

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

**Marit Neemela**

**INVASIIVSETE VÕÕRLIIKIDE MÕJU KOHALIKELE  
KOOSLUSTELE ÜMARMUDILA (*NEOGOBIUS  
MELANOSTOMUS*) NÄITEL**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: PhD Lauri Saks

**TARTU 2020**

## **Invasiivsete võõrliikide mõju kohalikele kooslustele ümarmudila (*Neogobius melanostomus*) näitel**

Ümarmudil on Ponto-Kaspia päritolu kalaliik, mis introductseeriti Läänemerre ja Põhja-Ameerikasse 1990. aastal laevade ballastvee kaudu ja on 30 aasta jooksul edukalt koloniseerinud paljud veekogud. Võõrliikide invasioonid kahjustavad kohalikku elustikku mitmel viisil: elupaikade hõivamine, toidukonkurents, koosluste struktuuri muutumine, parasiitide levik. Samuti võivad võõrliigid tekitada majanduslikku kahju ja ohustada inimese tervist. Kuna võõrliigid levivad inimese kaasabil, on nende levik globaliseerumise tagajärjel kiirenenud. Käesolev töö annab ülevaate invasiivsete liikide levikuteedest, ümarmudila invasiooni ajaloost ja levikust ning selle erinevatest mõjudest kohalikule elustikule.

B260 Hüdrobioloogia, mere-bioloogia, veeökoloogia, limnoloogia

Märksõnad: ümarmudil, võõrliigid, bioinvasioon

## **The impacts of non-indigenous species on local ecosystems: examples from the round goby (*Neogobius melanostomus*) invasion**

The round goby is a Ponto-Caspian fish species that was introduced to the Baltic Sea and to North America in 1990 through ships' ballast water and has successfully colonised many bodies of water in 30 years. Biological invasions harm native ecosystems in multiple ways: habitat occupation, competition for food, changes in population structure, spread of parasites. Non-indigenous species may also cause economic damage and pose a threat to human health. The globalisation of human activity has accelerated the spread of alien species. This study provides an overview of the dispersal mechanisms of invasive species, the history and range of the round goby invasion and how it affects native ecosystems.

B260 Hydrobiology, marine biology, aquatic ecology, limnology

Keywords: round goby, alien species, biological invasion

## SISUKORD

1. Sissejuhatus	4
2. Ümarmudil	6
2.1. Taksonoomia	6
2.2. Morfoloogia	6
2.3. Päritolu ja elupaik	7
2.4. Toitumisökoloogia	7
2.5. Sigimine ja areng	8
3. Invasioon	10
3.1. Võõrliikide levimise mehhanismid	10
3.2. Ümarmudila levikut mõjutavad tegurid	11
3.3. Ümarmudila levimine väljapoole looduslikku areaali	12
3.4. Ümarmudila invasiooni uurimise meetodid	15
3.5. Invasioonide piiramise ja ennetamise meetmed	17
4. Invasiooni mõju kohalikule elustikule	19
4.1. Elupaigad	19
4.2. Troofilised interaktsioonid	21
4.3. Parasiidid	22
4.4. Invasiooni mõju inimesele ja majandusele	24
5. Arutelu	26
Kokkuvõte	30
Summary	32
Tänuavaldused	34
Kasutatud kirjandus	35

## 1. SISSEJUHATUS

Võõrliigid on liigid, mis on inimese kaasabil levinud oma looduslikust levilast kaugemale (Masing, 1992). Uutesse elupaikadesse võivad võõrliigid sattuda mitmel viisil – sissetoodud kaubana, parasiitidena, laevade ballastveega (Kangur *et al.*, 2005). Ligikaudu 10% uude elupaika sattunud liikidest suudab sinna püsima jääda ehk naturaliseeruda; naturaliseerunud liikidest omakorda vaid 10% muutub invasiivseteks võõrliikideks (Williamson, 1996). Invasiivsed on need võõrliigid, mis hakkavad uues kohas laiemalt levima ja võivad põhjustada mõõdetavaid kahjulikke mõjusid kohalikule loodusele ja ka inimesele (Keller *et al.*, 2011).

Veeökosüsteemidele võib võõrliikide invasioon olla palju ohtlikum kui maismaakooslustele, kuna veekeskkonnas: 1) võtab uute invasioonide avastamine kauem aega kui maismaal ja liik võib esimese introduktiooni kohast enne avastamist juba edasi levida; 2) on võõrliigi leviku uurimine keerulisem; 3) on levimisviisi jälgimine raskem, sest paljud liigid tuuakse sisse täiesti tahtmatult ja teadmatult; 4) on juba introductseeritud liikide välja tõrjumine peaaegu võimatu (Kangur *et al.*, 2005; Keller *et al.*, 2011).

Invasiooni võimalike mõjude hulka kuuluvad (Kangur *et al.*, 2005):

1. pärismaiste liikide leviku vähenemine (elupaikade hõivamine);
2. pärismaiste liikide arvukuse vähenemine (kisklus, konkurents toiduressursside üle);
3. kohalike koosluste struktuuri muutumine;
4. parasiitide, patogeenide ja mürkainete levimine;
5. hübriidiseerumine pärismaiste liikidega;
6. majanduslik kahju (kalandus, põllumajandus).

Paljud kalaliigid on tahtlikult viidud väljaspool looduslikku levilat asuvatesse veekogudesse ja kalasvandustesse – näiteks vikerforell (*Oncorhynchus mykiss*), hõbekoger (*Carassius gibelio*) ja karpkala (*Cyprinus carpio*) (Kangur *et al.*, 2005). Paljud invasiivsed veeorganismid on uutesse elupaikadesse jõudnud aga veesõidukite ballastveega, ilma tahtliku introductseerimiseta,

sealhulgas rändkarp (*Dreissena polymorpha*) (Hebert *et al.*, 1989; Kangur *et al.*, 2005), hiina villkäppkrabi (*Eriocheir sinensis*) (Cohen ja Carlton, 1997), kammloom *Mnemiopsis leidyi* (Shiganova, 1998) ning harilik rändkrabi (*Rhithropanopeus harrisi*) (Jensen, 2010). Samuti ei ole ümarmudil (*Neogobius melanostomus*) tahtlikult Läänemerre ja Põhja-Ameerikasse introductseeritud, vaid levinud sinna laevade ballastvee kaudu (Kotta *et al.*, 2016).

Ümarmudil on mudillaste (*Gobiidae*) sugukonda kuuluv Ponto-Kaspia päritolu kalaliik, kes on mitmel pool maailmas osutunud väga invasiivseks võõrliigiks (Sapota, 2012). Sobivaimad elupaigad on kivise põhjaga ja kõrge temperatuuriga kohad madalas mage- või riimvees, kuid ümarmudil suudab asustada paljusid erinevaid elupaiku ja talub suuri soolsuse ja temperatuuri kõikumisi (Kornis *et al.*, 2012).

1990. aastal leiti ümarmudil esimest korda nii Läänemerest (Sapota ja Skóra, 2005) kui ka Põhja-Ameerikas Suurest järvistust (Jude *et al.*, 1992). Kolmekümne aasta jooksul on ümarmudila levila mõlemas uues elupaigas pidevalt laienenud ja jätkab laienemist (Kornis *et al.*, 2012; Blair *et al.*, 2019; Merry *et al.*, 2019). Sellel invasioonil on kohalikele kooslustele olulised mõjud, mida järgnevates peatükkides täpsemalt kirjeldatakse.

