaatlused või andmerealad võimaldavad tuvastada invasioonide laiaulatuslikumat mõju, kuid samas ei võimalda hästi tuvastada bioloogiliste koosmõjude omavahelist seost ja tugevust. Eelkõige sellepärast, et sarnased ökoloogilised mustrid võivad ilmnedagi väga erinevate reguleerivate mehhanismide omavaheliste interaktsioonide tulemusena, millest tulenevalt on põhjus-tagajärg seoseid võimalik valideerida ainult eksperimentaalsbioloogilisi meetmeid rakendades. Sellist laadi ilming rõhutab eksperimentaalsbioloogiliste katsete laialdasemat olulisust. Ka käesoleva eksperimendi tööhüpoteesiks oli, et kohalike kirpvähkide arvukuse langus on põhjustatud täiskasvanud kirpvähkide omavahelisest kisklussurve, kuna välivaatlused kinnitasid sellise mehhanismi olemasolu. Katsed aga näitasid hoopis kahe alternatiivse mehhanismi (sigimissurve ja kisklusest tingitud noorte suurt suremust) esinemist. Sarnaselt käesolevale tööle viitasid ka Kotta jt., (2010) eksperimentaaltööd täiskasvanud kirpvähkide nõrkadele vastastikmõjudele.

Suuremates ruumimastaapides toimivad keerukamad liigisisised ja liikidevahelised interaktsioonid ning lisaks uuringus käsitletud faktoritele mõjutavad kirpvähkide liike suur hulk teisi abiootilisi ja biootilisi tegureid. Kirpvähid on näiteks bentilistes ökosüsteemides oluliseks toiduahelalüliliks, kus nendest toituvad mitmed selgroogsed loomad (Kotta jt., 2010). Samuti võivad suuremastaapsed keskkonnahäirigud ületada bioloogiliste interaktsioonide mõju ning seeläbi modifitseerida kirpvähkide koosluste iseloomu kogu Läänemere rannikualadel (Herkül jt., 2006).

Selle magistr töö tulemustele tuginedes võib kokkuvõtvalt väita, et täiskasvanud *G. tigrinus* ei avaldanud negatiivset mõju kohalikele täiskasvanud kirpvähkidele kisklussurve ja/või konkurentsi läbi. Kohalike kirpvähkide populatsioonide arvukuse vähenemine ning *G. tigrinus* arvukuse ja leviku pidev suurenemine Läänemere kirdeosas on eelkõige tingitud invasiivse liigi suuremast sigimisvõimekusest, mis hõlmab nii varajasemat sigimisperioodi algust kui ka sigimist väiksema individuaalse kehakaalu juures. Lisaks on oluline kirpvähkidele omane kisklus, mis valimatult detsimeerib kirpvähkide noorjärke. Lisaks eelpooltoodule talub *G. tigrinus* laialdast keskkonnatingimuste varieerumist võrreldes kohalike kirpvähkidega. Kõik eelmainitud tegurid illustreerivad *G. tigrinus* suurt

invasioonipotentsiaali ning võimaliku levikuareaali laiendamist nii Läänemeres kui ka teistes mereökosüsteemides.

Kokkuvõte

Viimase paari kümnendi vältel on Läänemere põhjapoolne osa kogunud suuremat invasioonisurvet kui kunagi varem. Tihti on invasiivsete liikide lisandumine merekeskkonda ballastvee vahetuse, vesiviljeluse või ka laevade põhja külge kinnitunud elusorganismide juhusliku transpordi tulemus. Kirpvähki *Gammarus tigrinus* peetakse üheks agressiivsemaks invasiivseks liigiks, kes lähiminevikus on Läänemerd koloniseerinud. Viimasel kümnendil laiendas *G. tigrinus* väga kiiresti oma levikuala Läänemere kirdeosas ja avaldas seeläbi suurt mõju rannikumere põhjaelustiku koosluste toimimisele.

