

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

Kristi Källo

**Ümarmudila (*Neogobius melanostomus*) kasvukiirus Eesti
rannikumeres ning sinna suubuvates jõgedes**

Magistritöö

Juhendajad:
Mehis Rohtla, PhD
Roland Svirgsden, MSc

Tartu 2019

Ümarmudila (*Neogobius melanostomus*) kasvukiirus Eesti rannikumeres ning sinna suubuvates jõgedes

Ümarmudil on Läänemeres ulatuslikult levinud invasiivne võõrliik. Teadaolevalt moodustus Eestis ümarmudila stabiilne asurkond 2005. aastal, pärast mida on liik levinud üle kogu Eesti rannikumere. Käesolevas töös uuriti kasvu kui olulist elukäiguomadust ning seda mõjutavaid tegureid. Uurimuse tulemusel leiti, et ümarmudila kasv varieerub rannikumere erinevates piirkondades ning see varieeruvus on seotud esmasest introduktioonist möödunud ajaga – hiljem asustatud piirkondades kasvavad isendid kiiremini. Töös oletati, et leitud mustrid on tingitud mitmete tegurite mõjust, neist olulisemad on liigikaaslaste arvukus, toidubaas ning elupaikade kvaliteet. Otoliiidi mikrokeemilise analüüsi tulemusel leiti, et Eesti rannikujõgedest püütud ümarmudilatest on 95% pärit rannikumerest ning hiljem oma elu jooksul jõkke suundunud. Lisaks leiti, et jõgede ümarmudilate kasv on aeglasem ning konditsioon madalam kui merest püütud ümarmudilatel. Täpsed jõkke suundumise põhjused ei ole teada, kuid käesolevas töös järeldati, et jõkke suunduvad konkurentsisis nõrgemad kalad.

B260 Hüdrobioloogia, mere-bioloogia, veeökoloogia, limnoloogia

Märksõnad: Ümarmudil, invasiivne võõrliik, kasvukiirus

Growth rate of round goby (*Neogobius melanostomus*) in the costal sea and rivers of Estonia

Round goby (*Neogobius melanostomus*) is an abundant invasive non-indigenous species in the Baltic Sea. A permanent population of round gobies was established in 2005, followed by a dispersion all over the Estonian coastal area. In the current study, growth rate of round goby in the Estonian coastal sea and rivers was investigated. In the coastal sea, growth rate of round goby varied among different locations. To a large extent, changes in growth were explained by the initial time of introduction to the specific area. Fish from newly established areas grew faster compared to areas where more time had passed from the initial introduction. In addition, it was hypothesised that other factors like round goby abundance and habitat quality has an effect on individual growth. It was found that 95% of round gobies caught from the rivers originated from the sea and migrated to rivers sometime during their life. It was hypothesised that less competitive fish migrate to rivers to utilise it as an alternative habitat. Growth rate of round gobies caught from rivers was slower compared to growth rate of round gobies caught from the coastal sea.

B260 Hydrobiology, marine biology, aquatic ecology, limnology

Keywords: Round goby, invasive non indigenous species, growth rate

SISUKORD

1. SISSEJUHATUS.....	6
2. ÜMARMUDILA INVASIOONI ÖKOLOOGIA	8
2.1 Ümarmudila invasiooni ajalugu	8
2.2 Ümarmudila invasiivsust soosivad tegurid	9
2.3 Ümarmudila mõju kooslustele	10
2.4 Ümarmudila levimismustrid ning seda mõjutavad tegurid	12
2.5 kasvukiirus ning seda mõjutavad tegurid	13
3. MATERJAL JA MEETODID.....	15
3.1 Kalade püügimethodika.....	15
3.1.1 Ümarmudila proovide kogumine rannikumerest.....	15
3.1.2 Ümarmudila proovide kogumine jõest.....	16
3.2 Kalade ning otoliitide püügi järgne käsitlemine.....	16
3.2.1 Otoliitidelt vanuse määramine.....	16
3.2.2. Mikrokeemiline analüüs	17
3.3 Andmeanalüüs.....	17
3.4 Autori roll töös	20
4. TULEMUSED.....	21
4.1 andmestiku kirjeldamine ning tagasiarvutamine	21
4.2 Rannikumerest püütud kalade kasv	22
4.3 Jõgedest püütud kalad	25
4.3.1 Mikrokeemia tulemused.....	25
4.3.2 Jökke siirdunud kalade kasv ja konditsioon	26
5. ARUTELU	28
5.1 Kalade kasvukiirus rannikumeres	28
5.2 Ümarmudila invasioon jõgedesse.....	33
KOKKUVÕTE.....	36
SUMMARY	38
TÄNUSÕNAD.....	40
KASUTATUD KIRJANDUS	41
LISAD.....	52

1.SISSEJUHATUS

Liikide looduslik levimine erinevatel ruumi- ja ajaskaaladel on looduses tavapärane protsess, kuid üha intensiivistuv inimtegevus ning globaliseerumine on seda oluliselt kiirendanud ja laiendanud (Drake ja Lodge, 2004; Pyšek *et al.*, 2010). Inimtegevusega kaasneva liikide levimise tagajärjel on tekkinud oluline küsimus selle mõjust kohalikele kooslustele ning populatsioonidele (Didham *et al.*, 2005). Seda enam, et lisaks elupaikade hävimisele peetakse võõrliikide levimist üheks olulisimaks liigilist mitmekesisust ohustavaks teguriks. Veeorganismide levimisel on laevatamine üks olulisim vektor liikide (mitte-tahtlikul) transpordil nende looduslikust levialast seni asustamata piirkondadesse (Ruiz *et al.*, 1997; Wonham *et al.*, 2000). Laeva ballastveega on võimalik kaasa võtta palju erinevate taksonite esindajaid, alates fütoplanktonist kuni kaladeni, transportides neid suhteliselt lühikese ajaga suhteliselt kaugele ning võimaldades seega uute asurkondade tekke väljaspool loodusliku leviala (Cariton ja Geller, 1993).

Läänemeri on intensiivselt laevatatav veekogu (HELCOM, 2010), mistõttu võõrliikide sattumine sinna on väga tõenäoline (Bax *et al.*, 2003). Läänemerest on seni leitud 118 võõrliiki, kellest 90 omab alalist asurkonda (HELCOM, 2012). Eelduste kohaselt on pooled neist siia levinud just laevatranspordiga. Nende hulgas on ka invasiivne võõrliik ümarmudil (*Neogobius melanostomus*), kes esmakordselt avastati 90-ndate aastate alguses Poola rannikumerest ning on pärast seda laialdaselt levinud üle kogu Läänemere (Sapota ja Skóra, 2005; Kotta *et al.*, 2016). Eestis tabati esimene isend 2002. aastal (Internet 1.), pärast mida on liik levinud küllaltki lühikese ajaga üle kogu Eesti rannikumere (EMI, 2017).

Ümarmudila puhul on oletatud, et tegemist võib olla ulatuslikku negatiivset mõju omava liigiga (Karlson *et al.*, 2007; Rakauskas *et al.*, 2008; Rakauskas *et al.*, 2013). Ümarmudila mõju ulatuse defineerimine võib olla keeruline, sest tihti puuduvad ümarmudila invasioonile eelneva aja kohta käivad võrdlusandmestikud. Ümarmudila invasiooni ökoloogia ning bioloogia laiaskaalaline uurimine on äärmiselt oluline liigi mõju ulatuse paremaks hindamiseks, et seeläbi potentsiaalselt ümarmudila negatiivset mõju kohalikele kooslustele võimalusel ennetada ning vähendada. Seda enam, et ümarmudil on mitmetes Läänemere piirkondades muutunud väga arvukaks kalaliigiks (Sapota ja Skóra, 2005; Rakauskas *et al.*, 2013).

Tihti iseloomustab invasiivseid liike vahetult pärast esmast introduktsiooni uude piirkonda kiirem kasvukiirus võrreldes loodusliku leviala või varem asustatud piirkondadega (Bøhn *et al.*, 2004; Carol *et al.*, 2009; Brandner *et al.*, 2013). Ka üarmudila puhul on leitud, et kõigest paari aasta möödumisel esinevad eri aegadel asustatud populatsioonides kasvu erinevused - hilisemalt asustatud piirkondi iseloomustab kiirem kasvukiirus (Grul'a *et al.*, 2012; Gutowsky ja Fox, 2012; Azour *et al.*, 2015). Kasv on oluline elukäiguomadus, mis on lõivsuhtes mitmete teiste elukäiguomadustega ning mõjutab seeläbi olulisel määral isendi evolutsioonilist edukust (Nyeste *et al.*, 2017; Jarry *et al.*, 2018). Läänemere siseselt on üarmudila kasv vähe uuritud elukäiguomadus, mistõttu on käesoleva töö eesmärk välja selgitada, kuidas kasv varieerub Eesti rannikumere eri piirkondasid ning rannikujõgesid asustaval üarmudilal populatsioonide vahel ning arutleda neid mõjutavate võimalike tegurite üle. Läänemeres on viimastel aastatel mitmetes piirkondades registreeritud üarmudila sekundaarne levimine rannikualalt jõgedesse, seda ka Eestis (Verliin *et al.*, 2017; Rakauskas *et al.*, 2018; Puntila *et al.*, 2018; Christoffersen *et al.*, 2019). Lisaks on töö eesmärk välja selgitada jõkke siirdunud kalade päritolu ning selle elukäiguvaliku mõju kasvule.

Tööhüpoteesid olid järgmised: (I) üarmudila kasv erineb tulenevalt invasiooni arengujärgust erinevates rannikumere piirkondades; (II) rannikujõgedest püütud kalade kasvukiirus on oluliselt madalam kui meres elavatel liigikaaslastel.

2. ÜMARMUDILA INVASIOONI ÖKOLOOGIA

2.1 ÜMARMUDILA INVASIOONI AJALUGU

Ümarmudil on looduslikult pärit Ponto-Kaspia regioonist – Mustast, Kaspia, Aasovi ning Marmara merest ja teistest väiksematest ümbritsevatest veekogudest (Москалькова, 1996). Ümarmudila esimene registreeritud leid Läänemerest pärineb 1990. aastast Poolast, Gdanski lahest (Sapota ja Skóra, 2005). Pärast esmast introduktsiooni on ümarmudil oma leviala laiendanud kogu Läänemere ulatuses, levides Botnia ja Soome lahest Taani väinadeni (Azour *et al.*, 2015; Kotta *et al.*, 2016). Kusjuures leidub teda lisaks ka Kattegatis (Puntila *et al.*, 2018). Lisaks Läänemerele leidub teda Euroopas võõrliigina ka suuremates jõgedes, näiteks Reinis, Elbes ning Doonau ülemjooksul (Polačik *et al.*, 2009; Kalchhauser *et al.*, 2013; Roche *et al.*, 2015)

Esimestel aastatel pärast Gdanski lahte levimist, püsis ümarmudil lahes paiksenas, kuid 90-ndate aastate lõpus ning uue sajandi alguses hakkas liik kiiresti lahest välja levima (Puntila *et al.*, 2018). Ajaliselt toimus see esialgu mööda Poola rannikut lääne suunas ning seejärel ka ida suunas. Ümarmudila levikuvektorid Läänemere siseselt ei ole täpselt teada, kuid tegemist on arvatavasti seguga looduslikust ja abistatud levimisest (Björklund ja Almqvist, 2010; Rakauskas *et al.*, 2013; Azour *et al.*, 2015). 1990-ndate aastate alguses toimus ümarmudila eraldiseisev invasioon ka Suurde järvistusse Põhja-Ameerikas, kus sarnaselt Läänemerega on ümarmudilast saanud invasiivne võõrliik (Kornis *et al.*, 2012), ohustades kohalike koosluste loomupärast toimimist ning tasakaalu (Strayer, 1999; Corkum *et al.*, 2004; Kornis *et al.*, 2012).

Eestist tabati ümarmudil esmakordselt 2002. aastal Pärnu lahest (Internet 1), kuid stabiilsem asurkond moodustus teadaolevalt hoopis 2005. aastal Muuga lahes (Nurkse, 2017). Arvukuse hüppeline kasv sai alguse 2009. aastal Muuga lahest, pärast mida on ümarmudil kiiresti levinud üle kogu Eesti rannikuala (Tabel 1), sealhulgas ka meie rannikujõgedesse (Verliin *et al.*, 2017). Pärast esmast introduktsiooni uutele aladele on toimunud mitmes piirkonnas ümarmudila arvukuse kiire tõus, mistõttu moodustab ta mitmetes Läänemere rannikuala piirkondades domineeriva osa kohalikust kalakooslusest (Sapota ja Skóra, 2005; Rakauskas *et al.*, 2013; EMI, 2017).

Kõigi eelduste kohaselt levis ümarmudil Läänemerre laevade ballastveega (Kornis *et al.*, 2012; Mombaerts *et al.*, 2014; Roche *et al.*, 2015). Kuigi täiskasvanud ümarmudila isendid on põhjaeluviisiga, siis noorjärgud liiguvad öösel ka veesambas (Hensler ja Jude, 2007; Hayden ja Miner, 2009), mis seeläbi soodustab nende sattumist ballastvee hulka (Hayden ja Miner, 2009). Lisaks on leitud, et mudillased (*Gobiidae*) on üks tavalisemaid laevade ballastvees esinevaid taksonid (Wonham *et al.*, 2000), mis tõstab seeläbi populatsiooni püsijäämise tõenäosust, tagades uute isendite pideva introduktsiooni nii uutesse kui ka varem asustatud piirkondadesse. Kotta jt. (2016) poolt läbiviitud uurimuses leiti, et lisaks hüdroloogilistele tingimustele seletab sadamate lähedus olulisel määral ümarmudila levimistõenäosuse uude piirkonda. Ümarmudilat iseloomustab uutes asurkondades suur geneetiline varieeruvus, mis omakorda toetab mitmete erinevate introduktsioonisündmuste toimumist (Brown ja Stepien, 2009; Björklund ja Almqvist, 2010).

Tabel 1. Ümarmudila saagikus (ingl. *Catch Per Unit Effort*, CPUE) erinevates Eesti rannikumere kalastikuseire punktides alates ümarmudila esmasest tabamisest nendes piirkondades (14-38 mm silmasuurusega võrgud) (EMI, avaldamata andmed).

Seirepunkt	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018
Matsalu (välislaht)				0,07	0,29	5,43	0,3
Hiiuma (Saarnaki)					0,56	1,94	0,8
Hiiumaa (Sarve)						0,56	0,1
Kihnu	0,07	0,17	4,7	20,83	65,83	108,37	209,27
Kõiguste			1	38,86	124,21	193,64	20,5
Vilsandi (avameri) *		0,07	0,2	4,87	88,6	108,93	26,8
Käsmu	0,31	9,53	67,47	112,36	251,61	336,53	10,86

*Vilsandi saare ümbrusest tabati üks ümarmudila isend ka 2008.aastal, kuid järgmised isendid tabati alles 2013.aastal.

2.2 ÜMARMUDILA INVASIIVSUST SOOSIVAD TEGURID

Ümarmudila plastiline elukäik on oluliselt soosinud liigi invasiooni uutesse piirkondadesse (Kováč *et al.*, 2009). Tegemist on oportunistliku liigiga, kelle toiduvalik võib eri piirkondade vahel oluliselt varieeruda, sõltudes eelkõige kohalike koosluste eripäradest (Skora ja Rzeznik, 2001). Ümarmudil toitub üldjuhul kõige arvukamast

saadaval olevast liigist ning põhjaelustiku koosluse muutumisel on võimeline vahetama toiduobjekte (Polačik *et al.*, 2009; Nurkse *et al.*, 2016).