Võõrliikide invasioon on päevakohane probleem terves maailmas ning globaliseerumise tagajärjel võõrliikide levik ainult kiireneb (Kangur *et al.*, 2005). Seega on oluline uurida praegu toimuvaid invasioone, et teha nende põhjal järeldusi, mis aitaks ära hoida ning vähendada invasioone või nende mõju keskkonnale tulevikus. Käesoleva töö eesmärgid on: 1) kirjeldada invasiivsete võõrliikide leviku mehhanisme ja invasiooni mõju kohalikele liikidele ja kooslustele; 2) anda põhjalik ülevaade ümarmudila invasiooni ajaloost, ulatusest ja erinevatest mõjudest; 3) arutleda invasiooni piiramise ja ennetamise meetodite ning ümarmudila invasiooni tuleviku üle.

## 2. ÜMARMUDIL

### 2.1. Taksonoomia

Ümarmudilat (*Neogobius melanostomus* Pallas, 1814) kirjeldas esmakordselt Pallas 1814. aastal Musta mere liigina. Liik kuulub kiiruimsete klassi (Actinopterygii) ahvenaliste seltsi (Perciformes) mudillaste sugukonda (*Gobiidae*) (Froese ja Pauly, 2020). Mudillaste sugukonnas on ligikaudu 2000 liiki, kuid uusmudila perekonnas (*Neogobius*) on vaid 4 kirjeldatud liiki (Nelson, 1994). Kaspia mere ümarmudilat on käsitletud eraldi alamliigina *Neogobius melanostomus affinis* (Eichwald, 1831), kuid see ei ole praegu ametlikult aktsepteeritud (Froese ja Pauly, 2020).

### 2.2. Morfoloogia

Ümarmudil on keskmiselt umbes 15 cm, maksimaalselt 25 cm pikkune kala (Sapota, 2012; Czerniejewski ja Brysiewicz, 2018), kellel on pehme, piklik ja ristlõikes ümar keha, otsseisune suu ning sälguga keel (Kornis *et al.*, 2012). Isasloomad kasvavad emastest suuremaks ning neil on põselihased enamasti tunduvalt enam arenenud kui emastel kaladel. Ujupõis puudub. Nagu paljudel teistel mudillastel, on ümarmudila kõhuuimed kokku kasvanud, moodustades imiketta (Marsden *et al.*, 1996). Liigi värvus varieerub hallist pruuni, rohekaskollase ja mustani; isasloomad on enamasti tumedamat värvi, eriti sigimisperioodil (Kornis *et al.*, 2012). Keha külgedel on pruunid laigud. Suus on ülemised ja alumised neeluhambad – kohastumus limuste söömiseks (Marsden *et al.*, 1996).

Ümarmudilal on kaks selgelt eraldatud seljauime. Looduslikus levilas on esimesel seljauimel 7–8 oga, teisel üks oga ja 12–17 kiirt. Michigani järvest kogutud isenditel oli esimesel seljauimel 5–6 oga, teisel seljauimel üks oga ja 15–17 kiirt (Kornis *et al.*, 2012). Esimese seljauime tagaosas asub suur must laik.

### **2.3. Päritolu ja elupaik**

Nagu sissejuhatuses mainitud, on ümarmudil looduslikult levinud Ponto-Kaspia vesikonnas (Froese ja Pauly, 2020). Seal leidub teda Musta, Aasovi ja Kaspia mere rannikualadel ja jõesuudmetes madalas vees. Eelistatud on kivine põhi, kuid liik asustab ka liivase ja mudase põhjaga elupaiku (Kornis *et al.*, 2012), optimaalne keskkonnatemperatuur on 26°C, kuid ümarmudilad suudavad taluda temperatuure vahemikus 0–30°C (Lee ja Johnson, 2005).

Varasemate uuringute kohaselt on ümarmudila koduvahemik väga väike (~5 m<sup>2</sup>) (Ray ja Corkum, 2001), kuid Nurkse (2016) järgi on kalade kodupiirkond arvatust suurem – rohkem kui 2000 m<sup>2</sup>. Siiski, pikki rändeid ümarmudilal täheldatud ei ole (Björklund ja Almqvist, 2010) ning kuna selle liigi levik on tihti seotud sadamate ja laevateede lähedusega, võib järeldada, et peamiseks levimisviisiks ka juba asustatud piirkondades on laevad (Kotta *et al.*, 2016).

Ümarmudil on eurühaliinne ja suudab elada nii mage-, riim- kui ka merevees (Kornis *et al.*, 2012). Kaspia meres esineb liik väga kõrge soolsusega elupaikades, kuid ookeaniveest ei ole leitud ühtegi ümarmudila asurkonda. Heaks elupaigaks on jõed – nii Suures järvistus kui Läänemeres on ümarmudil levinud paljudesse jõgedesse (Kornis *et al.*, 2012); Eestis on liiki leitud mitmest lõhilaste kudejõest Põhja-Eestis (Verliin *et al.*, 2017). Suur vastupanuvõime temperatuuri ja soolsuse muutustele, võime kohaneda erinevate elupaikadega ja taluda tugevasti inimtegevusest mõjutatud keskkondi tõstavad ümarmudila edukust invasiivse liigina (Marsden *et al.*, 1996; Ojaveer *et al.*, 2011).

### **2.4. Toitumisökoloogia**

Ümarmudil võib toituda paljudest erinevatest organismidest – vähilaadsed, limused, hulkharjasussid, kalamari ja kalade noorjärgud ning putukavastsed (Jude *et al.*, 1992; Kornis *et al.*, 2012). Toitumismustrid on väga varieeruvad ja saakloomade valik sõltub isendi suuruselt, elupaigast ja ajast. Hempel jt (2019) leidsid, et kõikides ümarmudila suurusjärgudes oli domineeriv toiduobjekt vähilaadsed. Seevastu Brandneri jt (2013a) järgi toituvad alla 10 cm

pikkused isendid peamiselt putukatest ja vähilaadsetest, kuid suuremate isendite toitumises domineerivad limused.

Ka Michigani järves läbi viidud uuringus leiti, et kõige suuremad ümarmudilad toituvad peamiselt limustest (sugukond rändkarplased (*Dreissenidae*), valdavalt *Dreissena polymorpha* ja *D. bugensis*) (Foley *et al.*, 2017). Kuna ka rändkarplased on Suures järvistus invasiivsed, on see näide situatsioonist, kus ühe liigi invasioon mõjutab teist – ümarmudil võib vähendada rändkarpide arvukust, samas soodustab see ümarmudila arvukuse tõusu ja leviku laienemist Põhja-Ameerikas (Ray ja Corkum, 1997; Kornis *et al.*, 2012). Samuti on tõestatud, et ümarmudil toitub kohalike kalaliikide marjast – Põhja-Ameerikas halli paalia (*Salvelinus namaycush*), järvetuura (*Acipenser fulvescens*) ja laigulise võldase (*Cottus bairdii*) marjast ning Läänemeres Atlandi heeringa (*Clupea harengus*) marjast (Janssen ja Jude, 2001; Corkum *et al.*, 2004; Wiegleb *et al.*, 2018).

Ümarmudila maimud toituvad päevasel ajal bentosest ning öösiti sooritavad vertikaalseid rändeid veesambas, et toituda zooplanktonist (Hensler ja Jude, 2007). Noorjärkude peamised saakloomad päevasel ajal on rullikulised (selts *Harpacticoida*), vesikirbulised *Chydoridae* sugukonnast ning surusääsklaste (*Chironomidae*) vastsed (Olson ja Janssen, 2017). Täiskasvanud isendid laevade pilsivette bentilise eluviisi tõttu tihti ei satu, kuid veepinnal toituvate vastsete ja maimude ballastvette sattumise tõenäosus on üsna kõrge (Hayden ja Miner, 2009).