Käesoleva magistritöö käigus teostati kaks eksperimenti – eksperiment mereakvaariumis ja looduskeskkonnas. Töö konkreetseteks eesmärkideks oli uurida (a) millist mõju avaldab *G. tigrinus* kohalikele kirpvähilistele nii täiskasvanud kui ka juveniilses staadiumis ning (b) uurida milliste ökoloogiliste mehhanismide läbi on tagatud invasiivse kirpvähi arvukuse tõus ning kohalike liikide arvukuse langus.

Katsete tulemused näitasid, et uuritud koosluste puhul ilmnes selge statistiline erinevus kirpvähiliste paljunemisvõimes. Akvaariumid, kus esines ainult *G. tigrinus* esines juveniile ligikaudu neli korda rohkem võrreldes akvaariumitega, kus esinesid vaid kohalikud kirpvähid. Eksperimentide käigus ilmnes samuti, et kirpvähkide koosluste liigiline koosseis ning vetikate olemasolu avaldasid statistiliselt olulist koosmõju noorjärkude asustustihedusele. Vetikate olemasolu vähendas oluliselt kisklussurvet juveniilidele. Üldjuhul erinevate täiskasvanud kirpvähiliikide kisklussurve kirpvähkide noorjärkudele statistiliselt ei erinenud.

Käesolev uuring tõestas, et kohalike kirpvähiliste arvukuse vähenemine Läänemere kirdeosas on potentiaalselt põhjustatud invasiivse *G. tigrinus* suurest paljunemisvõimest ning kõiki kirpvähilisi iseloomustavast tugevast kisklussurvest. Uuringust võib järeldada, et *G. tigrinus* lisandumine Eesti rannikumerre ning kogu Läänemere ökosüsteemi võib viia kohalike kirpvähiliste arvukuse märkimisväärsele vähenemisele, mis omakorda võib viia muutusteni rannikumere koosluste toimimises.

Summary

Invasive amphipod *Gammarus tigrinus* in the Baltic Sea – ecology and distribution

Throughout the past decades the northern region of the Baltic Sea has experienced an unprecedented rate of biological invasions. The spread of invasive species in the marine environment has been often linked to the exchange of ballast water, aquaculture or hull fouling. The amphipod *Gammarus tigrinus* has been displayed as one of the most aggressive invaders among the recent non-indigenous species colonizing the Baltic Sea. *G. tigrinus* has been rapidly expanding its distribution over the last decade in the north eastern Baltic Sea, potentially modifying benthic community structure and functioning throughout the whole coastal zone.

This thesis consists of two experiments: an outdoor aquarium experiment and an in situ meshbag experiment. The central aims of this study were to investigate (a) the effect of invasive *G. tigrinus* to local juvenile and adult gammarids and (b) determine the ecological mechanisms responsible for the successful spread of *G. tigrinus* and decrease in abundance of local gammarid populations

The results revealed strong statistical significance in the reproductive potential of gammarids. Aquaria seeded only with *G. tigrinus* had four times more juveniles compared to aquaria with only native gammarids. Experiments also showed that the presence of algae together with species specific community composition significantly affected the abundance of juvenile amphipods. The presence of algae significantly reduced the predation pressure on juveniles. Moreover, almost all adult gammarids exerted a significant predation pressure on juvenile amphipods.

The current study demonstrated that the mechanism of how *G. tigrinus* replaces the native amphipods in the north-eastern region of the Baltic Sea is related to high reproductive capacity of the invasive species coupled with strong predatory behaviour towards juveniles displayed by all adult gammarid species. It can be concluded that the introduction of *G. tigrinus* in the Estonian waters and in the Baltic Sea may result in the decrease of local gammarids that in turn may affect the functioning of coastal ecosystems throughout the Baltic Sea area.

Tänuavaldused

Avaldan tänu oma juhendajale Jonne Kottale igakülgse abi eest töö läbi viimisel. Samuti avaldan tänu Jonne Kottale ja Kristjan Herkülilie katse läbiviimisel ning andmete analüüsil ning tänan ka Tiina Paalmet, kes aitas parandada tekstis leiduvaid eesti keelseid õigekirjavigu. Töö on läbi viidud institutsionaalse uurimistoetuse IUT02-20 abil. Uuringut rahastas veel European Community's Seventh Framework Programme (FP7/2007-2013), Grant Agreement No. 266445 for the Vectors Change in Oceans and Seas marine Life, Impact on Economics Sectors (VECTORS).