Ümarmudil on portsjonkudeja, mis tähendab, et ühe sigimishooaja jooksul toimub mitu kudemist (Corkum *et al.*, 1998). Ehk kui esimene kudemine peaks näiteks ebasobivate keskkonnatingimuste tõttu ebaõnnestuma, säilib võimalus, et järgmine kudemine siiski õnnestub. Invasiivseid liike iseloomustab tihti uutes piirkondades elukäiguomaduste mõningane erinemine võrreldes loodusliku areaaliga (Kuhns ja Berg, 1999; Bøhn *et al.*, 2004). Näiteks on Suures järvistus registreeritud, et ümarmudila suguküpsus saabub varem kui nende looduslikus levialas (Corkum *et al.*, 1998; Gutowsky ja Fox, 2012). Sama on leitud ka Doonau ülemjooksul (Kováč *et al.*, 2009).

Invasiivseid liike iseloomustab tihti uutes piirkondades looduslike parasiitide vähenemine või täielik kadumine (Alpert, 2006). See on üks põhjusi miks arvatakse, et ümarmudil on kohalike liikidega konkureerides edukam (Gendron *et al.*, 2012). Ümarmudila puhul on täheldatud, et võrreldes oma loodusliku areaaliga iseloomustab teda uutes piirkondades madalam parasiitidesse nakatumise risk (nakatunud isendite osakaal) ning infektsiooni intensiivsus (ühel isendil leitud parasiitide arv) (Gendron *et al.*, 2012). Samuti on liikide arv, mis ümarmudilal parasiteerivad Läänemeres madalam. Kui Läänemeres on tuvastatud ~30, siis liigi looduslikus areaalis >70 ümarmudilal parasiteerivat liiki (Kvach ja Skóra, 2007; Kvach ja Stepien, 2008; Rakauskas *et al.*, 2008). Üldjuhul on uutes piirkondades ümarmudilal parasiteerivad liigid generalistid (Kvach ja Skóra, 2007). Kuid parasiitide survest vabanemine võib olla ajutine. Kvach jt. (2007) leidsid Poolas, Gdanski lahes läbi viidud uurimuses, et juba paari aasta möödudes tõusis liikide arv, kes ümarmudilal parasiteerivad. Samas on Suures järvistus leitud, et kuigi aja jooksul ümarmudilal parasiteerivate liikide arv tõuseb, jääb see endiselt madalamaks kui kohalikel kalaliikidel (Gendron *et al.*, 2012).

2.3 ÜMARMUDILA MÕJU KOOSLUSTELE

Ümarmudil on põhja-eluviisiga kala, kes toitub eelkõige põhja-selgrootutest (Nurkse, 2017). Seetõttu on oht, et kõrge ümarmudila arvukus võib oluliselt mõjutada põhjaelustiku koosseisu ja arvukust (Kuhns ja Berg, 1999; Brush *et al.*, 2012; Nurkse *et al.*, 2016). Väiksemana (<13cm) toitub ümarmudil eelkõige erinevatest vähilistest (kirpvähid, müsiidid), kuid teatud suuruses (>13 cm) toimub toiduvalikus nihe suuremas

osas karpide poole (Skora ja Rzeznik, 2001; Ustups *et al.*, 2016). Laborikatsetes on registreeritud ka lesta (*Platichthys flesus*) noorjärkude (<14mm) (Schrandt *et al.*, 2016) ning lõhilaste marja toiduks tarbimist (Fitzsimons *et al.*, 2006). Lesta noorjärkude ja ümarmudila elupaigad kattuvad, seega võib ümarmudil otsese kiskluse kaudu lesta populatsioone negatiivselt mõjutada (Ustups *et al.*, 2016).

Ümarmudil on agressiivne ning territoriaalne liik (Dubs ja Corkum, 1996), mistõttu võib ta otsese konkurentsi läbi teisi liike samast elupaigast välja tõrjuda (Houghton ja Janssen, 2015; Ustups *et al.*, 2016). Lisaks otsesele konkurentstile on ümarmudil oluline toidukonkurent teistele liikidele, kellega tal on kattuv toidunišš. Näiteks on ümarmudil toidukonkurendiks eelnevalt nimetatud lestale ja kammeljale (*Scophthalmus maximus*), mõjutades see-läbi nende elupaiga ning toiduobjektide valikuid (Ustups *et al.*, 2016; Karlson *et al.*, 2007). Ustups jt. (2016) leidsid Läti rannikualal läbi viidud uurimuses, et ümarmudilal on ühisest toiduniššist tulenevalt potentsiaalselt negatiivne mõju kammelja arvukusele.

Ümarmudila mõju kooslustele ei pruugi olla ainult negatiivne. Mitmed uurimused on leidnud, et üsna kiiresti pärast esmast introduktsiooni on ümarmudilast saanud oluline saakobjekt teistele kaladele (Dietrich *et al.*, 2006; Reyjol *et al.*, 2010; Almqvist *et al.*, 2010; Oesterwind *et al.*, 2017). Näiteks Kieli kanalis Saksamaal leiti, et ümarmudil on oluline toiduobjekt täiskasvanud kohale (*Sander lucioperca*), moodustades aastaajast sõltuvalt kuni 80% koha toidust, mõjutades seeläbi positiivselt koha kasvu ning konditsiooni (Hempel *et al.*, 2016). Ka Eesti rannikumeres on ümarmudilast saanud toiduobjekt teistele liikidele. Näiteks Liversage jt. (2017) leidsid, et olenevalt Eesti rannikuala piirkonnast moodustab ümarmudil keskmiselt 52-83% ahvena maosisu massist. Eestis on ümarmudil toiduobjektiks veel ka räimele (*Clupea harengus*), haugile (*Esox lucius*), kohale ja tursale (*Gadus morhua*) (EMI, avaldamata andmed). Viimastel aastakümnetel on kormorani (*Phalacrocorax carbo sinensis*) ning hallhaigru (*Ardea cinerea*) arvukus mitmetes Läänemere piirkondades oluliselt tõusnud (Herrmann *et al.*, 2014). Seetõttu on spekulieritud, et ümarmudila kõrge arvukus võib potentsiaalselt vähendada lindude poolt põhjustatud kisklussurvet majanduslikult olulistele liikidele, näiteks lestale ja lõhilastele (Bzoma, 1998; Jakubas, 2004; Jepsen *et al.*, 2010; Rakauskas *et al.*, 2013)

2.4 ÜMARMUDILA LEVIMISMUSTRID NING SEDA MÕJUTAVAD TEGURID

Ümarmudila looduslik levimine toimub küllaltki kiires tempos. Erinevate uurimuste kohaselt on ümarmudil võimeline oma asurkonda laiendama kiirusega 6-30 km/a (Brownscombe ja Fox, 2012; Rakauskas *et al.*, 2013; Azour *et al.*, 2015; Ustups *et al.*, 2016). Ümarmudilat iseloomustab võime asustada väga erinevaid elupaiku (kiviseid, liivaseid, mudaseid), eelistades kõige enam kiviseid ja kõige vähem mudaseid elupaiku (Ray ja Corkum, 2001; Young *et al.*, 2010). Ümarmudila võime hõivata suure varieeruvusega elupaikasad tuleneb sellest, et suuremad ja tugevamad isendid võivad tõrjuda väiksemad kvaliteetsematest (kivisematest) elupaikadest välja, kes on sel juhul sunnitud kasutama suboptimaalseid elupaikasad (Young *et al.*, 2010).

Ümarmudilal on asustustihedusest sõltuv levimine arvatavasti olulisim loodusliku levimist mõjutav tegur (Gutowsky ja Fox, 2012; Azour *et al.*, 2015). Ümarmudila puhul on näidatud, et uutes piirkondades on isendite kasv kiirem ning konditsioon parem kui varem asustatud piirkondades (Azour *et al.*, 2015). Muutused kasvus ja konditsioonis toimuvad lühikese aja vältel, näiteks leidsid Azour jt. (2015) Taani väinadest püütud ümarmudilate puhul, et juba paar aastat pärast esmast introduktsiooni on kalade kasv ja konditsioon alanenud ja seda eeldatavasti just kõrgeast asustustihedusest tingituna. Lisaks sellele, et elukäiguomadused erinevad asurkondade vahel, võivad need erineda ka ühe asurkonna siseselt. Gutowsky jt. (2012) poolt Suures järvistus läbi viidud uurimuses leiti, et ümarmudila kasv on asurkonna äärealadel oluliselt kiirem ja suguküpsus saavutatakse varem kui asurkonna keskosas. Äärealasid iseloomustab väiksem liigisisene konkurents ning suurem toidubaas (Raby *et al.*, 2010).

Nii Suures järvistus kui ka Läänemeres on ümarmudil laiendamas oma leviala ka ümbritsevatesse jõgedesse. Läänemeres on registreeritud ümarmudila sekundaarne levimine merest jõkke Eestis, Rootsis, Leedus ja Taanis (Verliin *et al.*, 2017; Puntila *et al.*, 2018; Rakauskas *et al.*, 2018; Christoffersen *et al.*, 2019). Ümarmudilad on üldjuhul tabatud jõgede suudmealadel, seega on eeldatud, et tegemist on merest jõkke suundunud kaladega (Rakauskas *et al.*, 2018). Siiani ümarmudila kudemist nendes jõgedes registreeritud ei ole.

2.5 KASVUKIIRUS NING SEDA MÕJUTAVAD TEGURID

Kasv on keeruline elukäigu omadus, mida mõjutavad mitmed eksogeensed ja endogeensed tegurid (Wootton, 2012). Eksogeensetest on olulisemad toit, temperatuur ja soolsus ning endogeensetest genotüüp ja füsioloogia. Lisaks on kasv lõivsuhtes mitmete teiste oluliste elukäiguomadustega, näiteks vanus suguküpsuse saabumisel ja migratoorsetel liikidel vanus rände alustamisel (Nyeste *et al.*, 2017; Jarry *et al.*, 2018).

Ümarmudil on eurühaliinne kalaliik, kelle kasv on oluliselt soolsusest mõjutatud (Czugała ja Woźniczka, 2010; Karsiotis *et al.*, 2012). Ümarmudila puhul on laborikatsetes näidatud, et kõige kiirem on isendite kasv 5-10% vahel ning magevees on see aeglasem (Karsiotis *et al.*, 2012). Soolsuse erinevused veekogude vahel arvatakse olevat peamiseks põhjuseks, miks Suures järvistus on ümarmudilad oluliselt väiksemad kui Läänemeres ja nende looduslikus areaalis (Kornis *et al.*, 2012). Kuid soolsusest tingitud kasvu erinevused võivad esineda ka oluliselt väiksemal geograafilisel skaalal. Näiteks, ümarmudila looduslikus areaalis, Doonau alamjooksul, on isenditel registreeritud aeglasem kasv, kui viimasega ühenduses olevas Mustas meres (Apostolo *et al.*, 2014).

Invasiivsete liikide puhul on näidatud, et olenevalt invasioonijärgust isendi elukäigu valikud, nende hulgas ka kasvu iseloomustavad näitajad, muutuvad (Bøhn *et al.*, 2004; Carol *et al.*, 2009; Gutowsky ja Fox, 2012). Võrreldes vanemate populatsioonidega iseloomustab uusi populatsioone kiirem kasv, varasem suguküpsuse saavutamine ning kõrgem konditsoon. Kasvu puudutavate parameetrite muutused on suuresti seotud liigikaaslaste asustustihedusega. Kornis jt. (2014) näitasid laborikatsetes, et ümarmudila kasvukiirus teatud asustustihedusest alates langeb. Sarnaseid tulemusi on registreeritud ümarmudilal ka looduses, nii Euroopas kui Suures järvistus (Gutowsky ja Fox, 2012; Azour *et al.*, 2015).

Asustustihedusest tingitud kasvukiiruse muutusi seostatakse tihti muutustega toidubaasis. Näiteks järeldasid Bohn jt. (2004), et Norras võõrliigina esineva rääbise kiirele arvukuse tõusule järgnenud järsk arvukuse langus on 93% ulatuses tingitud toidubaasi ammendumisest. Kuid näiteks Doonau ülemjooksul läbiviidud uurimuses seostati erinevusi ümarmudila kasvus hoopis isendi ressursside ümberjaotumisest tingitud teguritest (Brandner *et al.*, 2013). Brandner jt. (2013) järeldasid oma uurimuse

tulemustest, et uutes piirkondades suunavad kalad rohkem ressursi somaatilisse kasvu, kuid seevastu varem asustatud piirkondades suunatakse seda suuremal määral paljunemisesse.

Ümarmudilal esineb sooline dimorfism – isased on suuremad kui emased (Guemues ja Kurt, 2009; Huo *et al.*, 2014). Isased ümarmudilad ehitavad pesa, kuhu emased koevad oma marja, mida isased pärast viljastamist jäävad kaitsma (Corkum *et al.*, 1998). Pesakaitsmise perioodil isased ei toitu, mistõttu on vajalik sellele eelnenud perioodil koguda oluline energiavaru, et tagada pesakaitse kuni marja koorumiseni. Ümarmudila puhul on oletatud, et isased on semelpaarsed, kuid empiirilised tõendused selle kohta praeguseeni veel puuduvad (Charlebois *et al.*, 2001).

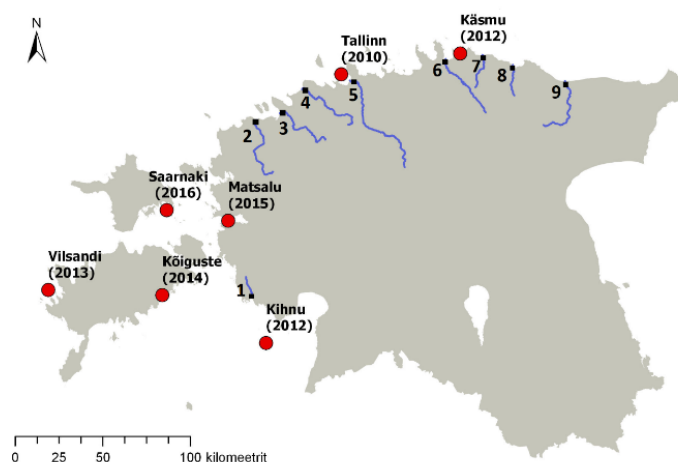
3. MATERJAL JA MEETODID

3.1 KALADE PÜÜGIMETOODIKA

3.1.1 Ümarmudila proovide kogumine rannikumerest

Ümarmudilad koguti Eesti rannikumere kalastikuseire käigus 2017. ja 2018. aasta suvel. Tallinna lahes viidi läbi täiendav katsepüük 2017. aasta kevadel ja 2018. aasta suvel, kasutades vastavalt nakkevõrke ning maimunoota. Kokku koguti ümarmudilaid seitsmest erinevast asukohast: Tallinna, Käsmu, Kõiguste ja Matsalu lahest ning Kihnu, Vilsandi ja Saarnaki saarte ümbrusest (Joonis 1). Uurimispunktidest koguti võimalusel igast suurusklassist kaks isendit mõlemast soost ning juveniilsete kalade puhul kaks isendit (Lisa 1). Iga täispikkuse sentimeeter märkis ühte suurusklassi.