## **2.5. Sigimine ja areng**

Emased ümarmudilad saavutavad suguküpsuse 1–2 aasta vanuselt ning isased 2–3 aasta vanuselt; pärast kudemist isased hukuvad (Jude *et al.*, 1992). Liigi kudemisperiood on suhteliselt pikk – üldiselt kestab kudemine aprillist septembrini, kuid mõnes kohas on see lühem, mai–juuni. Kudemisperioodi jooksul koeb ümarmudil korduvalt, iga 18–20 päeva järel ja kokku maksimaalselt kuus korda (Jude *et al.*, 1992). Kudemiseks sobiv temperatuurivahemik on 9–26°C (Marsden *et al.*, 1996). Embrüogenees kestab sõltuvalt temperatuurist 14–20 päeva. Ümarmudilal puudub tõeline vastsestaadium, s.t. koorudes sarnaneb maim täiskasvanud isendiga



ja moonet ei toimu (Marsden *et al.*, 1996). Eelnimetatud omadused võimaldavad ümarmudilal saavutada suure arvukuse võrdlemisi lühikese ajaga, andes neile eelise nende liikide ees, kes koevad ainult korra aastas või vajavad kudemiseks spetsiifilisemaid tingimusi (Corkum *et al.*, 2004).

Meunier jt (2009) kirjeldasid põhjalikult ümarmudila sigimiskäitumist. Isasloom kaevab või ehitab pesa sobiva varje alla (näiteks kivi alla) ja valvab seda kuni 10 päeva enne kudemist, aereerides pesa rinnauimedega. Kudemise ajal pööravad mõlemad sugupooled ennast korduvalt selili, et pesa lakke marja ja niiska väljutada. Ühe kudemisperioodi jooksul võib sama isaskala pesa kasutada mitu emast kala. Marjaterad on küllaltki suured (3.9 mm x 2.2 mm), need kinnituvad pesa lakke ja isane kala valvab neid kuni koorumiseni (Jude *et al.*, 1992; Meunier *et al.*, 2009). Kui pesale läheneb sissetungija, ähvardab ümarmudil teda kõigepealt rinna- ja seljauimede kergitamisega, liiva sülitamisega ning häälightsustega, sageli sissetungijat ka rünnatakse (Marsden *et al.*, 1996; Meunier *et al.*, 2009). Samuti võib ümarmudil hiilida teiste isendite pesadesse ja marjateri süüa, mõnel juhul on täheldatud, et isasloom on enda pesas oleva marja ära söönud (kui marja on liiga vähe, pesakohta on häiritud või kui esineb liiga suur temperatuuri kõikumine) (Meunier *et al.*, 2009). Yavno ja Corkum (2011) tõestasid, et ümarmudil suudab lõhna järgi vahet teha oma liigikaaslaste marjal ja teiste liikide marjal ning liigikaaslaste marja lõhn meelitab juurde teisi isendeid. Lisaks reageerivad ümarmudilad nii looduses kui ka laboris liigikaaslaste häälightsustele, mis on madala sagedusega pulsside seeriad (Rollo *et al.*, 2007).

Ümarmudila eluiga on lühike – Ponto-Kaspia vesikonnas elavad emased umbes 3-aastaseks, isased võivad elada aasta kauem ja kasvada suuremaks (Sapota, 2012). Magevees elavad isendid on väiksemad ja lühema elueaga ning saavutavad suguküpsuse varem kui riim- või merevees elavad isendid (Corkum *et al.*, 2004). Peale soolsuse on kasvukiirusega seotud ka asurkonna vanus – hiljem introductseeritud populatsioonides kasvavad isendid kiiremini (Källo, 2019). Liigi kõige pikemad (25 cm) ja vanemad (6 a) isendid on leitud Gdanski lahest (Sokołowska ja Fey, 2011).

## 3. INVASIOON

### 3.1. Võõrliikide levimise mehhanismid

Hulme jt (2008) kohaselt saavad võõrliikide invasioonid toimuda kolme peamise mehhanismi kaudu: tahtlik introduksioon, levimine üldise transpordiga ja iseseisev levimine inimese loodud tarindite kaudu.

Kaubana imporditud võõrliigid satuvad loodusesse tahtlikult (vabaks laskmine) või tahtmatult (põgenemine) (Hulme *et al.*, 2008). Näiteks paljude eksootiliste akvaariumikalade, roomajate ja muude selgroogsete puhul juhtub, et loom vabastatakse loodusesse, kui omanik ei saa või ei soovi enam lemmiklooma eest hoolitseda. Taimede puhul on tavalisim (inimese poolt) tahtmatu levimine – taime levised satuvad aiast või põllult väljapoole näiteks tuullevi, loomlevi või vesilevi vahendusel (Hulme *et al.*, 2008).

Paljud sissetoodud liigid ei ole tahtlikult introdutseeritud, vaid levivad transporditava kauba patogeeni või parasiitidena (Hulme *et al.*, 2008). Vähikatk (*Aphanomyces astaci*) on seenhaigus, mis sattus Euroopasse Põhja-Ameerika vähekide importimise kaudu ning on põhjustanud paljude kohalike vähipopulatsioonide languse või hävingu (Holdich *et al.*, 1999; Keller *et al.*, 2011). Enamik introdutseeritud selgrootuid ja mikroorganisme on levinud just teiste liikide kahjuritena.

Inimeste või kaupade transpordiga koos levivad liigid ei ole seotud spetsiifilise imporditava kaubaga – siia kuuluvad laevade ballastveega ning sõidukite ja lennukite külge kinnitununa levivad liigid, sealhulgas ümarmudil (Keller *et al.*, 2011). Infrastruktuur (kanalid, tunnelid, sillad) mängib samuti rolli võõrliikide levimisel. Kõige rohkem esineb seda veekeskkonnas. Kanalite kaudu levib iseseisvalt suhteliselt vähe liike, kuid paljud laevadega levivad liigid saavad seda teha just tänu kanalite olemasolule (Keller *et al.*, 2011). Vähem levinud on situatsioonid, kus võõrliik levib doonorregioonist, kuhu ta oli varasemalt introdutseeritud, ilma inimese kaasabita uude elupaika (Hulme *et al.*, 2008).

### 3.2. Ümarmudila levikut mõjutavad tegurid

Ümarmudila levikut mõjutavate tegurite hulka kuuluvad temperatuur, soolsus, substraat, lainetus, sügavus, klorofüllisisaldus, pH, voolukiirus, toidu kättesaadavus, pesakohtade olemasolu, laevandus ja kaitsealad (Kotta *et al.*, 2016; Jakubcinova *et al.*, 2018; Holmes *et al.*, 2019). Mitmed uuringud on näidanud, et kõige määravam faktor on inimtegevus. Looduslikest teguritest olulisim on lainetuse mõju – lainetusest tugevalt mõjutatud elupaiku ümarmudilad väldivad (Kotta *et al.*, 2016; Holmes *et al.*, 2019).