Kasutatud kirjandus

- Alil, B.S.G., Archini, A.M., Mbrogi, A.O.C., Inchin, D.M., 2014. International arrivals: widespread bioinvasions in European Seas 26, 152-171.
- Ba, J., Hou, Z., Platvoet, D., Zhu, L., Li, S., 2010. Is *Gammarus tigrinus* (Crustacea, Amphipoda) becoming cosmopolitan through shipping? Predicting its potential invasive range using ecological niche modeling. *Hydrobiologia* 649, 183-194.
- Bailey, R.J.E., Dick, J.T. A., Elwood, R.W., MacNeil, C., 2006. Predatory interactions between the invasive amphipod *Gammarus tigrinus* and the native opossum shrimp *Mysis relicta*. *J. North Am. Benthol. Soc.* 25, 393-405.
- Bonsdorff, E., 2006. Zoobenthic diversity-gradients in the Baltic Sea: Continuous post-glacial succession in a stressed ecosystem. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 330, 383-391.
- Bousfield, E. L., 1958. Fresh-water amphipod crustaceans of glaciated North America. *Can. Field Nat.* 72, 55-113.
- Bousfield, E. L., 1973. Shallow-water *Gammaridean Amphipoda* of New England. Cornell University Press, London.
- Bulnheim, H.P., 1979. Comparative studies on the physiological ecology of five euryhaline *Gammarus* species. *Oecologia* 44, 80-86.
- Chambers, M.R. 1977. The population ecology of *Gammarus tigrinus* (Sexton) in the reed beds of the Tjeukemeer. *Hydrobiologia* 53, 155-164.
- Costa, F.O., Costa, M.H., 1999. Life history of the amphipod *Gammarus locusta* in the Sado estuary (Portugal). *Acta Oecologica* 20, 305-314.
- Daunys, D., Zettler, M.L., 2006. Invasion of the North American amphipod (*Gammarus tigrinus* Sexton, 1939) into the Cronian Lagoon, South-Eastern Baltic Sea. *Acta Zool. Litu.* 16, 20-26.
- Dennert, H. G., 1973. Notes on some euryhaline gammarids (Crustacea, Amphipoda) from the west-coast of Norway. - *Bijdragen tot de dierkunde*, 43, 160 - 172.
- Devin, S., Beisel, J.N., 2007. Biological and ecological characteristics of invasive species: A gammarid study. *Biol. Invasions* 9, 13–24.
- Dick, J.T.A., 1996. Post-Invasion Amphipod Communities of Lough Neagh, Northern Ireland: Influences of Habitat Selection and Mutual Predation. *J. Anim. Ecol.* 65, 756–767.
- Duffy, E., Hay, M.E., 1991. Food and shelter as determinants of food choice by an