Rannikumere seire käigus püütud kalade puhul kasutati erineva silmasuurusega (14-60 mm) nakkevõrke ning maimunoota. Maimunooda tiibade pikkus oli 15 meetrit ning laius 1,3 meetrit, tiiva pärapoolses otsas oli mõrralina silmasuurus sõlmenest sõlmeni 5 mm, tiiva välimises otsas kaheksa meetri ulatuses 10 mm. Noodakoti silma suurus oli sõlmenest sõlmeni kaks mm ning noodakoti mõõtmed järgmised: 1,2 (suudmelaius) x 1,3 (kõrgus) x 2,2 (pikkus) m. Noodapüüke teostati Kihnus, Vilsandil, Käsmus ja Matsalus. Matsalu noodapüügil ühtegi ümarmudilat ei tabatud.



Joonis 1. Uurimispunktid Eesti rannikumeres (punased punktid) ning sinna suubuvates jõgedes (mustad punktid). Sulgudes on märgitud aasta, mil ümarmudil esmakordselt selles piirkonnas Eesti rannikumere kalastikuseire käigus tabati (Tabel 1). 1 - Kolga, 2 - Vihterpalu, 3 - Vasalemma, 4 - Vääna, 5 - Pirita, 6 - Loobu, 7 - Mustoja, 8 - Toolse, 9 - Purtse.

3.1.2 Ümarmudila proovide kogumine jõest

Kalu püüti üheksast Soome ja Liivi lahte suubuvast jõest: Kolga, Vihterpalu, Vasalemma, Vääna, Pirita, Loobu, Mustoja, Toolse, Purtse (Joonis 1). Enamus jõgedest pärit ümarmudilatest on püütud iga-aastase lõhilaste noorjärkude seire käigus 2016. ja 2017. aasta hilissuvel-sügisel (Lisa 2). Lisa teaduspüük viidi läbi Vääna, Vasalemma, Pirita ja Vihterpalu jões 2017. aasta augustis. Pirita jõest on kalad püütud laskuvate lõhilaste noorjärkude arvukuse hindamiseks mõeldud smoldimõrraga, mis paiknes umbes ühe km kaugusel Pirita jõe suudmest. Kõikidest ülejäänud jõgedest on kalad püütud kasutades elektripüügiaparaati.

3.2 KALADE NING OTOLIITIDE PÜÜGIJÄRGNE KÄSITLEMINE

3.2.1 Otoliitidelt vanuse määramine

Kõikidel kaladel mõõdeti täispikkus (lähima millimeetritri) ning määrati sugu visuaalsel gonaadide vaatlusel. Enamus rannikumerest püütud kaladest analüüsiti vahetult pärast püüki. Kõik jõgedest pärit kalad (v.a 2017. aasta lisapüügil püütud kalad) ning Tallinna lahest püütud kalad külmutati püügijärgselt. Kaladelt eemaldati mõlemad *sagitta* otoliidid, puhastati ning hoiustati Ependorfi tuubides. Ümarmudila parema ja vasaku otoliidi vahel puudub süstemaatiline erinevus vanuse määramisel (Guemues ja Kurt, 2009), mistõttu kaasati käesolevas töös edasisse analüüsi üks juhuslikult valitud otoliitidest. Samuti on leitud, et täpseima vanuse hinnangu saab kui kasutada otoliidi transversaalset ristlõiget, mis on seejärel neutraalpunasega värvitud (Florin *et al.*, 2018). Transversaalset ristlõike saamiseks valati otoliidid esmalt epoksiidvaigu vormi, mille järel lõigati peensaega tuumalähedalt õhik, mis hiljem lihviti tuumani. Lihvimiseks kasutati lihvimispabereid karedusega P400, P1200, P2500 ning P4000.

Lihvitud otoliidi õhikud liimiti tuum ülespoole alusklaasile ning seejärel värviti neutraalpunase lahusega. Esmalt hoiti otoliite u 40 sekundit 1% soolhappe lahuses ning seejärel 4 minutit neutraalpunase(1%)-äädikhappe(0,5%) lahuses. Kõik otoliidid pildistati kasutades stereomikroskoopi ning mõõdeti kasutades tarkvara „ImageJ“ (National Institutes of Health, USA; vabavara <http://rsb.info.nih.gov/ij/>). Värvitud õhikutelt mõõdeti otoliidi koguraadius ning otoliidi kasv tuumast iga järgneva aastaringini. Kõikidelt otoliitidelt määrati vanus kaks korda kahekuulise vahega. Nende otoliitide puhul, kus teine lugemine ei ühtinud esimesega, kasutati teist sõltumatut lugejat.

Kui ka teise lugeja hinnang ei olnud kooskõlas kummagi eelneva lugemisega, eemaldati kala valimist. Ühtegi kala selle tulemusel valimist ei eemaldatud. Antud analüüsi kaasatud otoliitide põhjal võib eeldada, et aastarõnga lõplik kujunemine toimub juuni lõpus-juuli alguses, mis on kooskõlas ka Poolas Gdanski lahes läbi viidud uurimuse tulemusega (Sokołowska ja Fey, 2011a).

3.2.2. Mikrokeemiline analüüs

Jõgedest pärit kalade sünnibioomi (riim- või magevesi) ning jõkke siirdumise vanuse kindlaks tegemiseks viidi läbi otoliitide mikrokeemilised analüüsid, kasutades selleks TÜ geoloogia osakonnas asuvat laserablatsiooniga varustatud induktiivselt seotud plasma mass-spektrometrit. Otolitidest määrati ^{43}Ca , ^{86}Sr , ^{137}Ba sisaldused (ingl k.: *raw counts*), mis hilisema andmetöötluse käigus konverteeriti standarditega korrigeerimise järgselt Sr:Ca ja Ba:Ca suheteks (mmol/mol). Otolitide Sr:Ca ja Ba:Ca profiilid võimaldavad tuvastada kalade rändeid merelise ja mageveelise keskkonna vahel (Elsdon *et al.*, 2008). Laseri transekt paigutati otoliidi tuumast (kala elu algus) kuni otoliidi ääreni (kala elu lõpp). Analüüsitud transekti laius (laserkiire diameeter) oli 40 μm ning pikkus, sõltuvalt otoliidi raadiusest, maksimaalselt 1930 μm . Laserkiire liikumise kiirus oli 5 $\mu\text{m/s}$ ja võimsus 1,7 J/cm². Laseriimpulsi sagedus oli 20 Hz.

3.3 ANDMEANALÜÜS

Otoliidile ladestuvad kasvuringid, mille põhjal on võimalik tagasi arvutada kala pikkus varasematel vanustel ning iga-aastane juurdekasv (Campana ja Neilson, 1982). Eelduste kohaselt kasvavad otoliidid kindlas suhtes kala somaatilise kasvuga (Francis, 1990). Käesolevas töös on tagasiarvutamiseks kasutatud Francise (1990) Keha Proportsionaalsuse Hüpoteesi (Ingl. *Body Proportional Hypothesis*) tagasiarvutus valemit:

$$L_i = \left[\frac{g(S_i)}{g(S_c)} \right] / L_c$$

kus L_i on kala pikkus vanusel i , S_i on otoliidi raadius vanusel i , L_c ja S_c väljendavad kala pikkust ja otoliidi raadiust kala kinnipüüdmise hetkel. Kala kogupikkuse sõltumist otoliid raadiusest iseloomustab funktsioon g .

Antud hüpotees võtab arvesse keha pikkuse varieeruvust keskmisest ehk kui kala kehapikkus varieerub kinni püüdmise hetkel teatud proportsioonis keskmisest, teeb see seda eelduste kohaselt ka varasematel vanustel. Otoliiidi raadiuse ja kehapikkuse seose hindamiseks sobitati andmestikku lineaarne regressioonsirge, kus keha kogupikkus on sõltuv ning otoliidi raadius sõltumatu muutuja. Lineaarsuse kontrolliks vaadeldi jääkide hajuvusdiagrammi, kus puudusid mustrid, mis võiks viidata mittelineaarsuse esinemisele.

Kasvu iseloomustavate parameetrite tuletamiseks sobitati andmestikku von Bertalanffy kasvumudel:

$$TL = L_{\infty} (1 - e^{-K(t-t_0)}), \text{ kus}$$

TL - kala täispikkus (mm);

L_{∞} - hüpoteetiline keskmine maksimum pikkus, mudeli asümptoot;

K - kasvu koefitsient;

t - kala vanus;

t_0 - hüpoteetiline ajahetk kui kalapikkus võrdub nulliga (von Bertalanffy, 1938).

Kasvukõveraid iseloomustavate parameetrite saamiseks ning omavaheliseks võrdluseks kasutati Monte Carlo Markovi ahela (ingl. *Monte Carlo Markov Chain*, edaspidi MCMC) põhimõtteid Bayesi tõenäosusteooria raamistikus. Von Bertalanffy kasvukõvera kolmele parameetrile defineeriti spetsiifilised eeljaotused (ingl. *prior distribution*) nende bioloogilisest tõlgendusest tulenevalt:

$$L_{\infty} \sim \text{normal}(200, 10)$$

$$t_0 \sim \text{normal}(-0.2, 0.03)$$

$$K \sim \text{normal}(0.3, 0.05).$$

Kõikide parameetrite puhul on tegemist informatiivsete eeljaotustega (EMI, avaldamata andmed; Guemues ja Kurt, 2009). Tõepärajaotus (ingl. *likelihood*) on ennustatavast muutujast tulenevalt defineeritud normaaljaotusega. Iga mudeli koostamisel koosnes MCMC üks ahel 2000-st sissepõlemis sammust ning 2500-st järeljaotuse (ingl. *posterior distribution*) moodustavast sammust. Kokku genereeriti 4 ahelat, mille põhjal moodustati järeljaotus. Ahelate korrektset konvergeerumist kontrolliti MCMC ahelasammude jooniste (ingl. *traceplot*) vaatlusel.

Kõikide mudelite puhul lasti parameetritel K ja L_∞ gruppide vahel varieeruda, t_0 hoiti fikseerituna. Gruppide vaheliste erinevuste leidmiseks testiti paarikaupa vastavate parameetrite järeljaotuste omavahelist erinevust, kasutades selleks Bayesi tundlikkusanalüüsi (ingl. *robust Bayesian estimation*). Gruppid loetakse tõepäraselt erinevaks, kui kahe võrreldava parameetri jaotuste vahe leidmisel moodustatud uue jaotuse väärtustest ei hõlma 95% ulatuses nulli.

Sugude vahelise erinevuste leidmiseks sobitati andmestikku kasvukõver valemiga:

$$TL_{(s)} = L_{\infty(s)} \left(1 - e^{(-K_{(s)}(t-t_0))} \right),$$

kus s on sugu, L_∞ kirjeldab kala keskmist maksimum pikkust, K on kasvukoeffitsient ning, t_0 on hüpoteetiline ajahetk, mil kala on pikkus on null millimeetrit. Kasvukõvera moodustamisel eemaldati valimist juveniilideks määratud kalad.

Eesmärgiga võrrelda asukohtade vahelisi kasvukõveraid sobitati esialgselt andmestikku kasvukõver valemiga:

$$TL_{(j)} = L_{\infty(j)} \left(1 - e^{(-K_{(j)}(t-t_0))} \right)$$

kus j tähistab asukohta, ning ülejäänud tähised on samad, mis eelnevas valemis.

Rannikumere ning jõgedest pärit kalade kasvukõverate võrdlemiseks sobitati andmestiku järgnev kasvukõver:

$$TL_{(t)} = L_{\infty(t)} \left(1 - e^{(-K_{(t)}(t-t_0))} \right)$$

kus t tähistab tüüpi, kust kalad püüti, kas siis rannikumerest või jõest.

Selleks, et uurida valitud parameetrite seost aastase juurdekasvuga sobitati rannikumere kalasid puudutavasse andmestikku normaaljaotusega üldistatud lineaarne mudel (ingl. *Generalized linear model, GLM*):

juurdekasv(mm/a) ~ vanuseklass + sugu + asukoht

vanuseklass*asukoht +

vanuseklass* sugu +

asukoht * sugu.

Vanuseklassi siseste erinevuste spetsiifilisemaks tuvastamiseks viidi läbi kolme esimese aasta vanuseklassi siseselt ühesuunaline ANOVA, millele järgnes *post hoc* (Tukey HSD) analüüs. Asukohad loeti üksteisest statistiliselt erinevaks kui $p < 0,05$.

Jõgede ja rannikumere kaladele arvutati Fultoni konditsiooniindeks ($K = 10000(\frac{SW}{TL^3})$), et hinnata jõe ning rannikumere ümarmudilate konditsiooni erinevusi. Fultoni konditsiooniindeksite võrdlusesse kaasati kuni 3-aastased kalad mõlemast veekogu tüübist. Rannikumere ning jõgede kalade omavahelisse võrdlevasse analüüsi (ka kasvufunktsioonide võrdlemisel) kaasati vaid Käsmu ja Tallinna lahe kalad, sest otoliidi mikrokeemia analüüsi tulemusel leiti, et tõenäoliselt on tegemist suures osas sama päritolu kuid erineva elukäigustrateegiaga kaladega. Lisaks võrreldi omavahel jõgedest püütud kalade ja rannikumereest püütud kalade esimese aasta juurdekasve.

Andmeanalüüs viidi läbi kasutades tarkvara R v3.5.4 (R Core Team, 2017), Bayesi mudelite kompileerimiseks ning MCMC-i ahelate konvergeerumiseks kasutati Rile väljatöötatud Stani laiendit v2.18.1 (Stan Development Team, 2018).

3.4 AUTORI ROLL TÖÖS

Töö autor osales suuremas osas kalade kogumisega seotud välitööl. Enamik kaladest koguti Eesti rannikumere kalastikuseire käigus, seega kalad on kogutud koostöös mitmete Eesti Mereinstituudi töötajatega. Kõikide kalade analüüs (otoliitide eemaldamine, hoiustamine ning soo määramine) on läbiviidud autori poolt. Otoliitide ettevalmistamine lihvimiseks, otoliitide lihvimine, otoliitide värvimine vanuse määramiseks ning vanuse määramine on läbiviidud autori poolt. Stani mudelid koostati koos Kristiina Hommikuga, nõuannetega olid suureks abiks Ants Kaasik ja Henrik Baktoft. Töös esitatud kaart on tehtud Andris Pentjärve poolt. Ülejäänud statistiline analüüs, kõik joonised ja tabelid on teostatud autori poolt.

4. TULEMUSED

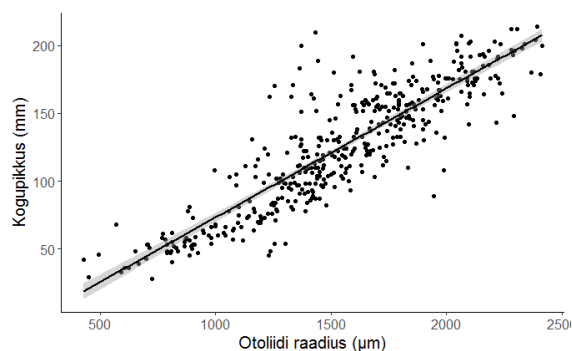
4.1 ANDMESTIKU KIRJELDAMINE NING TAGASIARVUTAMINE

Kokku kaasati analüüsi 433 kala andmed, nendest 355 olid püütud Eesti rannikumerest ning 78 Soome ja Liivi lahte suubuvatest jõgedest. Kalade vanus varieerus samasuvistest isenditest kuni 8-aastasteni (Tabel 2). Rannikumeres varieerus kalade täispikkus 28-214 mm (Lisa 1.), jõgedes 40-140 (Lisa 2) mm vahel.