Holmes'i jt (2019) järgi võib Läänemerre merekaitsealade rajamine vähendada ümarmudila levikut kahel põhjusel. Esiteks on kaitsealadel laevanduse ja muu inimtegevuse mõju väiksem ning pärismaiste liikide seisund üldiselt parem kui väljaspool kaitsealasid, mistõttu võivad nad olla resistentsemad invasiooni vastu. Teiseks leiti, et kaitsealadel asuvates sobivates elupaikades on vähem ümarmudilaid kui sama tüüpi elupaikades väljaspool kaitsealasid. Kuna ümarmudil levib üle pikemate vahemaade eeskätt laevadega, on nende asustustihedus kõige suurem laevateede läheduses; inimtegevusest vähem mõjutatud aladele sattumise tõenäosus on väiksem. Ka Slovakkias on leitud, et ümarmudil ja veel kaks invasiivset kala (harilik päikeseahven (*Lepomis gibbosus*) ja harilik ebarasboora (*Pseudorasbora parva*)) olid arvukaimad elupaikades, kus inimtegevuse mõju keskkonnale on tugev (Jakubcinova *et al.*, 2018).

Suure tõenäosusega aitab globaalne soojenemine ümarmudila invasioonile kaasa, võimaldades liigil levida vetesse, mis varem olid elamiseks või sigimiseks liiga külmad (Kornis *et al.*, 2012). Kliimamuutused on arvatavasti põhjustanud ka rändkarbi populatsiooni plahvatusliku kasvu Eesti vetes alates 1990. aastatest (Kangur *et al.*, 2005). Ümarmudil ja rändkarp on mõlemad pärit Ponto-Kaspia vesikonnast ja on sarnaste nõudmistega temperatuuri suhtes; rändkarp on heaks toiduobjektiks ümarmudilale ja karpide suur arvukus aitab ümarmudila levikule kaasa (Ray ja Corkum, 1997).

### 3.3. Ümarmudila levimine väljapoole looduslikku areaali

Ümarmudila esmane leid Läänemerest oli 1990. aastal Pucki lahest Poolas (Skóra ja Stolarski, 1993). Nüüdseks on ümarmudil levinud kõikides Läänemere-äärsetes riikides ja mitmes Kesk-Euroopa jões (vt tabel 1). Ümarmudila leiukohad Läänemeres on märgitud joonisel 1.

Kuigi ei ole täpselt teada, millisest populatsioonist introductseeritud isendid pärinesid ja mis teed pidi ümarmudil Ponto-Kaspiast Läänemerre jõudis, on teoreetiliselt sobivaid laevateid kolm (Sapota, 2004):

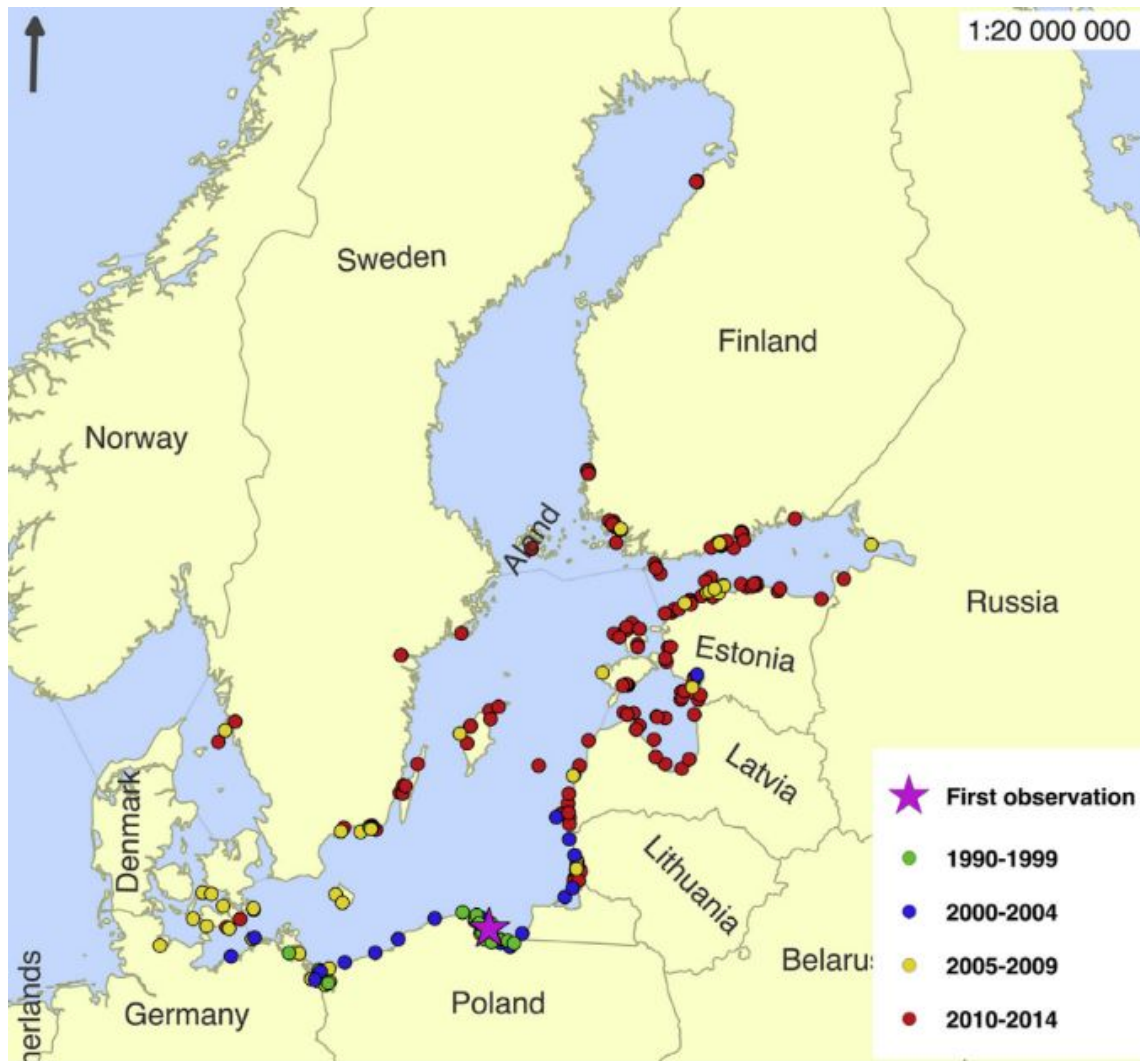
1. Must meri - Dnepr - Prõpjats - Pina - Bug - Wisła - Gdanski laht (pikkus ca 2000 km);
2. Aasovi meri või Kaspia meri - Volga - Rõbinski reservuaar - Moskva - Äänisjärv - Soome laht (pikkus ca 3000 km);
3. Must meri - Marmara meri - Vahemeri - Atlandi ookean - Põhjameri - Läänemeri (pikkus ca 9000 km).

Kuna ümarmudilaid on leitud Volga jõgikonnast, on tõenäoline, et ümarmudil sattus Läänemerre teise marsruudi kaudu (Sapota, 2004).

Tabel 1. Ümarmudila mõned esmaleiud Läänemere riikides ja Kesk-Euroopa jõgedes.