- herbivorous marine amphipodi. *Ecology* 72, 1286-1298.
- Duffy, J.E., 2001. Grazer diversity, functional redundancy, and productivity in seagrass beds: An experimental test. *Ecology* 82, 2417-2434.
- Duncan, R.P., Williams, P.A., 2002. Ecology: Darwin's naturalization hypothesis challenged. *Nature* 417, 608-609.
- Fenchel, T. M., Kolding, S., 1979. Habitat selection and distribution patterns of five species of the amphipod genus *Gammarus*. *Oikos* 33, 316-322.
- Gaston, K. J., Spicer, J. I., 2001. The relationship between range size and niche breadth: a test using five species of *Gammarus* (*Amphipoda*). *Global Ecol. Biogeogr.* 10, 179-188.
- Grabowski, M., Bacela, K., Konopacka, A., 2007. How to be an invasive gammarid (*Amphipoda: Gammaroidea*) - Comparison of life history traits. *Hydrobiologia* 590, 75-84.
- Grigorovich, I.A., Kang, M. and Ciborowski, J.J.H., 2005. Colonization of the Laurentian Great Lakes by the amphipod *Gammarus tigrinus*, a native of the North American Atlantic coast. *J. Great Lakes Res.* 31, 333-342.
- Haahtela, I., 1969. The open sea occurrence of the species of the genus *Gammarus* (*Crustacea, Amphipoda*). *Limnologica* 7, 53-61.
- Herkül, K., Kotta, J., Kotta, I., Orav-Kotta, H., 2006. Effects of physical disturbance, isolation and key macrozoobenthic species on community development, recolonisation and sedimentation processes. *Oceanologia* 48, 267-282.
- Herkül, K., Kotta, J., 2007. New records of the amphipods *Chelicorophium curvispinum*, *Gammarus tigrinus*, *G. duebeni*, and *G. lacustris* in the Estonian coastal sea. *Proc. Est. Acad. Sci. Biol. Ecol.* 56, 290-296.
- Herkül, K., Kotta, J., Püss, T., Kotta, I., 2009. Crustacean invasions in the Estonian coastal sea. *Est. J. Ecol.* 58, 313-323.
- Hulme, P.E., 2009. Trade, transport and trouble: Managing invasive species pathways in an era of globalization. *J. Appl. Ecol.* 46, 10-18.
- Jazdzewski, K., 1973. Ecology of gammarids in the Bay of Puck. *Oikos Supplementum*, 15, 121-126.
- Jazdzewski, K., Konopacka, A., Grabowski, M., 2004. Recent drastic changes in the gammarid fauna (*Crustacea, Amphipoda*) of the Vistula River deltaic system in Poland caused by alien invaders. *Diversity and Distributions* 10, 81-87
- Järvekülg, A., 1970. Väinamere põhjaloomastik. Rmt.: E. Kumari (toimet.) Lääne-Eesti

- rannikualade loodus. Tallinn, 42-59.
- Järvekülg, A., 1979. Põhjaloomastik Läänemere idaosas (Donnaja fauna vostožnoi tšasti Baltiiskovo morja). Tallinn.
- Kelly, D.W., Muirhead, J.R., Heath, D.D., Macisaac, H.J., 2006. Contrasting patterns in genetic diversity following multiple invasions of fresh and brackish waters. *Mol. Ecol.* 15, 3641-3653.
- Kerckhof, F., Haelters, J., Gollasch, S., 2007. Alien species in the marine and brackish ecosystem: The situation in Belgian waters. *Aquat. Invasions* 2, 243-257.
- Kinzler, W., Maier, G., 2006. Selective predation by fish: A further reason for the decline of native gammarids in the presence of invasives? *J. Limnol.* 65, 27-34.
- Kolding, S. 1981. Habitat selection and life cycle characteristics of five species of the Amphipod genus *Gammarus* in the Baltic. *Oikos* 37, 173-178.
- Kolding, S., Fenchel, T.M., 1981. Patterns of reproduction in different populations of five species of the amphipod genus *Gammarus*. *Oikos* 37, 167-172.
- Kotta, J., Orav-Kotta, H., Paalme, T., Kotta I., Kukk, H., 2006. Seasonal changes in situ grazing of the mesoherbivores *Idotea baltica* and *Gammarus oceanicus* on the brown algae *Fucus vesiculosus* and *Pylaiella littoralis* in the central Gulf of Finland, Baltic Sea. *Hydrobiologia* 554, 117-125.
- Kotta, J., Orav-Kotta, H., Herkül, K., 2010. Separate and combined effects of habitat-specific fish predation on the survival of invasive and native gammarids. *J. Sea Res.* 64, 369-372.
- Kotta, J., Orav-Kotta, H., Herkül, K., Kotta, I., 2011. Habitat choice of the invasive *Gammarus tigrinus* and the native *Gammarus salinus* indicates weak interspecific competition. *Boreal Environ. Res.* 16, 64-72.
- Kraufvelin, P., Salovius, S., 2004. Animal diversity in Baltic rocky shore macroalgae: Can *Cladophora glomerata* compensate for lost *Fucus vesiculosus*? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 61, 369-378.
- Kraufvelin, P., Salovius, S., Christie, H., Moy, F.E., Karez, R., Pedersen, M.F., 2006. Eutrophication-induced changes in benthic algae affect the behaviour and fitness of the marine amphipod *Gammarus locusta*. *Aquat. Bot.* 84, 199-209.
- Kerckhof, F., Haelters, J., Gollasch, S., 2007. Alien species in the marine and brackish ecosystem: the situation in Belgian waters. *Aquat. Inv.* 2, 243-257.
- Lenz, M., da Gama, B.A.P., Gerner, N. V., Gobin, J., Grüner, F., Harry, A., Jenkins, S.R.,