Tabel 2. Asukohapõhised maksimaalsed kogupikkused (TL, mm) ning iga vanuseklassi sisene keskmine tagasiarvutatud pikkus (mm)

Asukoht	TL	Keskmine tagasiarvutatud pikkus vanusel <i>i</i>							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Tallinna laht	194	28	74	112	135	149	161	167	167
Käsmu	202	31	89	129	151	-	-	-	-
Kõiguste	205	38	97	137	177	193	-	-	-
Matsalu	174	40	117	164	166	-	-	-	-
Saarnaki	165	49	121	-	-	-	-	-	-
Kihnu	203	39	104	140	172	188	-	-	-
Vilsandi	212	42	112	161	178	-	-	-	-

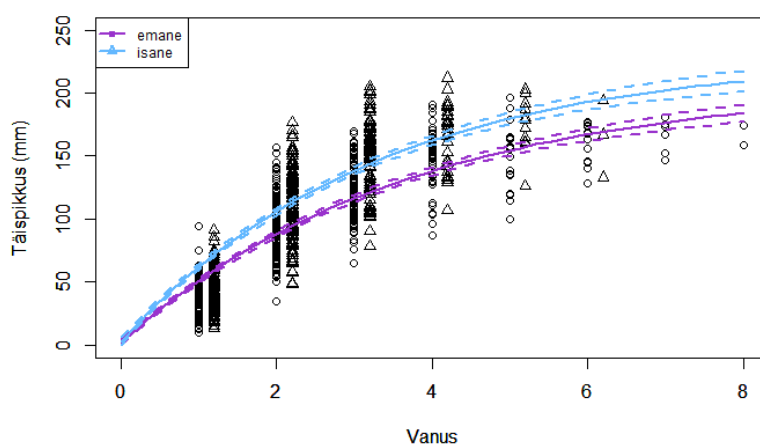
Kala pikkuste tagasiarvutamiseks leiti otoliidi raadiuse ja kala täispikkuse omavahelist seost kirjeldav regressioonsirge (Joonis 2; $TL = 0,095 \cdot 21,72 \cdot O_r$, $R^2 = 0,77$), mis hiljem sobitati Francise (1990) Keha Proportsionaalsuse Hüpoteesi tagasiarvutus valemisse, et saada tagasiarvutatud andmestik, millel baseerub edasine statistiline analüüs.



Joonis 2. Otolliidi raadiuse ja kala kogupikkuse vaheline suhe. Andmestiku on sobitatud regressioonsirge ($TL = 0,095 \cdot 21,72 \cdot O_r$). Hall ala regressioonsirge ümber vastab 95% usaldusintervallile.

4.2 RANNIKUMEREST PÜÜTUD KALADE KASV

Sugude kasvuparameetrite iseloomustamiseks sobitati andmestikku soo-spesiifilised von Bertalanffy kasvukõverad ($t_0 = -0,03 \pm 0,02$; $K_{\text{emased}} = 0,27 \pm 0,01$; $K_{\text{isased}} = 0,31 \pm 0,02$; $L_{\infty_Emased} = 208 \pm 7$ mm; $L_{\infty_Isased} = 229 \pm 7$ mm). Emaste ja isaste kasvukõverad K parameetri poolest tõepäraselt ei erine. L_{∞} parameetri järeljaotusi omavahel võrreldes leiti, et isaste ja emaste L_{∞} parameetrid on tõepäraselt erinevad. Isased saavutavad suurema maksimaalse pikkuse kui emased (Joonis 3).

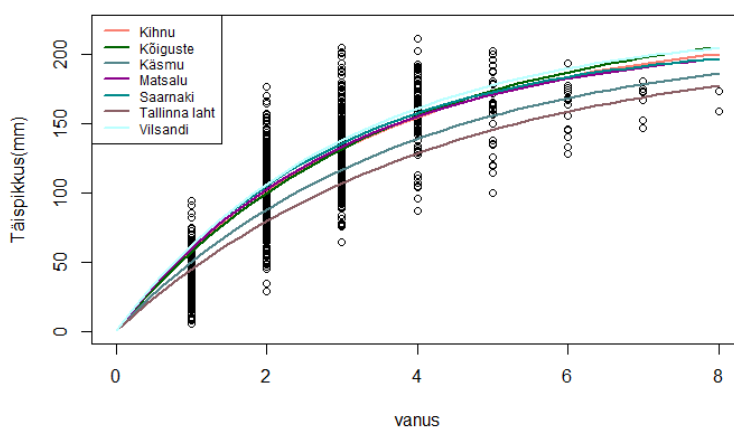


Joonis 3. Isaseid ja emaseid üarmudilaid iseloomustavad von Bertalanffy kasvukõverad. Pidevjoon iseloomustab järeljaotuse keskmist ning katkendjooned 95% tõepära intervalle, punktadena on märgitud tagasiarvutatud andmepunktid. Ringid iseloomustavad emaseid, kolmnurgad isaseid üarmudilaid.

Erinevate rannikumere piirkondade üarmudilate kasvukiiruste iseloomustamiseks sobitati andmestikku asukohta spetsiifilised von Bertalanffy kasvukõverad. Asukohtade vahelised erinevused leiti L_{∞} ja K parameetri järeljaotusi paarikaupa võrreldes (Tabel 3). L_{∞} parameetri järeljaotusi omavahel võrreldes ei erinenud ükski asukoht omavahel. Parameetri K järeljaotusi omavahel võrreldes leiti tõepärased erinevused võrreldes Tallinna lahte kõigi ülejäänud piirkondadega, v.a Käsmu lahega (Joonis 4). Tallinna lahes kasvavad isendid aeglasemini kui teistes piirkondades. Lisaks erines Käsmu laht K parameetri poolest tõepäraselt Vilsandi, Saarnaki ja Matsalu populatsioonidest - Käsmu lahes kasvavad isendid aeglasemini. Erinevused esinevad ka Kõiguste ja Saarnaki vahel, kus viimases kasvavad isendid kiiremini. Ülejäänud piirkondade von Bertalanffy kasvumudeli parameetreid omavahel paari kaupa võrreldes parameetriväärtustes erinevusi ei leitud.

Tabel 3. Ümarmudila von Bertalanffy kasvukõvera asukohapõhised hinnatud parameetri väärtused ja nende tõepära intervallid. Erinevad ülaindeksi tähed parameeter K juures tähistavad omavahel tõepäraselt erinevaid piirkondasid. L_{∞} väärtused asukohtade vahel tõepäraselt ei erinenud.

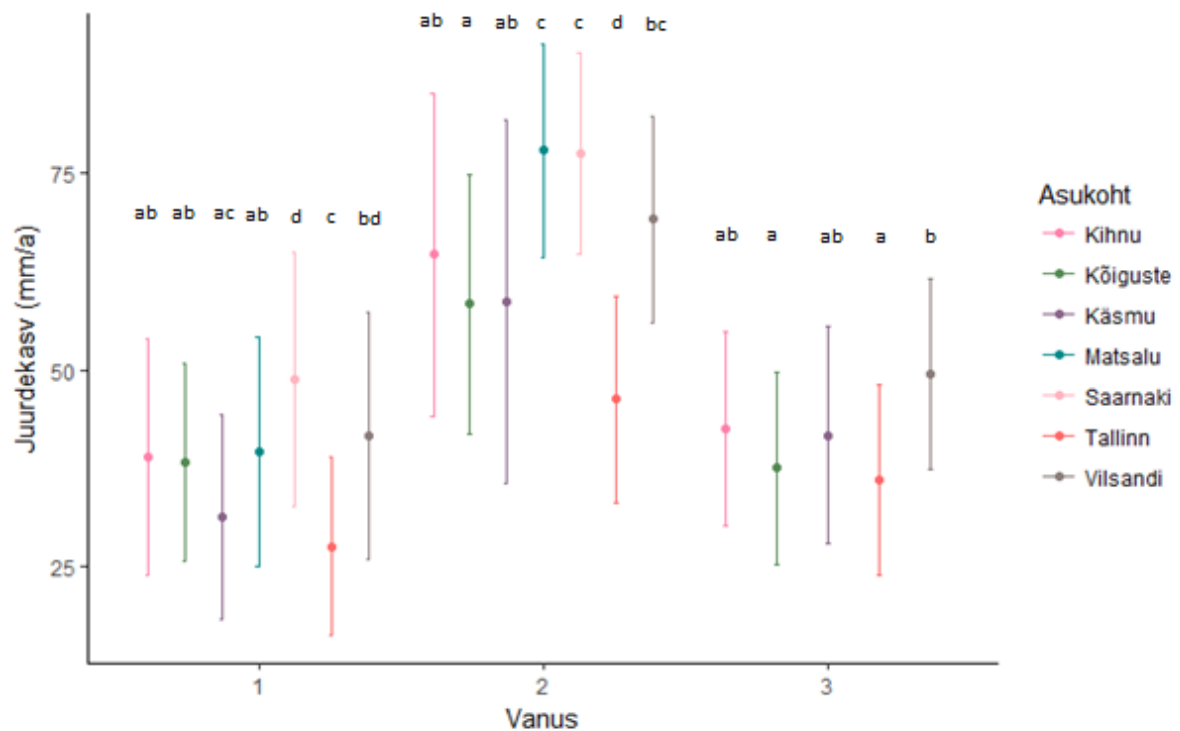
Asukoht	Parameeter	Keskmine \pm SD	95% tõepära intervall
Kihnu	L_{∞} (mm)	220 \pm 8	204 - 236
	$K^{a b c}$	0,31 \pm 0,02	0,27 – 0,34
Kõiguste	L_{∞} (mm)	229 \pm 8	214 - 244
	$K^{a b}$	0,29 \pm 0,02	0,26 – 0,32
Käsmu	L_{∞} (mm)	211 \pm 9	194 - 228
	$K^{a d}$	0,27 \pm 0,02	0,24 – 0,3
Matsalu	L_{∞} (mm)	212 \pm 9	194 - 228
	$K^{b c}$	0,33 \pm 0,02	0,29 – 0,37
Saarnaki	L_{∞} (mm)	211 \pm 9	194 - 229
	K^c	0,35 \pm 0,02	0,30 – 0,39
Tallinna laht	L_{∞} (mm)	209 \pm 7	194 - 223
	K^d	0,24 \pm 0,01	0,21 – 0,27
Vilsandi	L_{∞} (mm)	222 \pm 8	206 - 237
	$K^{b c}$	0,33 \pm 0,02	0,29 – 0,37



Joonis 4. Rannikumere ümarmudilate kasvukiirusi iseloomustavad kasvukõverad erinevates asukohtades. Pidevajoonega on märgitud asukohapõhine keskmine kasvukõver. Joonise loetavuse eesmärgil ei ole lisatud tõepära intervalle (Tabel 3). Ringid tähistavad tagasiarvutatud täispikkuseid.

Aastast juurdekasvu analüüsiva GLM-i tulemusel leiti, et kalade aastane juurdekasv varieerub olenevalt vanuseklassist ($F_{3,733}=213,58$; $p<0,001$), soost ($F_{1,725}=73,68$;

$p < 0,001$) ja asukohast ($F_{6,726} = 20,41$; $p < 0,001$). Sama vanuseklassi kalade aastane juurdekasv varieerub erinevates piirkondades ($F_{16,709} = 2,61$; $p < 0,001$) ja sugude vahel ($F_{3,724} = 2,68$; $p < 0,001$). Aastases juurdekasvus soo ja asukohta ($F_{6,703} = 2,10$; $p = 0,052$) koosmõju ei leitud.



Joonis 5. Ümarmudila aastane juurdekasv ning selle varieeruvus asukohtade vahel. Punktid tähistavad asukohtade juurdekasvu keskmiseid ning vertikaaljooned standardhälvet. Erinevad tähed asukohtade juures tähistavad omavahel statistiliselt oluliselt erinevaid piirkondasid ($p < 0,05$).

Aastane juurdekasv on kõige suurem teisel aastal, kui keskmiselt kasvab ümarmudil Eesti rannikualal 64 ± 20 mm/a (Tabel 4). Vanuseklassi siseselt asukohtade vaheliste erinevuste leidmiseks viidi läbi *post hoc* analüüs (Tukey HSD). Selle tulemusel leiti, et esimesel kahel aastal on erinevused asukohtade vahel suuremad ning kolmandal aastal asukohtade vaheline kasv ühtlustub (Joonis 5). Esimesel kahel aastal erineb madalama juurdekasvu poolest enamus kohtadest oluliselt Tallinna laht. Ainult esimesel aastal ei erine Tallinna laht Käsmu lahest (Tabel 4). Esimesel aastal on Saarnaki isendite keskmine juurdekasv kõige suurem, mis erineb statistiliselt oluliselt kõikidest teistest asukohtadest, välja arvatud Vilsandist.

Teisel aastal on kõige suurem keskmine juurdekasv Matsalu ja Saarnaki populatsioonis. Statistiliselt olulised tulemused leiti võrreldes eelnevaid paarikaupa Kihnu, Kõiguste,

Käsmuga ja Tallinnaga. Lisaks leiti erinevus Vilsandi ja Kõiguste populatsioonide juurdekasvus. Vilsandil on teise aasta juurdekasv suurem kui Kõigustes.

Kolmandal aastal eristub keskmiselt suurema juurdekasvu poolest Vilsandi, kusjuures statistiliselt oluliselt erines Vilsandi Kõigustest ja Tallinnast (Tabel 4). Teiste piirkondade vahel statistiliselt olulisi erinevusi ei leitud. Kolmanda aasta analüüsist puuduvad Saarnaki ja Matsalu, sest Saarnakilt ei tabatud kolme aastaseid kalu ja Matsalus oli neid vaid kaks, mistõttu eemaldati need kalad analüüsist.

Tabel 4. Aastane juurdekasv asukohtade kaupa (keskmine \pm standardhälve). Erinevad ülaindeksi tähed asukohtade juures tähistavad omavahel statistiliselt oluliselt erinevaid piirkondasid ($p < 0,05$).

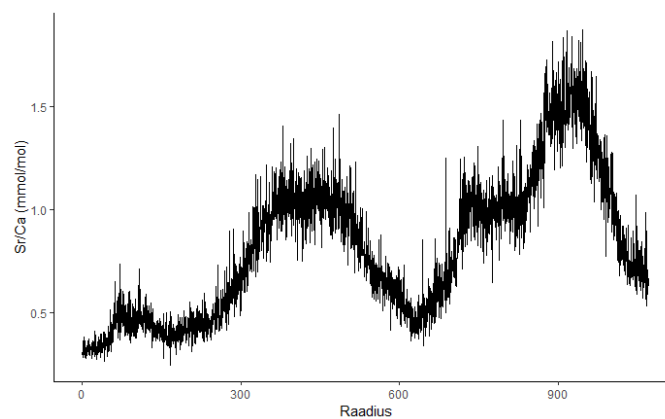
Asukoht	I aasta		II aasta		III aasta	
	Juurdekasv	n	juurdekasv	n	juurdekasv	n
Kihnu	39 \pm 15 ^{ab}	53	65 \pm 21 ^{ab}	49	43 \pm 12 ^{ab}	28
Kõiguste	38 \pm 12 ^{ab}	57	59 \pm 17 ^a	57	38 \pm 12 ^a	51
Käsmu	31 \pm 13 ^{ac}	52	59 \pm 23 ^{ab}	43	42 \pm 14 ^{ab}	35
Matsalu	40 \pm 15 ^{ab}	46	78 \pm 14 ^c	43	-	-
Saarnaki	49 \pm 16 ^d	50	77 \pm 13 ^c	34	-	-
Tallinn	28 \pm 16 ^c	42	46 \pm 13 ^d	38	36 \pm 12 ^a	37
Vilsandi	42 \pm 16 ^{bd}	50	69 \pm 13 ^{bc}	37	49 \pm 12 ^b	19
Kokku	38 \pm 15	350	64 \pm 20	301	40 \pm 13	170

4.3 JÕGEDEST PÜÜTUD KALAD

4.3.1 Mikrokeemia tulemused

Seitsmekümne kaheksast ümarmudilast olid otoliidi Sr:Ca väärtused tuuma kõrval alla 0,5 mmol/mol kahel kalal (Joonis 6) ning 0,5-0,7 mmol/mol samuti kahel kalal. Esimesel juhul loetakse kalad jões koorunud kaladeks ning teisel juhul merevee poolt mingil määral mõjutatud magevee piirkonnas, kuid siiski arvatavasti jões koorunud kaladeks (Matetski, 2014). Kõik neli kala olid püütud Pirita jõest. Teistest jõgedest ning ülejäänud Pirita jõest pärit kaladel koorumishetkel magevee jälge ei tuvastatud, seega olid kõik ülejäänud (95%) koorunud riimveelises rannikumeres.