Aasta	Koht	Viide
1990	Poola (Gdanski laht)	Skóra ja Stolarski, 1993
1999	Saksamaa (Rügen)	Corkum <i>et al.</i> , 2004
2002	Eesti (Pärnu laht), Leedu rannik	Shpilev ja Ojaveer, 2003; Zolubas, 2003 (viidatud Skabeikis <i>et al.</i> , 2019 kaudu)
2003	Slovakkia (Doonau jõgi)	Stráňai ja Andreji, 2004
2004	Saksamaa (Doonau jõgi), Holland (Reini jõgi), Läti	Paintner ja Seifert, 2006 (viidatud Cerwenka <i>et al.</i> , 2018 kaudu); van Beek, 2006; Sapota, 2012
2005	Eesti (Soome laht)	Ojaveer, 2006; Verliin <i>et al.</i> , 2017

2008	Saksamaa (Elbe jõe alamjooks)	Hempel ja Thiel, 2013
2009	Poola (Odra jõe delta)	Czugala ja Wozniczka, 2010
2010	Belgia rannik	Verreycken <i>et al.</i> , 2011
2011	Horvaatia (Sava jõgi), Prantsusmaa (Moseli jõgi)	Piria <i>et al.</i> , 2011; Manné <i>et al.</i> , 2013
2015	Tšehhi (Elbe jõe ülemjooks)	Buřič <i>et al.</i> , 2015



Joonis 1. Ümarmudila leikohad Läänemeres (Kotta *et al.*, 2016).

Esimese 10 aasta jooksul pärast esmaleidu oli ümarmudila levik Läänemeres pigem aeglane (Sapota, 2012). 1997. aastal oli ümarmudila levila suurus Gdanski lahes umbes 270 km<sup>2</sup>; 2001. aastal kattis levila juba 400 km<sup>2</sup> suuruse ala. Alates 2002. aastast kiirenes liigi levik Läänemeres (vt joonis 1). Lisaks on oluliselt laienenud ümarmudila levila Kesk-Euroopa jõgedes ning Eestiski on ümarmudil hakanud levima merest jõgedesse (Verliin *et al.*, 2017). Siiski leidub Läänemeres veel piirkondi, mis tingimuste poolest sobiksid ümarmudila elupaigaks, kuid kus liigi arvukus on üsna madal (Rootsi idarannik, Põhjalahe rannik) (Kotta *et al.*, 2016).

Põhja-Ameerikast leiti ümarmudil esimest korda samal aastal kui Läänemerest – 1990 (Jude *et al.*, 1992). Täpsemalt leiti kala Saint Clairi jõest Ontario provintsist. Ameerikas hakkas ümarmudil levima märgatavalt kiiremini kui Läänemeres – 1995. aastaks oli ümarmudila leide tulnud kõikidest Suure järvistu järvedest (Marsden *et al.*, 1996). Edasi on ümarmudil levinud jõgede suudmealadele ja lisajõgedesse, samuti mudase põhja ja rohke taimestikuga paduratele, kuigi varem arvati, et see ei ole liigile sobiv elupaik (Kornis *et al.*, 2012). 1990. aastate lõpul leiti ümarmudil Saint Lawrence'i jõest Quebeci linnast; kuni 2006. aastani selles jões rohkem ümarmudila leide ei olnud, kuid nüüdseks on levik kiirenenud, eriti jõe ülemjooksul (Fuller *et al.*, 2020).

2002. aastal ehitati Des Plaines ja Chicago jõgesid ühendavale kanalile elektriline barjäär, et takistada kalade (sh ümarmudila) liikumist Suure järvistu ja Mississippi jõe valgala vahel (Corkum *et al.*, 2004). Siiski pääses ümarmudil barjäärist mööda enne selle aktiveerimist ja levis Michigani järvest edasi mööda Illinois' jõge (Kornis *et al.*, 2012). Esimene ümarmudil leiti Mississippi jõest 2018. aastal (Merry *et al.*, 2019). Kuigi tõendeid ümarmudila sigimisest selles piirkonnas ei ole leitud, on Mississippi jões sobivaid pesa- ja elupaiku palju ning tõenäoliselt tekib sinna elujõuline populatsioon (Merry *et al.*, 2018).

Viimase 10 aasta jooksul on kõige rohkem uusi ümarmudila leiukohti Põhja-Ameerikas lisandunud Michigani, Erie ja Ontario järvedes ning neisse suubuvates ja neist lähtuvates jõgedes (Fuller *et al.*, 2020). Seda, et ümarmudila asustustihedus on seotud veetemperatuuriga, iseloomustab see, et Suures järvistus on ümarmudila asustustihedus kõige kõrgem Erie järves (Kornis *et al.*, 2012), mis on kõige soojema veega järv selles süsteemis. Külmissa veega Ülemjärves leidub ümarmudilad vaid üksikutes sadamates ja jõesuudmetes (Kornis *et al.*, 2012).

Ümarmudil on suhteliselt lühikese aja jooksul kiiresti levinud nii Euroopas kui ka Põhja-Ameerikas, kasutades selleks eelkõige ballastveega laevatransporti (Kotta *et al.*, 2016). Introduktsioonikohtadest on liik levinud iseseisvalt edasi mööda rannikuid ja tunginud paljudesse jõgedesse, kohanedes kiiresti erinevate elupaikadega ja tingimustega (Kornis *et al.*, 2012; Azour *et al.*, 2015). Igal aastal lisandub uusi ümarmudila leiukohti mõlemal pool Atlandi ookeanit ja leviku aeglustumine on lähiajal vähetõenäoline (Merry *et al.*, 2018).

### **3.4. Ümarmudila invasiooni uurimise meetodid**

Kuna ümarmudila invasiooni ja selle mõjude uurimine jätkub, on vajalik anda ülevaade meetodeist, mida oleks sellistes uuringutes võimalik rakendada, ning nende efektiivsusest liigi arvukuse, populatsiooni struktuuri ja levimise uurimiseks.

Ümarmudila leviku ja arvukuse kohta andmete kogumiseks kasutatakse nii aktiivseid kui ka passiivseid meetodeid. Aktiivsete meetodite hulka kuuluvad elektripüük, noodapüük, traalimine ja õngitsemine, lisaks vaatlused (sukeldumine või filmimine) (Kornis *et al.*, 2012). Passiivsed meetodid on väikesed lõkspüünised (nt kadiskad), mõrrad, nakkevõrgud ja õngejadad (Diana *et al.*, 2006). Meetodite efektiivsus varieerub sõltuvalt keskkonnatingimustest ja kasutuseesmärgist ning seetõttu ei ole ümarmudila püüdmiseks seni leitud ühte kõige efektiivsemat standardmeetodit (Diana *et al.*, 2006). Näiteks, kui varem on aktiivsete meetoditega võrreldes vähimõrrad/kadiskad üldiselt ümarmudila püügil ebaefektiivseks hinnatud, osutusid kivise põhjaga rannavööndis kadiskad üheks efektiivsemaks ja odavamaks meetodiks väiksemate ümarmudilate püüdmisel (Diana *et al.*, 2006). Eesti Mereinstituudi (2018) kohaselt on kadiskasid

võimalik kasutada ümarmudila selektiivseks väljapüügiks rannikumerest, kuid saagikus sõltub püünise ehitusest ja püügikohast – kõige efektiivsem on kadiska nendel aladel, kus ümarmudila arvukus on juba suur. Söödastamise mõju püünise efektiivsusele on varieeruv – Diana jt (2006) läbi viidud uuringus saadi söödastatud püünistega rohkem ja suuremaid ümarmudilaid, Eesti Mereinstituudi (2018) uuringus ei mõjutanud söödastamine püünise efektiivsust.

Brandner jt (2013b) leidsid, et elektripüük on õngitsemisest ja kadiskapüügist efektiivsem, kuid sõltuvalt asukohast võib ümarmudila püüdmine elektripüügiga olla üsna tülikas, kuna ujupõie puudumise tõttu kalad pinnale ei kerki ja neid peab otsima veepõhjast ja kivide alt (Kornis ja Vander Zanden, 2010). Noodapüüki üldiselt efektiivseks ümarmudila püügimeetodiks ei peeta (Kornis *et al.*, 2012; Eesti Mereinstituut, 2018).