- Kraufvelin, P., Mummelthei, C., Sareyka, J., Xavier, E.A., Wahl, M., 2011. Non-native marine invertebrates are more tolerant towards environmental stress than taxonomically related native species: Results from a globally replicated study. *Environ. Res.* 111, 943-952.
- Lippert, H., Iken, K., Rachor, E., 2001. Macrofauna associated with macroalgae in the Kongsfjord (Spitsbergen). *Polar Biol.* 24, 512-522.
- Loomade elu. 1982. Rmt.: A. Järvekül (toimet.) Selgrootud, 2. Tallinn.
- Lundberg, C., 2013. Eutrophication, risk management and sustainability. The perceptions of different stakeholders in the northern Baltic Sea. *Mar. Pollut. Bull.* 66, 143-150.
- Lyons, D.A., Arvanitidis, C., Blight, A.J., 2014. Macroalgal blooms alter community structure and primary productivity in marine ecosystems. *Global. Chang. Biol.* 20, 2712-2724.
- MacNeil, C., Prenter, J., 2000. Differential microdistributions and interspecific interactions in coexisting native and introduced *Gammarus* spp. (*Crustacea: Amphipoda*). *J. Zool.* 251, 377-384.
- Manchester, S.J., Bullock, J.M., 2000. The impacts of non-native species on UK biodiversity and the effectiveness of control. *J. Appl. Ecol.* 37, 845-864.
- Myers, A. A., 1993. Dispersal and endemism in gammaridean Amphipoda. *J. Nat. Hist.* 27, 901-908.
- Naylor, R., Williams, S.L., Strong, D.R., 2001. Aquaculture - A gateway for exotic species. *Science.* 294, 1655-1666.
- Nehring, S., Leuchs, H., 1999. The BfG-Monitoring in the German North Sea estuaries : Macrozoobenthos the macrozoobenthos of the German North Sea Estuaries. *Senckenbergiana maritima.* 29, 107-111.
- Nijssen, H. Stock, J.H., 1966. The amphipod, *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939, introduced in the Netherlands (Crustacea). *Beaufortia* 13, 197-206.
- Normant, M., Feike, M., Szaniawska, A., Graf, G., 2007. Adaptation of *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939 to new environments-Some metabolic investigations. *Thermochim. Acta.* 458, 107-111.
- Ojaveer, H., Kotta, J., 2015. Ecosystem impacts of the widespread non-indigenous species in the Baltic Sea: literature survey evidences major limitations in knowledge. *Hydrobiologia* 750, 171-185.
- Orav-Kotta, H., Kotta, J., Herkül, K., Kotta, I., Paalme, T., 2009. Seasonal variability in the