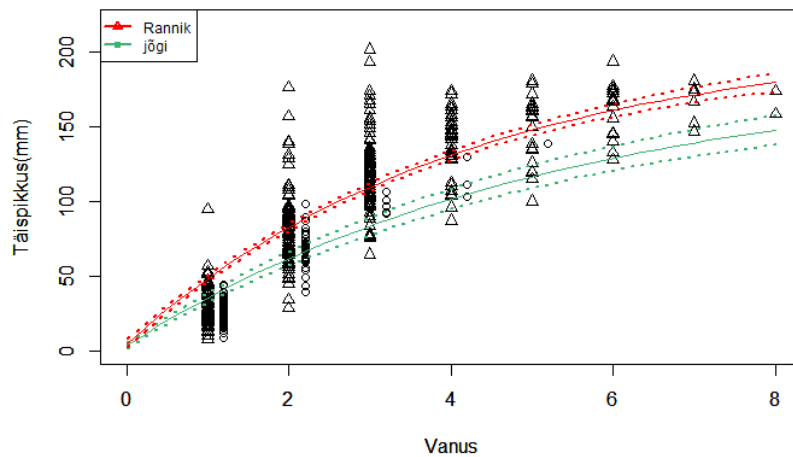
Kuuskümmend kaks protsenti kaladest (n=48) olid jõkke suundunud pärast esimest talve, 27% (n=21) registreeriti jõkke suundumine pärast teist talve. Kaheksakümmend kolm protsenti kaladest püüti samal aastal kui nad olid jõkke suundunud. Üheksakümne viiel protsendil (n=73) kaladest esines Sr:Ca profiilis magevette suundumise jälg elu lõpus, neljal kalal (kolm nendest on püütud Pirita jõest) see puudus. Korduvaid jõe ja rannikuala vahelisi rändeid registreeriti neljal kalal (Joonis 6), kellest kolm olid Pirita jõest ning üks Mustojast.



Joonis 6. Pirita jõest püütud ümarmudila otoliidi Sr:Ca profiil otoliidi ristlõike tuumast kuni ventraalse ääreni. Otoliidi Sr:Ca profiili väärtused, mis on väiksemad kui 0,5 mmol/mol iseloomustavad magevee keemilist jälge.

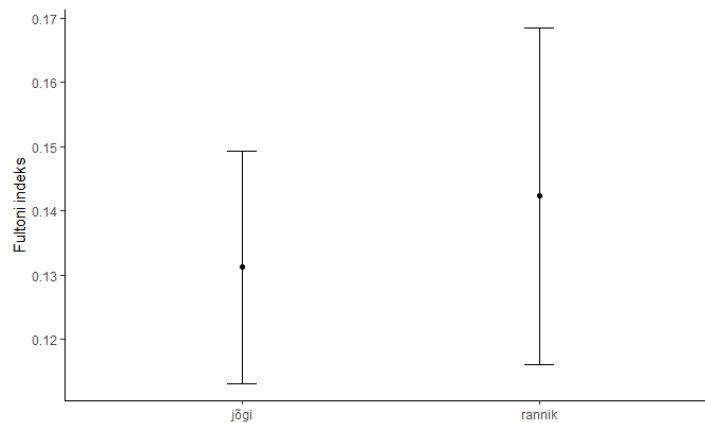
4.3.2 Jõkke siirdunud kalade kasv ja konditsioon

Jõgede ja rannikumere ümarmudilate kasvuerinevuste leidmiseks võrreldi omavahel veekogu tüübile iseloomulike von Bertalanffy kasvukõvera parameetreid. Kasvukõverad erinevad üksteisest tõepäraselt nii L_{∞} kui ka K parameetri poolest (Joonis 7; $t_0 = -0,01 \pm 0,03$; $K_{\text{jõgi}} = 0,19 \pm 0,01$; $K_{\text{rannik}} = 0,24 \pm 0,01$; $L_{\infty_{\text{jõgi}}} = 189 \pm 10$ mm ; $L_{\infty_{\text{rannik}}} = 211 \pm 7$ mm). Rannikumere ümarmudilad kasvavad kiiremini ja pikemaks kui jõgede ümarmudilad.



Joonis 7. Rannikumere ning jõkke siirdunud üarmudila von Bertalanffy kasvukõverad. Pidevjoon iseloomustab keskmist kasvukõverat ning katkendjoon 95% tõepära intervalle. Kolmnurgad tähistavad rannikumere ning ringid jõest püütud üarmudilate tagasiarvutatud täispikkusi.

GLM analüüsi tulemusel leiti, et jõgedesse suundunud üarmudilate Fultoni konditsiooni indeks on madalam kui rannikumere isenditel (Joonis 8; GLM, $F_{1,122} = 7,6$; $p < 0,007$). Lisaks leiti, et jõgedest püütud üarmudilad kasvavad esimesel aastal vähem kui rannikumerest püütud üarmudilad (GLM, $F_{1,171} = 7,4$; $p = 0,007$), kuigi esimene aasta on mõlemal juhul meres veedetud.



Joonis 8. Jõgedesse suundunud üarmudilate Fultoni konditsiooniindeks on madalam kui rannikumere üarmudilate konditsiooni indeks (GLM, $F_{1,122} = 7,6$; $p < 0,007$). Punktid tähistavad gruppide keskmisi ning vertikaaljooned standardhälvet.

5. ARUTELU

5.1 KALADE KASVUKIIRUS RANNIKUMERES

Käesolevas uurimuses leiti, et ümarmudila kasv varieerub sugude vahel. Isased kasvavad kiiremini kui emased ning saavutavad suurema maksimaalse pikkuse. Erinevus sugude vahel ei ole üllatav, sest sama mustrit on registreeritud mitmetes uurimustes nii Suurest järvistust, Läänemerest kui ka ümarmudila looduslikust areaalist (Guemues ja Kurt, 2009; Sokołowska ja Fey, 2011a; Huo *et al.*, 2014). Isastel ümarmudilatel on oluline kudemisperioodiks koguda piisav energiavaru (Corkum *et al.*, 1998). Kudemisperioodil kaitsevad ümarmudila isased pesasid, kuhu emased marja koevad ning sellel perioodil isased ei toitu (Corkum *et al.*, 1998). Lisaks on oletatud, et ümarmudila isased on semelpaarsed kuigi empiirilised tõestused selle kohta puuduvad (Charlebois, 1997). Võrreldes käesolevas töös leitud tulemusi Suures järvistus läbi viidud uurimuste tulemustega leiti, et viimases kasvavad isendid oluliselt aeglasemini ning maksimaalne pikkus, mis saavutatakse, on väiksem (Kornis *et al.*, 2012; Huo *et al.*, 2014). Eelkõige seostatakse seda veekogude vahelise soolsuse erinevusega. Ümarmudila puhul on näidatud, et soolasemas vees kasvavad isendid kiiremini kui magedamas vees (Karsiotis *et al.*, 2012). Autorile teadaolevalt ei ole Läänemeres läbi viidud uurimusi, kus oleks kasutatud von Bertalanffy kasvukõvera ümarmudila kasvu iseloomustamiseks, seega Läänemere siseselt ei saa käesolevas uurimuses leitud kasvukõvera parameetrite väärtusi võrrelda. Küll aga jäävad Läänemeres ka varasemalt registreeritud vanuseline jaotus ja täispikkused käesolevas uurimuses registreeritud suurusjärku (Sokołowska ja Fey, 2011a ; Azour *et al.*, 2015).

Käesolevas uurimuses leiti, et Eesti rannikumere eri piirkondades kasvavad ümarmudilad erineva kiirusega. Kõige enam eristus von Bertalanffy kasvukõverate omavahelises võrdluses ülejäänud piirkondadest Tallinna laht. Tallinna lahe isendid kasvavad kasvumudeli järgi aeglasemini võrreldes ülejäänud rannikumerega (v.a Käsmu laht). Käsmu ja Tallinna lahe võrdluses tõepäraselt erinevaid tulemusi ei leitud. Juurdekasvu mudeli põhjal leiti, et asukohtade vaheline kasvu eristumine toimub eelkõige esimesel ja teisel aastal. Mõlemal aastal eristub kõige enam teistest kohtadest samuti Tallinna laht, kus on aastane juurdekasv madalam kui enamus teistes kohtades (v.a esimesel aastal Käsmust). Esimesel aastal eristub suurema juurdekasvu poolest oluliselt ka Saarnaki asurkond. Käesolevas uurimuses leiti, et kõige suurem juurdekasv on ümarmudilal teisel

aastal. Sarnast tulemust on registreeritud ka varasemates uurimustes (MacInnis ja Corkum, 2000; Grul'a *et al.*, 2012). Teise aasta juurdekasvus eristuvad ülejäänud asukohtadest keskmiselt suurema juurdekasvu poolest Matsalu ja Saarnaki.

Asukohtade vahelisi erinevusi isendi kasvus või muutusi ajas on seostatud esmasest introduktsioonist möödunud ajaga. Värskest asustatud piirkondades on kalad kiirema kasvuga kui varasemalt asustatud piirkondades (Bøhn *et al.*, 2004; Brandner *et al.*, 2013; Azour *et al.*, 2015). Ümarmudila puhul on leitud, et erinevused kasvus võivad esineda juba küllaltki lühikese aja jooksul pärast esmast introduktsiooni (Grul'a *et al.*, 2012; Brandner *et al.*, 2013; Azour *et al.*, 2015). Näiteks Azour jt. (2015) on Taani väinades läbiviidud uurimuses näidanud, et juba paari aasta möödudes on ümarmudila kasvukiirus langenud võrreldes varasema ajaga. Tallinna laht on Eesti rannikumere piirkond, mida ümarmudil on teadaolevalt asustanud kauem kui enamike teisi piirkondasid, mistõttu on seal aeglasema kasvu esinemine oodatav tulemus. Eelnev väljendub selgelt nii von Bertalanffy kasvumudelil kui ka aastaste juurdekasvude võrdluses. Lisaks leiti von Bertalanffy kasvumudelite võrdluses erinevused võrreldes Käsmu lahte Matsalu, Saarnaki ning Vilsandi populatsioonidega, millest viimaseid iseloomustab kõiki kiirem kasv ning hilisem invasiooniaeg.

Invasiooni algusaja mõju väljendub selgemalt võrreldes omavahel aastaseid juurdekasve. Näiteks kuigi Käsmu ja Tallinna lahe populatsioonide kasvukõverate võrdlemisel erinevusi ei leitud, esinevad need siiski aastaste juurdekasvude võrdluses. Teisel aastal kasvavad Käsmu lahe ümarmudilad Tallinna omadest rohkem. Jällegi, arvestades, et Tallinna lahest tabati esimesed isendid kaks aastat varem, on kasvu erinevuste esinemine oodatav tulemus. Eelkõige eristub aastaste juurdekasvude võrdluses oluliselt Saarnaki ning Matsalu populatsioonid. Mõlemaid iseloomustab teisel aastal, mil ümarmudil kasvab kõige rohkem, asukohtade võrdluses suurim juurdekasv (v.a Vilsandiga, kus erinevus ei ole statistiliselt oluline). Nendes punktides on ümarmudil oma invasiooni alguses, mistõttu on kiirema kasvu esinemine oodatav tulemus. Invasiooni alguse kiirem kasv tuleneb saadaval olevate ressursside maksimaalsest kasutamisest. Ümarmudil on laia toiduspektriga liik, kelle toiduvalik sõltub suuresti saada olevatest liikidest (Skora ja Rzeznik, 2001; Rakauskas *et al.*, 2013; Nurkse *et al.*, 2016). Seega levides uude piirkonda, ei limiteeri isendite kasvu liigisisene konkurents sama toidubaasi või elupaiga pärast (Kornis *et al.*, 2014). Kuid esimesel aastal kasvavad Saarnaki ümarmudilad

oluliselt kiiremini ka Matsalu isenditest, mis näitab, et vaba nišš ei ole ainus kasvu mõjutav tegur. Toidubaas taksonoomiline koosseis, elupaigakvaliteet või muud tegurid on arvatavasti piirkondade vaheliste kasvuerinevuste põhjuseks (Young *et al.*, 2010; Coulter *et al.*, 2011)

Asukohtade vahelised erinevused kasvus võivad tuleneda mitmetest olulistest eksogeensetest teguritest. Ümarmudil on mitmes piirkonnas saanud oluliseks ning arvukaks osaks kohalikest kalakooslustest (Sapota ja Skóra, 2005; Rakauskas *et al.*, 2013), mistõttu võib isendite kasv olla tugevalt mõjutatud liigikaaslaste asustustihedusest (Lorenzen ja Enberg, 2002). Ümarmudila puhul on nii laborikatses kui ka looduses näidatud, et alates teatud asustustihedusest isendite kasvukiirus langeb (Kornis *et al.*, 2014; Azour *et al.*, 2015). Käesolevas töös registreeritud Tallinna lahe madalaim kasvukiirus võibki olla tingitud kõrgest asustustihedusest. Nurkse (2017) on modelleerimise läbi näidanud, et kogu Eesti põhjarannikut iseloomustab kõrge ümarmudila arvukus (isendit/m²). Seda toetab ka Eesti rannikumere kalastiku seireandmestik (Tabel 1), kus näiteks 2017. aastal oli ümarmudila saagikus (CPUE) Käsmu lahes ~337, mis on oluliselt kõrgem kui muudes rannikumere kalastiku seirepunktides. Kõrge ümarmudila arvukus iseloomustab Käsmu lahte ka eelnevatel aastatel. Arvestades Tallinna lahe ümarmudilate oluliselt madalamat kasvukiirust, on käesoleva töö autor arvamusel, et selles piirkonnas on isendite kasv limiteeritud liigisisest konkurentsist tingitud teguritest: toidubaas, elupaikade arvukus jne. Näiteks on Kornis jt. (2014) laborikatses näidanud, et stabiilse toidubaasi juures on isendite kasv otsesest konkurentsist tingitud teguritest limiteeritud. Just isased ümarmudilad võivad olla territoriaalsed, kes agressiivselt kaitsevad oma territooriumi (Ray ja Corkum, 2001), surudes seeläbi nõrgemaid suboptimaalsetesse elupaikadesse (Young *et al.*, 2010). Lisaks, konkureerivad ümarmudilad kõrge arvukuse juures omavahel ühise toidubaasi pärast. Läänemere ümarmudilate puhul on näidatud, et ühe isendi poolt päevas tarbitud toiduhulk on suur (Nurkse *et al.*, 2016), mistõttu kõrge ümarmudila arvukuse juures esineb arvatavasti oluline mõju põhjaelustikule, mida on ka mitmetes uurimustes registreeritud (Kuhns ja Berg, 1999; Brush *et al.*, 2012; Nurkse *et al.*, 2016). Ümarmudila puhul on registreeritud, et ühe elupaiga ulatuses isendite arvukus sõltub oluliselt toidubaasi hulgast (Pennuto *et al.*, 2012). Väiksemal geograafilisel skaalal on oletatud, et ümarmudila levimine on oluliselt toidubaasi muutustest mõjutatud. Eelnevaid mustreid on täheldatud ka Käsmu lahe seirepüükides - pärast esmast levimist lahte on ümarmudila

arvukuse kõrgpunktide asukohad aja jooksul oluliselt muutunud (EMI, avaldamata andmed). Selle üheks põhjuseks võibki olla just toidubaasi ammendumine n.ö optimaalsetest piirkondades.