Ümarmudila rännete jälgimiseks on kasutatud märgistamist. Wolfe ja Marsden (1998) leidsid, et üks sobivamaid meetodeid selleks on nahaalne värvitäpp (ingl *visible implant elastomer*), kuna see on lihtne, kergesti äratuntav, mittekaduv ja madala suremusega; sama meetodit kasutasid Ray ja Corkum (2001) ümarmudila kodupiirkonna suuruse uurimiseks. Väiksema populatsiooni puhul on võimalik erinevaid värve ja märgistuskohi kasutades luua piisavalt palju unikaalseid kombinatsioone, mille abil on võimalik üksikisendeid identifitseerida (Kornis *et al.*, 2012). Nurkse (2016) kasutas ümarmudila koduvahemiku ja liikumiste jälgimiseks edukalt akustilisi märgiseid, mis edastavad aktiivselt helisignaale ja võimaldavad saada detailset informatsiooni kala asukohast. Tulemused näitasid, et ümarmudila kodupiirkonna suurus on varem arvatust suurem.

Kui märgistatavate kalade hulk on suurem, on T-kujuliste ankurmärgiste kasutamine efektiivne, kuna märgiste kadumist ei esinenud, kuid miinuseks on kõrge suremus (ca 50%) (Wolfe ja Marsden, 1998). PIT-märgised (*Passive Integrated Transponder*) ei põhjusta kalade suremust ega lähe kaotsi, kuid mõjutavad kala kasvu ja võivad olla antennidega raskesti tuvastatavad (Wolfe ja Marsden, 1998).



Ümarmudila leviku ennustamiseks kasutatakse ruumilist modelleerimist: mudelis kasutatakse liigi leiukohtade punktandmeid ning erinevate keskkonnamuutujate andmekihte. Mudel võimaldab luua seoseid keskkonnamuutujate ja liigi leviku vahel. Nt Holmes jt (2019) leidsid modelleerimise kaudu, et merekaitsealadel esineb sobivates elupaikades vähem ümarmudilaid kui sarnastes elupaikades väljaspool kaitsealaid. Samuti on leitud, et Läänemeres on veel piirkondi, mis sobivad ümarmudila elupaigaks, kuid kus liik veel ei ole levinud või on väga madala asustustihedusega (Kotta *et al.*, 2016).

### **3.5. Invasioonide piiramise ja ennetamise meetmed**

Invasioonide leviku piiramiseks ja ennetamiseks on erinevaid meetmeid, kuid ennetustöö on olemasoleva invasiooni ohjamisest üldiselt efektiivsem ja odavam (Keller *et al.*, 2011). Selleks on mitu põhjust. Esiteks on invasiooni ennetamine ainus kindel viis invasiivsete liikide mõjude vältimiseks, kuna juba invasiivseks muutunud võõrliike on peaaegu võimatu hävitada, eriti veekeskkonnas (Kangur *et al.*, 2005). Teiseks on võimalikke meetmeid invasiooni ennetamiseks rohkem kui invasiooni ohjamiseks – sh karantiinid, muud regulatsioonid ja seadused (nt laevade ballastvee käitlemise kord) ning karistused nõuete rikkujatele. Samuti võimaldab näiteks ballastvee käitlemisele keskendumine samaaegselt ennetada mitmete liikide introduktioone, mis vähendab meetme hinda ühe liigi kohta märkimisväärselt. Kolmandaks saaks ennetamisega suunata invasiooniga seotud kulud nendele äridele ja organisatsioonidele, kellele liikide transport kõige kasumlikum on (Perrings *et al.*, 2010; Keller *et al.*, 2011). Näiteks lemmikloomakaubanduse puhul teenivad võõrliikidega kauplemisest kõige rohkem loomade eksportijad, importijad ja müüjad, kuid loodusesse pääsenud võõrliikide levikut peavad piirama riigiasutused.

Võõrliikide tõrjel ja invasioonide ennetamisel ning piiramisel on äärmiselt tähtis rahvusvaheline koostöö (Ojaveer *et al.*, 2011). Bioloogilise mitmekesisuse konventsioon on 1992. aastal Rio de Janeiros alla kirjutatud rahvusvaheline kokkulepe elurikkuse säilitamiseks, mis vähesel määral käsitleb ka võõrliikide introduktioone (Bioloogilise mitmekesisuse konventsioon, 1992). Konventsiooni osapooled on kohustatud võimaluste piires takistama võõrliikide introductseerimist

ja nende levimist või naturaliseerunud võõrliike tõrjuma. 2015. aastal jõustus Euroopa Liidus määrus 1143/2014 looduslikku tasakaalu ohustavate võõrliikide sissetoomise ja levimise ennetamise ja ohjamise kohta, mis keskendub peamiselt liidu jaoks probleemsete invasiivsete võõrliikide nimekirjale (Euroopa Parlamendi ja nõukogu määrus nr 1143/2014, 2014). Nimekirjas on praegu 66 liiki, kuid ümarmudilat nende hulgas ei ole.

Hoolimata Läänemere suurest kalapüügisurvest (Vetemaa *et al.*, 2006) on ümarmudila senine levik näidanud, et liigi invasioonid sadamate kaudu on sisuliselt tõkestamatud. Ümarmudila leviku piiramisel võiks abi olla ballastvee käitlemise regulatsioonidest – kuna vastsed ja maimud on päeva ajal bentilised ning öösel pelaagilised, võiks öösel ballastvee laeva pumpamisest hoidumine vähendada ümarmudila laeva sattumise tõenäosust (Hayden ja Miner, 2009).

## 4. INVASIOONI MÕJU KOHALIKULE ELUSTIKULE

### 4.1. Elupaigad

Elupaikade hõivamine on üks olulisematest võõrliikide invasiooni mõjudest kohalikele elustikule, mille tulemusena võib muutuda teiste liikide arvukus, levila ja populatsiooni struktuur (Kangur *et al.*, 2005). Sageli iseloomustab võõrliiki omadus, mis annab sellele eelise – näiteks rändkarp võib moodustada suuri kobaraid, tõrjudes eemale sarnase toitumisega pärismaised liigid (Kangur *et al.*, 2005). Ümarmudilale annavad eelise muuhulgas lai ökoloogiline amplituud ja võime ühe kudemisperioodi jooksul korduvalt kueda (Corkum *et al.*, 2004).

Ümarmudila kiiret levikut ja arvukuse kiiret tõusu invasioonialadel on täheldatud mitmetes töödes (Janssen ja Jude, 2001; Kornis *et al.*, 2012; Jüza *et al.*, 2018). Saksamaal ja Austrias uuriti Doonau jõe kalastikku 248 km pikkusel lõigul ning leiti, et 76% kõikidest püütud kaladest olid ümarmudilad, samas kui kõige arvukam pärismaine liik turb (*Squalius cephalus*) moodustas püükidest vaid 5% (Cerwenka *et al.*, 2018). Uuriti ka teiste invasiivsete mudilate – *Proterorhinus semilunaris* ja Kessleri pontosmudil (*Ponticola kessleri*) – levikut; kumbki moodustasid püütud kalade arvust umbes 1%. Kessleri pontosmudil võib kasvada ümarmudilast suuremaks ning viimasest toituda, kuid ümarmudil on invasiivse liigina siiski palju edukam. Cerwenka jt (2018) ei leidnud otsesest seost mudilate leviku ja jõgede laevatatavuse vahel, mistõttu järeldasid, et käesolevas mudelsüsteemis on liigi levimist raske prognoosida.