- grazing potential of the invasive amphipod *Gammarus tigrinus* and the native amphipod *Gammarus salinus* (*Amphipoda: Crustacea*) in the northern Baltic Sea. *Biol. Invasions* 11, 597-608.
- Pienimäki, M., Helavuori, M., Leppäkoski, E., 2004. First findings of the North American amphipod *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939 along the Finnish coast. *Memoranda pro Societas Fauna et Flora Fennica* 80, 17-19.
- Pinkster, S., 1975. The introduction of the alien amphipod *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939 (*Crustacea, Amphipoda*) in the Netherlands and its competition with indigenous species. *Aquat. Ecol.* 9, 131-138.
- Pinkster, S., Smit, H., de Jong, N., 1977. The introduction of the alien amphipod *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939, in the Netherlands and its competition with indigenous species. *Crustaceana Supplements* 4: 91-105.
- Pinkster, S., Scheepmaker, M., Platvoet, D., Broodbakker, N., 1992. Drastic changes in the amphipod fauna (*Crustacea*) of Dutch inland waters during the last 25 years. *Bijdragen tot de Dierkunde* 61, 193-204.
- Piscart, C., Maazouzi, C., Marmonier, P., 2008. Range expansion of the North American alien amphipod *Gammarus tigrinus*. *Aquat. Invasions* 3, 449-453.
- Pyšek, P., Jarošková, V., Hulme, P.E., Pergl, J., Hejda, M., Schaffner, U., Vila, M., 2012. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: The interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Glob. Chang. Biol.* 18, 1725-1737.
- Ricciardi, A., Cohen, J., 2007. The invasiveness of an introduced species does not predict its impact. *Biol. Invasions* 9, 309-315.
- Ricciardi, A., Avlijas, S., Marty, J., 2012. Forecasting the ecological impacts of the *Hemimysis anomala* invasion in North America: Lessons from other freshwater mysid introductions. *J. Great Lakes Res.* 38, 7-13.
- Ricciardi, A., Hoopes, M.F., Marchetti, M.P., Lockwood, J.L., 2013. Progress toward understanding the ecological impacts of nonnative species. *Ecol. Monogr.* 83, 263-282.
- Rygg, B., 1972. Factors controlling the habitat selection of *Gammarus duebeni* Lillj. (*Crustacea, Amphipoda*) in the Baltic. *Ann. Zool. Fennici.* 9, 172-183.
- Riel, C. Van, Healy, E.P., Velde, G. Van Der, Vaate, D., 2007. Interference competition among native and invader amphipods. *Acta Oecologica* 31, 282-289.
- Ruiz, G.M., Carlton, J.T., Grosholz, E.D., Hines, A.H., 2015. Global invasions of marine

- and estuarine habitats by non-indigenous species : mechanisms, extent, and consequences. *Am. Zool.* 37, 621-632.
- Sareyka, J., Kraufvelin, P., Lenz, M., Lindström, M., Tollrian, R., Wahl, M., 2011. Differences in stress tolerance and brood size between a non-indigenous and an indigenous gammarid in the northern Baltic Sea. *Mar. Biol.* 158, 2001-2008.
- Sea, B., Lehtoranta, J., 2011. Internal nutrient in external load : of eastern gulf fluxes counteract decreases the case of the estuarial Finland, *Sea St . Petersburg l. Ambio* 30, 195-201.
- Sexton, E.W., 1939. A new species of *Gammarus* (*G. tigrinus*) from Droitwich District. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 23, 543-551.
- Strayer, D.L., 2012. Eight questions about invasions and ecosystem functioning. *Ecol. Lett.* 15, 1199-1210.
- Strayer, D.L., Eviner, V.T., Jeschke, J.M., Pace, M.L., 2006. Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends Ecol. Evol.* 21, 645-651.
- Sylvester, F., MacIsaac, H.J., 2010. Is vessel hull fouling an invasion threat to the Great Lakes? *Divers. Distrib.* 16, 132-143.
- Thomsen, M.S., Olden, J.D., Wernberg, T., Griffin, J.N., Silliman, B.R., 2011. A broad framework to organize and compare ecological invasion impacts. *Environ. Res.* 111, 899-908.
- Wijnhoven, S., Van Riel, M.C., Van Der Velde, G., 2003. Exotic and indigenous freshwater gammarid species: Physiological tolerance to water temperature in relation to ionic content of the water. *Aquat. Ecol.* 37, 151-158.
- van Maren, M. J., 1978. Distribution and ecology of *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939 and some other amphipod crustacean near Beaufort (North Carolina. U.S.A.). *Bijdragen tot de dierkunde* 48: 45-56.
- Zettler, M.L., 2001. Some malacostracan crustacean assemblages in the southern and western Baltic Sea. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge* 9, 127-143.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Holger Jänes

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Invasiivne kirpvähk *Gammarus tigrinus* Läänemeres – Levik ja ökoloogia“, mille juhendaja on

PhD Jonne Kotta

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 alates 31.12.2015 kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

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

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