Nii kasvukõverate kui ka aastaste juurdekasvude asukohtade vahelises võrdluses ei leitud erinevusi Kihnu, Käsmu ning Kõiguste populatsioonide vahel. Invasiooni algusajast tulenevalt on Kihnu ja Käsmu sarnane kasv oodatav tulemus, kuna mõlemast piirkonnast tabati ümarmudilad esmakordselt samal aastal (Tabel 1). Kõigustest tabati esimesed isendid esmakordselt kaks aastat hiljem, mis võib olla märk, et invasiooni algusest ei ole möödunud piisavalt aega, et erinevused kasvus väljenduksid või on isendite kasv muude tegurite poolt olulisemalt mõjutatud. Lisaks ei saa välistada, et ümarmudilad olid Kõiguste lahe piirkonnas ka varem olemas, kuid neid lihtsalt ei tabatud. Kuid Vilsandilt tabati isendid aasta varem kui Kõigustest ning nende asukohtade võrdluses leiti erinevused kasvus. Vilsandil kasvavad isendid kiiremini kui Kõigustes. Samas ei leitud erinevusi Kihnu ja Vilsandi vahel, mistõttu võib arvata, et ka Kihnus siiski kasvavad isendid teatud määral kiiremini kui Kõigustes ja Käsmus (mõlemad erinevad oluliselt Vilsandist) kuid statistiliselt oluliselt see ei väljendu. Sarnaselt Käsmu lahele iseloomustab Kõiguste ja Kihnu populatsioone kõrge ümarmudila arvukus, kuigi madalam kui Käsmu lahes (Tabel 1). Kihnu saare seirepunktis oli ümarmudila arvukus nii 2017-ndal kui ka varasematel aastatel oluliselt madalam kui Kõigustes ja Käsmus, mis võib toetada hüpoteesi, et kuigi statistiliselt oluliselt see ei väljendunud võiksid potentsiaalselt Kihnu saare isendid teatud määral kiiremini kasvada. Eelkõige kuna liigisisest konkurentsist tingitud tegurid mõjutavad isendite kasvu vähem (Kornis *et al.*, 2014).

Eelnevast hoolimata Käsmu, Kõiguste ja Kihnu populatsioonide vahel siiski kasvuerinevusi ei leitud, kuigi neid kõiki iseloomustavad märkimisväärselt erinevad arvukused (Tabel 1). Seetõttu võib spekuloida, et Käsmu, Kõiguste ja Kihnu populatsioonide kasvu mõjutavad erinevad tegurid. Kõrge asustustiheduse juures võivad toidubaas ja kvaliteetsete elupaikade arvukus olla olulisimad kasvu limiteerivad tegurid (Young *et al.*, 2010; Coulter *et al.*, 2011; Wootton, 2012). Kõiguste ja Kihnu asuvad mõlemad Liivi lahes, mis Soome lahest erineb hüdroloogiliste tegurite, põhjareljeefi ning põhjakatte poolest (Schiewer *et al.*, 2008). Liivi laht on madalam veekogu, mida iseloomustab suurel määral liivaste setete esinemine, erinevalt Soome lahest, kus on

valdavaks kivised põhjad (Schiewer *et al.*, 2008; Nurkse, 2017). Ümarmudila puhul on näidatud, et isendite kasvukiirus on elupaiga kvaliteedist mõjutatud: suboptimaalsetes elupaikades (liivastes, mudastest) kasvavad ümarmudilad aeglasemini (Young *et al.*, 2010). Seega võib spekuloida, et Liivi lahes limiteerib ümarmudila kasvu elupaikade kvaliteet. Soome lahes, kus ümarmudilale optimaalseid elupaikasid on rohkem, limiteerib kasvu toidubaas. Nurkse (2017) on näidanud, et Soome ja Liivi laht erinevad küll põhjaelustiku taksonoomilise koosseisu poolest, aga mitte põhjaelustiku biomassi poolest. Seega on Käsmu laht sarnase kasvukiiruse ja põhjaelustiku biomassi juures võimeline üleval hoidma oluliselt suuremat hulka isendeid. Samas ei saa ka välistada, et isendite kasv on mõjutatud toidukvaliteedist, sest ümarmudila puhul on näidatud, et toidu taksonoomiline valik mõjutab isendi kasvu (Coulter *et al.*, 2011).

Käesolevas uurimuses on ümarmudila kasvu kirjeldamiseks kasutatud kahte erinevat meetodit. Populatsiooni ülealt kasvu kirjeldati von Bertalanffy kasvumudeliga ning kasvuerinevuste spetsiifilisemaks välja selgitamiseks kasutati aastase juurdekasvu mudeleid. Aastast juurdekasvu omavahel võrreldes leiti rohkem asukohtade vahelisi seoseid kui von Bertalanffy kasvumudelit kasutades. Kõikide asukohtade võrdluses, kus leiti erinevused von Bertalanffy kasvumudelit kasutades, leiti erinevused ka aastaseid juurdekasvu omavahel võrreldes. Nende asukohtade puhul, mille omavahelises võrdluses leiti erinevused aastases juurdekasvus, kuid mitte von Bertalanffy kasvumudelis, võib oletada, et asukohtade vahelised erinevused ei ole piisavad, et need väljenduksid töös kasutatud valimi mahu juures ka kasvumudelis. Seega võrreldes vanuseklassi sisese juurdekasvu mudeliga on von Bertalanffy mudel vähem tundlik, et kõiki asukohtade vahelisi erinevusi tuvastada. Lisaks võib spekuloida, et suurema asukohasisese valimi juures on võimalik saada kitsamad hinnangud von Bertalanffy kasvuparameetritele, mille läbi asukohtade vahelised erinevused kindlamini väljenduksid ka sel juhul kui tegemist on väiksemate erinevustega.

Mitmes Eesti rannikumere piirkonnas on ümarmudil oma invasiooni täielikus algusjärgus (Matsalu lahe ning Saarnaki lahe piirkond), mistõttu on oluline ümarmudila invasiooni ökoloogia mõistmiseks neid asukohti ka hilisemas invasiooni järgus uurida, et paremini mõista ümarmudila kasvu muutumist esmasest introduktsioonist möödunud aja suhtes. Käesoleva uurimuse näol on tegemist olulise pilootuuringuga, mis annab meile väärtusliku alginfot olulise elukäiguomaduse, kasvu ning seda potentsiaalselt mõjutavate

tegurite kohta Eesti rannikualal. Seda enam, et tegemist on Läänemeres vähe uuritud elukäigu omadusega. Käesolev uurimus annab baasinfo millega järgnevatel aastatel asukohtade vahelisi kasvukiiruse muutumisi invasiooni protsessi möödudes võrrelda, et seeläbi põhjalikumalt mõista ümarmudila invasiooniökoloogiat.

Siinkohal on oluline märkida, et 2018.aastal tegi ümarmudila arvukus Eesti rannikualal läbi tugeva languse, mis võib eelnevalt püstitatud eesmärged oluliselt raskendada. Esiteks ei ole veel teada, millest selline arvukuse langus oli tingitud ning kuidas ümarmudila arvukus sellest järgnevatel aastatel taastub või kuidas see mõjutab ümarmudila kasvu. Eelnevast tulenevalt võib spekuloida, et piirkondades, kus hetkel on isendite kasv aeglasem võib järgnevatel aastatel kasvukiirus hoopiski tõusta. Eelkõige seetõttu, et liigisisene konkurents on madalam ning eeldatavalt tugeva surve alla olnud põhjaelustik saab võimaluse taastumiseks. Samas on võõrliikide puhul leitud, et pärast esmase populatsiooni kiirele kasvule järgnenud arvukuse kokku kukkumist ei pruugi järgneda isendite kasvu kiirenemine (Bøhn *et al.*, 2004). Hetkel võib ainult oletada, kuidas ümarmudila populatsioonid Eesti rannikualal sellisest tõenäoliselt tugevast pudelikaela efektist taastuvad. Seetõttu on äärmiselt oluline järgnevatel aastatel ümarmudila populatsioonide kasvuparameetreid jälgida, et paremini mõista nende muutumist invasiooniprotsessi käigus.

5.2 ÜMARMUDILA INVASIOON JÕGEDESSE

Käesoleva töö puhul on teadaolevalt tegemist esimese teadustööga, kus on kasutatud otoliidi mikrokeemiat, et uurida ümarmudila sekundaarset levimist merest rannikujõkke. Käesolevas töös tuvastati kaudsete meetodite (otoliidi mikrokeemia) abil ümarmudila koorumine jões, mida Läänemeres varasemalt registreeritud ei ole. Seda küll ainult nelja kala näitel, kes kõik on püütud Pirita jõest. Teistest jõgedest püütud kaladel magevees koorumise jälge ei leitud, mis näitab, et magevees kudumine on haruldane ning jõgedesse levimine on elu jooksul tehtud otsus. Varasemalt on jõgedesse levimist registreeritud Rootsis, Taanis ja Leedus (Verliin *et al.*, 2017; Rakauskas *et al.*, 2018; Puntila *et al.*, 2018; Christoffersen *et al.*, 2019), seega tõenäoliselt on see Läänemeres valdavam, kui hetkel teada. Üheksakümmend viis protsenti jõgedest püütud kaladest olid aga koorunud riimvees.

Tegurid, mis jõkke siirdumist mõjutavad ei ole täpselt teada. Käesolevas uurimuses leiti, et 62% jõkke suundunud kaladest tegi seda pärast esimest talve ning 27% pärast teist. Jõkke suundunud kalade konditsiooni võrreldi Soome lahe ranniku populatsiooni isendite konditsiooniga ning leiti, et jõgede kalasid iseloomustab oluliselt madalam konditsioon. Lisaks leiti, et esimesel aastal, mil ka kõik jõkke suundunud kalad elavad rannikumeres, kasvavad viimased vähem, kui kogu elu rannikumeres elanud kalad, mis tähendab, et jõkke suunduvad kalad, kes elu alguses kasvavad aeglasemini kui merre jäänud kalad. Seega võib jõkke siirdumine olla alternatiivne lahendus kaladele, kes on rannikualal konkurentsiga teistega nõrgemad, sest on teada et, Soome lahe rannikut iseloomustab kõrge ümarmudila arvukus (Tabel 1., Nurkse 2017). Ümarmudilad on territoriaalsed ning agressiivsed (Drake ja Lodge, 2004; Meunier *et al.*, 2009), mistõttu on nõrgemad kalad sunnitud kasutama suboptimaalseid elupaikasad, mida jõkeskkond ka on (Young *et al.*, 2010; Rakauskas *et al.*, 2018). Young jt. (2010) on näidanud, et ümarmudilad, kes asustavad vähem eelistatud elupaikasad on madalama konditsiooniga kui optimaalsetes elupaikades elavad kalad, mis on kooskõlas ka käesolevas uurimuses leitud tulemustega.

Alternatiivselt võib tegemist olla hooajalise rändega. Taanis läbiviidud telemeetria uuringus leiti, et jõkke suunduti hooajaliselt (Christoffersen *et al.*, 2019). Ümarmudilad, kes muidu asustavad rannikumerd ning jõgede suudmealasid suundusid talveks jõkke ning suve alguses võeti taas ette ränne rannikumerre. Sarnaselt Eesti ümarmudilatega leiti ka Taani uurimuses, et tegemist on vähem levinud strateegiaga ning enamuse kaladest asustasid talvel muid ranniku lähedal olevaid piirkondasid. Talvel, veetemperatuuri alanemisel, rändab ümarmudil sügavamatesse veekihtidesse, kus elukeskkond on stabiilsem kui rannikulähedal (Sapota ja Skóra, 2005). Talvine ränne jõkke võib olla alternatiiv sellele käitumisele. Kuigi käesolevas uurimuses registreeriti korduv jõkke suundumine vaid 5% kaladest ning ka sel juhul oli tegemist lühiajalise viibimisega jõgikeskkonnas. Seda enam, et Eesti kliimaatilistes oludes ei pruugi jõgi talvel stabiilsem keskkond olla kui rannikumeri.

Võrreldes rannikumere kaladega kasvavad jõgedesse suunduvad kalad aeglasemini ning saavutavad madalama maksimum pikkuse. Ümarmudila puhul on teada, et kasv magevees on aeglasem kui meres. Laboritingimustes on näidatud, et ümarmudil kasvab kõige kiiremini soolsus vahemikus 5-10 ‰ (Karsiotis *et al.*, 2012). Soome lahe soolsus varieerub peaaegu magedast kuni 6 ‰ (Schiewer, *et al.*, 2008), mis peaks rannikumeres

võimaldama optimaalset või selle lähedast kavu. Eelnevat toetab ka Nurkse (2017) uurimus, kust leiti, et Eesti rannikualal on ümarmudila esinemistõenäosus kõige suurem 5-6,5% juures. Aeglasem kasv magevee keskkonnas on iseloomulik ka ümarmudilale ta looduslikus areaalis (Apostolou et al., 2014). Vastupidiselt on Suures järvistus leitud, et hoopis jõgedesse suundunud kalade kasv on kiirem, mis näitab, et soolsus ei ole ainus tegur, mis mõjutab jõkke suundunud kalade kasvu (Kornis *et al.*, 2017). Kornis jt. (2017) arvasid põhjuseks olevat temperatuuri erinevused: sealsetes jõgedes on suvised temperatuurid kõrgemad kui järves. Eelnev võib mängida rolli ka Eesti rannikujõgede puhul, kuid omades vastupidist mõju. Eesti rannikujõgedes on tavaliselt suvised maksimaalsed temperatuurid madalamad kui rannikumeres, limiteerides tõenäoliselt seeläbi ümarmudila kasvu. Nagu varasemalt mainitud on kalade kasv oluliselt toidubaasist mõjutatud. Üldjuhul on Eesti laiuskraadidel jõed vähem toitulisemad kui meri (Gross, 1988), mis omakorda arvatavasti seletab käesolevas uurimuses leitud kasvuerinevusi. Seega võib jõgi näida madalama konkurentsi tõttu parema elupaigana, kuid madalam kasvukiirus indikeerib, et tegemist on siiski mülgas elupaigaga. Kuigi käesolevas uurimuses leiti, et jõkke suundunud kalade madalam kasv saab juba alguse merest, ei ole jõkke suundumine siiski isendile kasulik valik. Jõekeskkonnas viibimine ei kompenseeri, vaid pigem on põhjust arvata, et süvendab kasvus maha jäämist võrreldes meres kasvanud isenditega.

KOKKUVÕTE

Ümarmudil on Läänemeres invasiivne võõrliik, kes on looduslikult pärit Ponto-Kaspia regioonist. Läänemerest avastati liik esmakordselt 90-ndate aastate alguses Poolast Gdanski lahest, mille järel on ümarmudil oma areaali laiendanud üle kogu Läänemere. Pärast esmast introduktsiooni on ümarmudilast saanud mitmes Läänemere piirkonnas arvukas liik moodustades domineeriva osa kalakooslusest. Eelnevast tulenevalt on leitud, et tegemist on potentsiaalselt ulatuslikku negatiivset mõju omava liigiga.