Gdanski lahes, täpsemalt Pucki lahes, on ümarmudil hõivanud ogaliku elupaigad (Corkum *et al.*, 2004). 1995–1997 kogutud kaladest kuni 99% olid ogalikud; 1999. aastal moodustas ümarmudil juba 25% püütud kaladest (Corkum *et al.*, 2004). Samuti hõivab ümarmudil lesta (*Platichthys flesus*) ja hariliku kammelja (*Scophthalmus maximus*) elupaiku (Karlson *et al.*, 2007; Ustups *et al.*, 2016; Orio *et al.*, 2017). Ümarmudil ja lesta sarnanevad eluviisi poolest, eriti sarnased on lesta noorkalade ja ümarmudila toitumised, mistõttu ümarmudila kasvav arvukus võib ohustada Läänemere lestapopulatsioone (Orio *et al.*, 2017). Läti rannikuvetes läbi viidud uuringus olid enne ümarmudila invasiooni kõige suurema biomassiga kalaliigid lesta ja kammelja; 5 aastat

pärast ümarmudila esmaleidu selles piirkonnas oli viimase biomass suurem, kui kõikide teiste püütud liikide biomass kokku (Ustups *et al.*, 2016).

Hollandis Biesboschi rahvuspargi järvedes domineeris kalakooslusi enne ümarmudila invasiooni kiisk (*Gymnocephalus cernua*) (Jüza *et al.*, 2018). Vaid 2 aastat pärast ümarmudila esmaleidu sellest piirkonnast oli kiisk kõikidest uuritud järvedest peaaegu täielikult kadunud ning ümarmudilast oli saanud domineeriv liik. Samas kasvas samasuviste ahvenate (*Perca fluviatilis*) ja kohade (*Sander lucioperca*) arvukus, särge (*Rutilus rutilus*) ümarmudila invasioon ei mõjutanud (Jüza *et al.*, 2018).

Michigani järves vähenes laigulise võldase arvukus järsult pärast ümarmudila introduktsiooni 1994. aastal (Janssen ja Jude, 2001). Ümarmudil ja laiguline võldas konkureerivad toiduressursside, elupaikade ja kudemispaikade pärast. Kunstlikes pesades jälgiti mõlema liigi käitumist ning täheldati, et ümarmudilad ründasid võldaste pesasid, tõrjusid nad välja ja toituisid võldase marjast. Kõik 1995., 1996. ja 1997. aastal leitud laigulise võldase pesad olid tühjad ning kahel järgneval aastal ei leitud uurimisalal ühtegi selle liigi pesa (Janssen ja Jude, 2001).

Kuigi ei ole täheldatud, et ümarmudil toituks Suures järvistus otseselt jõekarplastest (*Unionidae*), ohustab invasioon neid limuseid kaudselt – jõekarplaste vastsed on glohhiidid, mis kinnituvad kalade lõpustele (Keller *et al.*, 2011). Paljud karbiliigid on ohustatud ning on spetsialiseerunud ühele või mõnele kalaliigile – näiteks pärisdarteritele (*Etheostoma*), karedarteritele (*Percina*) või liivakaladele (*Ammocrypta*) – kes konkureerivad ümarmudilaga elupaiga pärast (Poos *et al.*, 2010). Kui kohalikud liigid tõrjutakse elupaikadest välja, puuduvad jõekarplastel sobivad peremeesorganismid ja ka nende arvukus võib suure tõenäosusega väheneda (Poos *et al.*, 2010).

## 4.2. Troofilised interaktsioonid

Invasiivsete võõrliikide sisenemine kohalikesse toiduahelatesse on samuti üks olulisimaid mõjusid – kiskjana võivad võõrliigid hävitada kohalike liikide populatsioone ja konkureerida kohalike kiskjatega toidu pärast, saakloomana olla uueks toiduobjektiks kohalikele liikidele ja muuta nende toitumisökoloogiat (Kangur *et al.*, 2005; David *et al.*, 2017).

Ümarmudila invasiooni tagajärjel on Leedu rannikualadel söödava rannakarbi (*Mytilus trossulus*) populatsioonid vähem kui 20 m sügavuses kivise põhjaga vees peaaegu täielikult hävinud (Skabeikis *et al.*, 2019). Ajaperioodil 2002–2010 moodustas söödav rannakarp 69% ümarmudila toidust, söödud karbid olid 4–24 mm pikkused. 2011. ja 2012. aastal kasvas ümarmudila arvukus Leedus plahvatuslikult. Pärast seda populatsioon stabiliseerus, kuna rannakarbi arvukus oli ammendunud. Samast piirkonnast 2013–2016 aastail kogutud ümarmudilate toidust 74% moodustasid hulkharijasussid ja vaid 8% söödav rannakarp, millest enamik vaid 2–3 mm suurused isendid (Skabeikis *et al.*, 2019).

Söödav rannakarp on oluline toiduobjekt ka aulile (*Clangula hyemalis*) ning karpide kadumine ohustab Leedus talvituvate lindude populatsioone (Skabeikis *et al.*, 2019). Aulide arvukus Leedu rannikualadel langes 2002. aastal järsult ning ei ole taastunud. Kuigi ümarmudila invasioon ei olnud tõenäoliselt lindude arvukuse languse algseks põhjuseks, takistab toiduobjektide puudumine talvitusaaladel populatsiooni taastumist (Skabeikis *et al.*, 2019). Leedus on ümarmudila invasiooniga seostatud ka vähilaadsete osakaalu vähenemist ja kalade (valdavalt ümarmudila) osakaalu suurenemist kohalike kalaliikide (kammeljas, ahven, koha, tursk (*Gadus morhua*) ja nolgus (*Myoxocephalus scorpius*)) toidus (Rakauskas *et al.*, 2020).

Kuna on teada, et Suures järvistus on ümarmudila toiduobjektide hulgas vähemalt ühe lõhilase mari (Corkum *et al.*, 2004) ning et Eestis on ümarmudil viimaste aastate jooksul levinud lõhilaste kudejõgedesse (Verliin *et al.*, 2017), on võimalik, et ka Läänemeres tarbib ümarmudil lõhilaste marja. Kalamari on üks vähetähtsamatest ümarmudila toiduobjektidest (Wiegleb *et al.*, 2018), aga siiski on võimalik, et invasioon mõjutab kudejõgesid negatiivselt (Verliin *et al.*, 2017).