Võõrliikide invasiivsuse üheks määrajaks on kasvukiirus, mistõttu on äärmiselt oluline selle elukäiguomaduse uurimine. Seda enam, et ümarmudila puhul on tegemist Läänemeres vähe uuritud elukäiguomadusega. Käesoleva töö eesmärgiks oli ümarmudila kasvu ning seda mõjutavate tegurite iseloomustamine Eesti rannikumeres ning rannikujõgedes.

Käesolevas töös leiti, et ümarmudila kasv varieerub sugude ning asukohtade vahel. Isased kasvavad kiiremini kui emased, mis oli oodatav tulemus, sest sarnast mustrit on ümarmudilal registreeritud nii uutes piirkondades kui ka looduslikus areaalis. Lisaks tuvastati, et Eesti rannikumere eri piirkondades kasvavad ümarmudila populatsioonid erineva kiirusega. Kõige enam eristus asukohtade omavahelises võrdluses ülejäänud rannikumere piirkondadest Tallinna laht, aeglasema kasvu poolest. Ümarmudila puhul on mitmed uurimused näidanud, et pärast esmast introduktsiooni esinevad juba paari aasta möödudes erinevused kasvukiiruses. Ka käesolevas uurimuses leiti, et esmane introduktsiooniaeg iseloomustab suurel määral asukohtade vahelisi kasvu erinevusi. Lisaks oletati, et eri piirkondades on kasv mõjutatud erinevate tegurite poolt, nendest olulisimad on ümarmudila arvukus ning sellest tingitud tegurid ja elupaiga kvaliteet.

Otoliitide mikrokeemilise analüüsi tulemusel leiti, et enamus (95%) jõkke suundunud ümarmudilatest on rannikumeres koorunud. Otoliidi mikrokeemia põhjal tuvastati esmakordselt Läänemerest jõkke levimise tagajärjel ümarmudila kudumine jões. Kalade jõkke suundumise põhjused ning seda mõjutavad tegurid ei ole teada, kuid seda seostati isendite konditsiooniga, mis oli jõest püütud kaladel madalam kui rannikumeres. Kõrge ümarmudila arvukus rannikumeres võib olla põhjuseks, miks konkurents nõrgemad on sunnitud otsima alternatiivseid elupaikasid ning seetõttu suunduvad jõgedesse. Ümarmudilad on agressiivsed ja territoriaalsed ning seeläbi on tugevamad võimelised

nõrgemaid optimaalsetest elupaikadest välja tõrjuma. Käesolevas uurimuses leiti, et rannikujõgedes on kalade kasv oluliselt aeglasem kui rannikumeres

Tegemist on olulise pilootuurimusega, mille tulemusel on saadud esmased ümarmudila asukohtade vahelisi kasvuerinevusi iseloomustavad andmed Eesti rannikualal. Kasvukiirus on invasioonijärgus muutuv elukäiguomadus, mistõttu on äärmiselt oluline kasvuparameetrite muutuste jälgimine invasiooniprotsessi edasisel kulgemisel, arvestades et osades Eesti rannikumere piirkondades on ümarmudil oma invasiooni algjärgus.

SUMMARY

Round goby is an invasive non-indigenous species in the Baltic Sea, originating from the Ponto-Caspian region. First round gobies from the Baltic Sea were caught from the Gulf of Gdansk, Poland, in 1990, followed by an expansion all over the Baltic Sea. After its initial introduction, round goby has become an abundant species in several areas of the Baltic Sea, making up a large proportion of the biomass of local fish communities. Due to its invasive life-history traits, strong negative effects to local communities have been observed.

Growth rate is an important life history trait determining a species' potential to become invasive when spreading to new areas, therefore extensive research of its nature is needed. In the Baltic Sea, growth of round goby is insufficiently studied, making this an important study in understanding invasion ecology of round goby in this region. The aim of this study is to describe the growth of round goby in the Estonian coastal sea and rivers.

The results revealed that the growth rate of round goby varies in different locations of the Estonian coastal sea. Distinguishably lower growth rate was observed in the gulf of Tallinn. Many studies have shown that changes in the growth of round goby appear in a short time frame after its initial introduction. This pattern was also observed in the current study – to a large extent changes in growth between locations were described by the initial time of introduction to that area. In addition, it was hypothesised that other factors like abundance and habitat quality could have an effect on individual growth.

Different growth rates between sexes was observed - males grow faster than females. This was an expected result, as it has previously been observed in the Baltic Sea, the Great Lakes and in the natural distribution area of round goby.

Otolith microchemistry results showed that most of round gobies caught from the rivers had hatched in the brackish water and migrated to the river sometime during their life. This is the first study from the Baltic Sea where round goby hatching in a river has been documented using otolith microchemistry. Although factors triggering migration to rivers river are unknown, suboptimal living condition during the first years in the sea might be the cause. Lower condition and slower growth during the beginning of life was observed among fish caught from the rivers, therefore a conclusion was made that smaller fish who are less competitive in the sea use the river as an alternative habitat. Especially since it has been documented that due to round goby's aggressive and territorial nature, stronger

individuals may push weaker ones out of optimal habitats who are then left to utilise suboptimal habitats.

There are very few studies about the growth of round goby in the Baltic Sea, therefore the results found in the current study are very important in understanding the invasion ecology of round goby. Since growth rate is a life-history trait that changes over the invasion process, it is important to keep monitoring the changes of growth in the upcoming years in the Estonian coastal sea.

TÄNUSÕNAD

Autor tänab oma juhendajad Mehis Rohtlat ja Roland Svirgsdeni nõuannete ning abi ees.

Autor on äärmiselt tänulik Kristiina Hommikule, Lauri Saksale, Imre Taalile ning ülejäänud Eesti Mereinstituudi kollektiivile nende toetuse ning igakülgse abi eest.

Autor tänab Martina Blassi, otoliidi värvimisega seotud nõuannete ning abi eest; Ants Kaasikut, Taavi Pälli ning Henrik Baktofti abi ning nõuannete eest statistilistes küsimustes ning Andris Pentjärve abi eest kartograafilistes küsimustes. Autor tänab Päärn Paistet abi eest otoliidi mikrokeemilise analüüsi läbiviimisel. Autor tänab oma sõpru ja peret nende igakülgse toetuse eest.

KASUTATUD KIRJANDUS

- Almqvist, G., Strandmark, A. ja Appelberg, M. 2010. Has the invasive round goby caused new links in Baltic food webs?, *Environmental Biology of Fishes*, 89: 79-93.
- Alpert, P. 2006. The advantages and disadvantages of being introduced, *Biological Invasions*, 8: 1523-34.
- Apostolo, A., Velkov, B. ja Vassilev, M. 2014. Growth, age and size structure of the round goby (*Neogobius melanostomus*) from it's main habitats in Bulgarian waters, *1 st International Congress of Applied Ichthyology & Aquatic Environment (13-15.11.2014, Volos, Greece)*.
- Azour, F., van Deurs, M., Behrens, J., Carl, H., Hüsey, K., Greisen, K., Ebert, R. ja Møller, P.R. 2015. Invasion rate and population characteristics of the round goby *Neogobius melanostomus*: effects of density and invasion history, *Aquatic Biology*, 24: 41-52.
- Bax, N., Williamson, A., Agüero, M., Gonzalez, E. ja Geeves, W. 2003. Marine invasive alien species: a threat to global biodiversity, *Marine policy*, 27: 313-23.
- Björklund, M. ja Almqvist, G. 2010. Is it possible to infer the number of colonisation events from genetic data alone?, *Ecological Informatics*, 5: 173-76.
- Bøhn, T., Sandlund, O. D., Amundsen, P.-A. ja Primicerio, R. 2004. Rapidly changing life history during invasion, *Oikos*, 106: 138-50.
- Brandner, J., Cerwenka, A.F., Schliewen, U.K. ja Geist, J. 2013. Bigger is better: characteristics of round gobies forming an invasion front in the Danube River, *PLoS One*, 8: e73036.
- Brown, J. E. ja Stepien, C.A. 2009. Invasion genetics of the Eurasian round goby in North America: Tracing sources and spread patterns, *Molecular Ecology*, 18: 64-79.
- Brownscombe, J.W. ja Fox, M.G. 2012. Range expansion dynamics of the invasive round goby (*Neogobius melanostomus*) in a river system, *Aquatic Ecology*, 46: 175-89.

- Brush, J. M., Fisk, A.T., Hussey, N.E. ja Johnson, T.B. 2012. Spatial and seasonal variability in the diet of round goby (*Neogobius melanostomus*): stable isotopes indicate that stomach contents overestimate the importance of dreissenids, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69: 573-86.
- Bzoma, S. 1998. The contribution of round goby (*Neogobius melanostomus* Pallas, 1811) to the food supply of cormorants (*Phalacrocorax carbo* Linnaeus, 1758) feeding in the Puck Bay, *Bulletin of the sea Fisheries Institute*, 2: 39-47.
- Campana, S.E., ja Neilson J.D. 1982. Daily growth increments in otoliths of starry flounder (*Platichthys stellatus*) and the influence of some environmental variables in their production, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39: 937-42.
- Cariton, J.T. ja Geller, J.B. 1993. Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms, *Science*, 261: 78-82.
- Carol, J., Benejam, L., Benito, J. ja García-Berthou, E. 2009. Growth and diet of European catfish (*Silurus glanis*) in early and late invasion stages, *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, 174: 317-28.
- Charlebois, P. M., Corkum, L. D., Jude, D. J. ja Knight, C. 2001. The round goby (*Neogobius melanostomus*) invasion: Current research and future needs, *Journal of Great Lakes Research*, 27: 263-66.
- Charlebois, P.M. 1997. The round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas): a review of European and North American literature, Illinois-Indiana Sea Grant Program and Illinois Natural History Survey. INHS Special Publication No. 20, 76 pp.
- Christoffersen, M., Svendsen, J.C, Behrens, J.W., Jepsen, N. ja van Deurs, M. 2019. Using acoustic telemetry and snorkel surveys to study diel activity and seasonal migration of round goby (*Neogobius melanostomus*) in an estuary of the Western Baltic Sea, *Fisheries Management and Ecology*.
<https://doi.org/10.1111/fme.12336>

- Corkum, L. D., Sapota, M. R. ja Skora, K.E. 2004. The round goby, *Neogobius melanostomus*, a fish invader on both sides of the Atlantic Ocean, *Biological Invasions*, 6: 173-81.
- Corkum, L.D., MacInnis, A.J ja Wickett, R.G. 1998. Reproductive habits of round gobies, *Great Lakes Research Review*, 3: 13-20.
- Coulter, D., Brent, P., Murry, A., Webster, W.C. ja Uzarski, D.G. 2011. Effects of dreissenid mussels, chironomids, fishes, and zooplankton on growth of round goby in experimental aquaria, *Journal of Freshwater Ecology*, 26: 155-62.
- Czugała, A., ja Woźniczka, A. 2010. The River Odra estuary—another Baltic Sea area colonized by the round goby *Neogobius melanostomus* Pallas, 1811, *Aquatic Invasions*, 5: S61-S65.
- Didham, R. K, Tylianakis, J.M., Hutchison, M.A., Ewers, R.M ja Gemmell, N.J. 2005. Are invasive species the drivers of ecological change?, *Trends in Ecology & Evolution*, 20: 470-74.
- Dietrich, J.P., Morrison, B.J., ja Hoyle, J.H. 2006. Alternative ecological pathways in the eastern Lake Ontario food web—round goby in the diet of lake trout, *Journal of Great Lakes Research*, 32: 395-400.
- Drake, J.M., ja Lodge, D.M. 2004. Global hot spots of biological invasions: evaluating options for ballast–water management, *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271: 575-80.
- Dubs, D.O.L., and Corkum., L.D. 1996. Behavioral interactions between round gobies (*Neogobius melanostomus*) and mottled sculpins (*Cottus bairdi*), *Journal of Great Lakes Research*, 22: 838-44.
- Elsdon, T. S., Wells, B.K., Campana, S.E., Gillanders, B.M., Jones, C.M., Limburg, K.E., Secor, D.H., Thorrold, S.R. ja Walther, B.D. 2008. Otolith chemistry to describe movements and life-history parameters of fishes: hypotheses, assumptions, limitations and inferences, *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 46: 297-330.

- EMI. 2017. Eesti riikliku kaladnuse andmekogumisprogrammi täitmine ja analüüs 2017
Töövõtulepingu nr 4-1.1/15/20-1 2017. a. vahearuanne. Tartu.
- Fitzsimons, J., Williston, B., Williston, G., Bravener, G., Jonas, J.L., Claramunt, R.M.,
Marsden, J.E. ja Ellrott, B.J. 2006. Laboratory estimates of salmonine egg
predation by round gobies (*Neogobius melanostomus*), sculpins (*Cottus cognatus*
and *C. bairdi*), and crayfish (*Orconectes propinquus*), *Journal of Great Lakes
Research*, 32: 227-41.
- Florin, A-B, Hüssy, K., Blass, M., Oesterwind, D., Puntila, R., Ustups, D., Albrecht, C.,
Heimbrand, Y., Knospina, E. ja Koszarowski, K. 2018. How old are you—
Evaluation of age reading methods for the invasive round goby (*Neogobius
melanostomus*, Pallas 1814), *Journal of Applied Ichthyology*, 34: 653-58.
- Francis, R.I.C.C. 1990. Back-calculation of fish length: a critical review, *Journal of Fish
Biology*, 36: 883-902.
- Gendron, A.D., Marcogliese, D.J. ja Thomas, M. 2012. Invasive species are less
parasitized than native competitors, but for how long? The case of the round goby
in the Great Lakes-St. Lawrence Basin, *Biological Invasions*, 14: 367-84.
- Gross, M.R., Coleman, R.M, McDowall, R.M. 1988. Aquatic Productivity and the
Evolution of Diadromous Fish Migration, *Science*, 239:1291-3.
- Gruľa, D., Balážová, M., Copp, G. ja Kováč, V. 2012. Age and growth of invasive round
goby *Neogobius melanostomus* from middle Danube, *Open Life Sciences*, 7: 448-
59.
- Guemues, A. ja Kurt, A. 2009. 'Age structure and growth by otolith interpretation of
Neogobius melanostomus (Gobiidae) from Southern Black Sea', *Cybium:
international journal of ichthyology*, 33: 29-37.
- Gutowsky, L.F.G. ja Fox, M.G. 2012. Intra-population variability of life-history traits and
growth during range expansion of the invasive round goby, *Neogobius
melanostomus*, *Fisheries Management and Ecology*, 19: 78-88.

- Hayden, T. A., and Miner, J.G. 2009. Rapid dispersal and establishment of a benthic Ponto-Caspian goby in Lake Erie: diel vertical migration of early juvenile round goby, *Biological Invasions*, 11: 1767-76.
- HELCOM, 2010 Maritime Activities in the Baltic Sea – An integrated thematic assessment on maritime activities and response to pollution at sea in the Baltic Sea Region. Balt. Sea Environ. Proc. No. 123
- HELCOM. 2012. Observed non-indigenous and cryptogenic species in the Baltic sea. HELCOM Baltic Sea Environment Fact Sheets. Online. 23.11.2018, <http://www.helcom.fi/baltic-sea-trends/environment-fact-sheets/biodiversity/observed-non-indigenous-and-cryptogenic-species-in-the-baltic-sea>
- Hempel, M., Neukamm R. ja Thiel, R. 2016. Effects of introduced round goby (*Neogobius melanostomus*) on diet composition and growth of zander (*Sander lucioperca*), a main predator in European brackish waters, *Aquatic Invasions*, 11: 167-78.
- Hensler, S.R. ja Jude, D.J. 2007. Diel vertical migration of round goby larvae in the Great Lakes, *Journal of Great Lakes Research*, 33: 295-302.
- Herrmann, C., Bregnballe, T., Larsson, K., Rattiste, K. 2014. Population development of Baltic bird species: great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*). HELCOM Baltic Sea Environment Fact Sheets. Online. 3.01.2019, <http://www.helcom.fi/baltic-sea-trends/environment-fact-sheets/biodiversity/population-development-of-great-cormorant>.
- Houghton, C.J. ja Janssen, J. 2015. Changes in age-0 yellow perch habitat and prey selection across a round goby invasion front, *Journal of Great Lakes Research*, 41: 210-16.
- Huo, B., Madenjian, C.P., Y. Zhao, C. X. Xie, O'Brien, T.P. ja Czesny, S.J. 2014. Age and growth of round gobies in Lake Michigan, with preliminary mortality estimation, *Journal of Great Lakes Research*, 40: 712-20.

- Jakubas, D. 2004. The response of the grey heron to a rapid increase of the round goby, *Waterbirds*, 27: 304-07.
- Jarry, M., Beall, E., Davaine, P., Guéraud, F., Gaudin, P., Aymes, J.-C., Labonne, J. ja Vignon, M. 2018. Sea trout (*Salmo trutta*) growth patterns during early steps of invasion in the Kerguelen Islands, *Polar Biology*: 1-10.
- Jepsen, N., Klenke, R., Sonnesen, P. ja Bregnballe, T. 2010. The use of coded wire tags to estimate cormorant predation on fish stocks in an estuary, *Marine and Freshwater Research*, 61: 320-29.
- Kalchhauser, I., Mutzner, P. ja Burkhardt-Holm, P. 2013. Arrival of round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) and bighead goby *Ponticola kessleri* (Günther, 1861) in the High Rhine (Switzerland), *BioInvasions Records*, 2:79-83.
- Karlson, A.M.L., Almqvist, G., Skóra, K.E. ja Appelberg, M. 2007. Indications of competition between non-indigenous round goby and native flounder in the Baltic Sea, *ICES Journal of Marine Science*, 64: 479-86.
- Karsiotis, S.I., Pierce, L.R., Brown, J.E. ja Stepien, C.A. 2012. Salinity tolerance of the invasive round goby: experimental implications for seawater ballast exchange and spread to North American estuaries, *Journal of Great Lakes Research*, 38: 121-28.
- Kornis, M.S., Mercado-Silva, N. ja Vander Zanden, M.J. 2012. Twenty years of invasion: a review of round goby *Neogobius melanostomus* biology, spread and ecological implications, *Journal of Fish Biology*, 80: 235-85.
- Kornis, M.S., Carlson, J., Lehrer-Brey, G. ja Vander Zanden J.M. 2014. Experimental evidence that ecological effects of an invasive fish are reduced at high densities, *Oecologia*, 175: 325-34.
- Kornis, M.S., Weidel, B.C. ja Vander Zanden, J.M. 2017. Divergent life histories of invasive round gobies (*Neogobius melanostomus*) in Lake Michigan and its tributaries, *Ecology of Freshwater Fish*, 26: 563-74.

- Kotta, J., Nurkse, K., Puntila, R. ja Ojaveer, H. 2016. Shipping and natural environmental conditions determine the distribution of the invasive non-indigenous round goby *Neogobius melanostomus* in a regional sea, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 169: 15-24.
- Kováč, V, Copp, G.H. ja Sousa, R.P. 2009. Life-history traits of invasive bighead goby *Neogobius kessleri* (Günther, 1861) from the middle Danube River, with a reflection on which goby species may win the competition, *Journal of Applied Ichthyology*, 25: 33-37.
- Kuhns, L. A. ja Berg, M.B. 1999. Benthic invertebrate community responses to round goby (*Neogobius melanostomus*) and zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion in southern Lake Michigan, *Journal of Great Lakes Research*, 25: 910-17.
- Kvach, Y. ja Skóra, K.E. 2007. Metazoa parasites of the invasive round goby *Apollonia melanostoma* (*Neogobius melanostomus*) (Pallas) (*Gobiidae: Osteichthyes*) in the Gulf of Gdańsk, Baltic Sea, Poland: a comparison with the Black Sea, *Parasitology Research*, 100: 767-74.
- Kvach, Y. ja Stepien, C.A. 2008. Metazoan parasites of introduced round and tubenose gobies in the Great Lakes: support for the “enemy release hypothesis”, *Journal of Great Lakes Research*, 34: 23-35.
- Liversage, K., Nurkse, K., Kotta, J. ja Järv, L. 2017. Environmental heterogeneity associated with European perch (*Perca fluviatilis*) predation on invasive round goby (*Neogobius melanostomus*), *Marine environmental research*, 132: 132-39.
- Lorenzen, K. ja Enberg, K. 2002. Density-dependent growth as a key mechanism in the regulation of fish populations: evidence from among-population comparisons, *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 269: 49-54.
- MacInnis, A.J. ja Corkum, L.D. 2000. Age and growth of round goby *Neogobius melanostomus* in the Upper Detroit River, *Transactions of the American Fisheries Society*, 129: 852-58.

- Matetski, L. 2014. Erinevatest jõgedest pärit meriforelli (*Salmo trutta*) noorjäreude eristamine otoliidi elemendilise sõrmejälje abil (Magistritöö). Tartu Ülikool.
- Meunier, B., Yavno, S., Ahmed, S. ja Corkum, L.D. 2009. First documentation of spawning and nest guarding in the laboratory by the invasive fish, the round goby (*Neogobius melanostomus*), *Journal of Great Lakes Research*, 35: 608-12.
- Mombaerts, M., Verreycken, H., Volckaert, F. ja Huysse, T. 2014. The invasive round goby (*Neogobius melanostomus*) and tubenose goby (*Proterorhinus semilunaris*): two introduction routes into Belgium, *Aquatic Invasions*, 9: 305-14.
- Nurkse, K., Kotta, J., Orav-Kotta, H. ja Ojaveer, H. 2016. A successful non-native predator, round goby, in the Baltic Sea: generalist feeding strategy, diverse diet and high prey consumption, *Hydrobiologia*, 777: 271-81.
- Nurkse, K. 2017. Ümarmudil Eesti rannikumeres: rakendusuuring edasise meetmekava väljatöötamise aluseks, 2.osa.
- Nyeste, K.J., Kati, S., Nagy, S.A. ja Antal, L. 2017. Growth features of the Amur sleeper, *Percottus glenii* (Actinopterygii: Perciformes: Odontobutidae), in the invaded Carpathian Basin, Hungary, *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 47: 33-40.
- Oesterwind, D., Bock, C., Förster, A., Gabel, M., Henseler, C., Kotterba, P., Menge, M., Myts, D. ja Winkler, H.M. 2017. Predator and prey: The role of the round goby (*Neogobius melanostomus*) in the western Baltic, *Marine Biology Research*, 13: 188-97.
- Pennuto, C.M., Howell E.T. ja Makarewicz, J.C. 2012. Relationships among round gobies, Dreissena mussels, and benthic algae in the south nearshore of Lake Ontario, *Journal of Great Lakes Research*, 38: 154-60.
- Polačik, M., Janáč, M., Jurajda, P., Adámek, Z., Ondračková, M., Trichkova, T. ja Vassilev, M. 2009. Invasive gobies in the Danube: invasion success facilitated by availability and selection of superior food resources, *Ecology of Freshwater Fish*, 18: 640-49.

- Puntila, R., Strake, S., Florin, A-B., Naddafi, R., Lehtiniemi, M., Behrens, J., Kotta, J., Oosterwind, D., Putnis, I., Smolinski, S., Wozniczka, A., Ojaveer, H., Ložys, L., Uspenskiy, A., Yurtseva, A. 2018. Abundance and distribution of round goby (*Neogobius melanostomus*). HELCOM Baltic Sea Environment Fact Sheets. Online. 10.10.2018, <http://www.helcom.fi/baltic-sea-trends/environment-fact-sheets/biodiversity/abundance-and-distribution-of-round-goby/>
- Pyšek, P., Jarošík, V., Hulme, P.E., Kühn, I., Wild, J., Arianoutsou, M., Bacher, S., Chiron, F., Didžiulis, V. ja Essl, F. 2010. Disentangling the role of environmental and human pressures on biological invasions across Europe, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107: 12157-62.
- Raby, G.D., Gutowsky, L.F.G. ja Fox, M.G. 2010. Diet composition and consumption rate in round goby (*Neogobius melanostomus*) in its expansion phase in the Trent River, Ontario, *Environmental Biology of Fishes*, 89: 143-50.
- Rakauskas, V, Bacevičius, E., Pūtys, Ž., Ložys, L. ja Arbačiauskas, K. 2008. Expansion, feeding and parasites of the round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1811), a recent invader in the Curonian Lagoon, Lithuania, *Acta Zoologica Lituanica*, 18: 180-90.
- Rakauskas, V, Pūtys, Ž., Dainys, J., Lesutiene, J., Ložys, L. ja Arbačiauskas, K. 2013. Increasing population of the invader round goby, *Neogobius melanostomus* (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae), and its trophic role in the Curonian Lagoon, SE Baltic Sea, *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 43.
- Rakauskas, V., Virbickas, T., Skrupskelis, K. ja Kesminas, V. 2018. Delayed expansion of Ponto-Caspian gobies (Pisces, Gobiidae, Benthophilinae) in the Nemunas River drainage basin, the northern branch of the central European invasion corridor, *BioInvasions Record*, 7:143-152.
- Ray, W.J. ja Corkum, L.D. 2001. Habitat and site affinity of the round goby, *Journal of Great Lakes Research*, 27: 329-34.

- Reyjol, Y., Brodeur, P., Mailhot, Y., Mingelbier, M. ja Dumont, P. 2010. Do native predators feed on non-native prey? The case of round goby in a fluvial piscivorous fish assemblage, *Journal of Great Lakes Research*, 36: 618-24.
- Roche, K., Janáč, M., Šlapanský, L., Mikl, L., Kopeček, L. ja Jurajda, P. 2015. A newly established round goby (*Neogobius melanostomus*) population in the upper stretch of the river Elbe, *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*: 416
- RStudio Team. 2015. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA
URL <http://www.rstudio.com/>.
- Ruiz, G.M., Carlton, J.T., Grosholz, E.D. ja Hines, A.H. 1997. Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent, and consequences, *American Zoologist*, 37: 621-32.
- Schiewer, U. 2008. Ecology of Baltic coastal waters. Springer. 430 pp.
- Sapota, M.R. ja Skóra, K.E. 2005. Spread of alien (non-indigenous) fish species *Neogobius melanostomus* in the Gulf of Gdansk (south Baltic), *Biological Invasions*, 7: 157-64.
- Schrandt, M.N., Stone, L.C., Klimek, B., Makelin, S., Heck, K.L., Mattila, J. ja Herlevi, H. 2016. A laboratory study of potential effects of the invasive round goby on nearshore fauna of the Baltic Sea, *Aquatic Invasions*, 11:327-335.
- Skora, K.E. ja Rzeznik, J. 2001. Observations on diet composition of *Neogobius melanostomus* Pallas 1811 (Gobiidae, Pisces) in the Gulf of Gdansk (Baltic Sea)', *Journal of Great Lakes Research*, 27: 290-99.
- Sokołowska, E. ja Fey, D.P. 2011a. Age and growth of the round goby *Neogobius melanostomus* in the Gulf of Gdańsk several years after invasion. Is the Baltic Sea a new Promised Land?, *Journal of Fish Biology*, 78: 1993-2009.
- Stan Development Team. 2018. RStan: the R interface to Stan. R package version 2.18.1. <http://mc-stan.org/>.

- Strayer, D.L. 1999. Effects of alien species on freshwater mollusks in North America, *Journal of the North American Benthological Society*, 18: 74-98.
- Ustups, D., Bergström, U., Florin, A-B., Kruze, E., Zilniece, D., Elferts, D., Knospina, E. ja Uzars, D. 2016. Diet overlap between juvenile flatfish and the invasive round goby in the central Baltic Sea, *Journal of Sea Research*, 107: 121-29.
- Verliin, A., Kesler, M., Svirsden, R., Taal, I., Saks, L., Rohtla, M., Hubel, K., Eschbaum, R., Vetemaa, M. ja Saat, T. 2017. Invasion of round goby to the temperate salmonid streams in the Baltic Sea, *Ichthyological Research*, 64: 155-58.
- Von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II), *Human biology*, 10: 181-213.
- Wonham, M. J., Carlton, J.T., Ruiz, G. ja Smith, L.D. 2000. 'Fish and ships: relating dispersal frequency to success in biological invasions', *Marine Biology*, 136: 1111-21.
- Wootton, Robert J. 2012. *Ecology of teleost fishes* (Springer Science & Business Media).
- Young, J.A.M, Marentette, J.R., Gross, C., McDonald, J.I., Verma, A., Marsh-Rollo, S.E., Macdonald, P.D.M., Earn, D.J.D. ja Balshine, S. 2010. Demography and substrate affinity of the round goby (*Neogobius melanostomus*) in Hamilton Harbour, *Journal of Great Lakes Research*, 36: 115-22.

Kaudsed viited:

- Москалькова, КИ. 1996. 'Экологические и морфо-физиологические предпосылки к расширению ареала у бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* в условиях антропогенного загрязнения водоемов', *Вопросы ихтиологии*, 36: 615-21

Interneti allikad:

- Internet 1 - <https://parnu.postimees.ee/2352587/umarmudil-tungib-peale> 15.12.2018

LISAD

Lisa 1. Eesti rannikumerest püütud ümarmudila valimistruktuur

Asukoht	Valimi suurus	TL _{min} – TL _{max} (mm)	Vanus _{min} – vanus _{max}	emased	isased	juveniilid
Kihnu	53	36-214	1-5	22	19	12
Kõiguste	57	66-207	2-5	20	27	10
Käsmu	52	47 - 210	1-4	19	21	12
Matsalu	46	105 - 179	1-4	18	12	16
Saarnaki	50	73 - 181	1-3	15	23	12
Tallinna laht	47	28 - 194	0-8	24	12	11
Vilsandi	50	36 - 212	1-4	15	13	22
kokku	355	28-214	1 - 8	132	127	94

Lisa 2. Erinevatest rannikujõgedest püütud kalade valimistruktuur

Asukoht	Valimi suurus	TL _{min} – TL _{max} (mm)	Vanus _{min} – vanus _{max}	emased	isased	juveniilid	Määramata
Kolga	10	47 – 69	1-2	-	-	4	6
Loobu	7	54 - 92	1-2	1	1	5	-
Mustoja	10	52-103	1-2	1	3	5	1
Pirita	10	78-145	2-5	3	5	-	2
Purtse	8	40 - 85	1-2	-	-	7	1
Toolse	8	52 - 67	1	-	-	8	-
Vasalemma	8	54 - 91	1-2	2	1	5	-
Vihterpalu	9	82 – 110	1-3	4	2	3	-
Vääna	8	76 - 129	1-2	2	4	2	-
kokku	78	40 - 145	1-3	13	16	39	10

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Kristi Källo

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Ümarmudila (*Neogobius melanostomus*) kasvukiirus Eesti rannikumeres ning sinna suubuvates jõgedes“, mille juhendajad on Mehis Rohtla ja Roland Svirgsden, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 3.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Tartus 13.02.2019