Üheks peamistest ümarmudilast toituvaks kiskjast Euroopas on kormoran (*Phalacrocorax carbo*) – Gdanski lahes moodustab ümarmudil kuni 72% kormoranide toidust (Corkum *et al.*, 2004; Oesterwind *et al.*, 2017). Kuna kormorani toidus on ümarmudil asendanud suure osa kohalikest kalaliikidest, võiks järeldada, et invasioonil on pärismaiste liikide arvukusele hoopis mingil määral positiivne mõju. Tegelikuses see tõsi ei ole – ümarmudil soodustab kormorani arvukuse kasvu ning kohalikud kalaliigid on seetõttu endiselt suure kisklussurve all, hoolimata sellest, et nende osakaal kormorani toidus on vähenenud. Peale kormorani on leitud, et Gdanski lahes on ümarmudil oluline saakloom nii tursale (*Gadus morhua*) kui ka ahvenale. Ümarmudil on ainuke limusetoiduline liik selles piirkonnas, keda tursk ja ahven olulisel määral toiduks tarbivad (Almqvist *et al.*, 2010). Sellest võib järeldada, et ümarmudilast on saanud uus ühenduslüli toiduahelas molluskite ja tippkiskjate vahel. Mustas meres toituvad ümarmudilast näiteks tuurad (*Acipenser sp.*), lest, ahven ja koha. Suures järvistus on ümarmudila peamised kiskjad väikesuu-forellahven (*Micropterus dolomieu*), luts (*Lota lota*), kollane ahven (*Perca flavescens*) ning kärpsägalane *Noturus flavus* (Corkum *et al.*, 2004). Seega on väga tõenäoline, et ümarmudil lülitub enamikes invasioonipiirkondades kiiresti kohalikku toiduahelasse. Samale järeldusele jõudsid Suures järvistus Michigani järves Foley jt (2017) – rändkarp (*Dreissena polymorpha*) on oluline toiduobjekt suurematele ümarmudilatele, ühendades toiduahelas invasiivsed karbid ja kõrgema astme kiskjad. Ka Läänemere rannikuvetes on ümarmudil (ja harilik rändkrabi) uued bentilised tarbijad, kes võivad negatiivselt mõjutada kohalikke bentilisi koosluseid (Nurkse *et al.*, 2018).

### **4.3. Parasiidid**

Invasiivsete võõrliikide puhul on tavaline, et introductseeritud populatsioonis esineb vähem parasiite kui liigi looduslikus levilas – selle põhjusteks on parasiitide vähesus sissetoodavates arengujärgkudes või taimeosades (vastset, seemned), introductseeritud isendite võrdlemisi väike arv ning parasiitide madalam ellujäämus uues elupaigas (Torchin *et al.*, 2002). Laevade ballastvee kaudu levivate liikide puhul on täheldatud, et kuna enamasti satuvad uude elupaika vastsed või looted, levib nendega koos väga vähe parasiite; nugiliste puudumine omakorda annab

võõrliigile eelise pärismaiste liikide ees (Lafferty ja Kuris, 1996). Ka on kompleksse elutsükliga parasiitidel raskem introdutseeritud populatsioonis nugida, kui seal ei esine vajalikke peremeesorganisme (Torchin *et al.*, 2002), isegi lõpp-peremehe olemasolul puuduvad sageli vaheperemehed või levikuvektorid.

Kõige levinumad ümarmudila parasiidid on imiussid (*Trematoda*), kuid tavalised on ka paelussid (*Cestoda*) ja kidakärssussid (*Acanthocephala*) (Kvach ja Stepien, 2008). Ümarmudil võib olla erinevate parasiitide vaheperemees, lisaperemees või lõpp-peremees. Ponto-Kaspia vesikonnas on leitud rohkem kui 50 liiki ümarmudila parasiite (Kvach, 2002). Gdanski lahes on ümarmudila parasiite vaid 12 liiki, nendest levinuimad on imiussid *Cryptocotyle concavum* ja *Diplostomum spathaceum* (Kvach ja Skóra, 2007). Suures järvistus on ümarmudilatel leitud 8 liiki parasiite, samas kui kohalikud kalaliigid – harilik karedarter (*Percina caprodes*) ja laiksaba-hõbeteib (*Notropis hudsonius*) – on peremeesteks vastavalt 25 ja 24 erinevale parasiidile (Gendron *et al.*, 2012). Parasiitide vähesus võib aidata ümarmudilal tõrjuda välja kohalikke kalu, aga kuna introdutseeritud populatsioon ei ole väga vana, ei ole veel teada, kas ümarmudilal parasiteerivate liikide arv kasvab ajapikku sama suureks, kui pärismaistel kaladel parasiteerivate liikide arv (Gendron *et al.*, 2012).

Sloboda jt (2010) järgi võib ümarmudila ja teiste mudilaliikide (širman (*Ponticola syrmani*) ja *Ponticola eurycephalus*) puhul olla seos ümarussi *Eustrongylides excisus* vastsete arvu ja veenastiku (*Natrix tessellata*) ohvriks langemise vahel. Madudelt teadlaste n-õ varastatud kalade ja veest püütud kalade vahel ei olnud erinevusi parasiithaiguse levimuses ja intensiivsuses, küll aga oli parasiidi vastsete arv madude püütud kalades oluliselt kõrgem kui veest püütud kalades (Sloboda *et al.*, 2010). Corkum jt (2004) leidsid, et botulismibakteri (*Clostridium botulinum*) esinemine lindudel võib olla seotud ümarmudilast toitumisega – botulismibakteriga nakatunud linnud olid söönud rohkem ümarmudilaid kui terved linnud.

Ümarmudila roll invasiivsete patogeenide vahendajana uude keskkonda ei ole paraku väga põhjalikult uuritud. Kuigi ümarmudil võib introdutseeritud asurkondades olla uueks peremeheks kohalikele parasiitidele, ei ole siiani leitud, et kala oleks Läänemerre või Põhja-Ameerikasse kaasa toonud võõrparasiite (Kornis *et al.*, 2012). Liigi lähisugulaste jõe-uusmudila (*Neogobius fluviatilis*) ja rändurmudila (*Babka gymnotrachelus*, varasemalt samuti perekonnas *Neogobius*) leviku kaudu on Poolasse sattunud ainupõlvsete klassi (Monogenea) kuuluv parasiit *Gyrodactylus proteorhini* (Mierzejewska *et al.*, 2011). Kuna mainitud liigid on samuti pärit Ponto-Kaspia vesikonnast, on teoreetiliselt võimalik, et ümarmudila invasiooniga kaasneb sissetoodud parasiitide levik. Seetõttu on vaja jätkata uuringuid selgitamiseks, milline on ümarmudilal nugivate parasiitide liigiline koosseis ja arvukus invasiooni eri piirkondades ja etappides, et jälgida nii kohalike parasiitide levikut võõrliigis kui ka võimalike invasiivsete parasiitide levikut.

#### **4.4. Invasiooni mõju inimesele ja majandusele**

Invasiivsed liigid võivad majandust ja erinevaid tööstusharusid mõjutada erinevatel viisidel, kuid peamine negatiivne mõju on inimese tarbitavate loodusressursside ja liikide hävitamine, asendamine või kahjustamine (Kangur *et al.*, 2005). Lisaks võib näiteks rändkarp ummistada elektrijaamade ja veepuhastusjaamade torusid ning pealiskasvuna vähendada veesõidukite voolujoonelisust ja suurendada kütusekulu; Põhja-Ameerikas võib rändkarpide eemaldamine jaamade torudest ja laevadelt kokku maksta rohkem kui 500 miljonit dollarit aastas (Lovell *et al.*, 2006).

Enamikes ümarmudila introdutseeritud populatsioonidega riikides ei ole liigil olulist majanduslikku tähtsust. Hõivates kohalike püügi- ja töõnduskalade elupaigad, põhjustab ümarmudil majanduslikku kahju kaluritele. Eesti rannikumerest püüti 2018. aastal 119 tonni ümarmudilat, moodustades 1.1% kogu rannakalanduse saagist (Armulik ja Sirp, 2019). Kuna suurt nõudlust selle liigi järele Eestis praegu ei ole, on ümarmudil kaluritele pigem nuhtlus ning on hakatud kasutama püüniseid, millesse jääks võimalikult vähe ümarmudilaid (Eesti Mereinstituut, 2018). Ümarmudila looduslikus levilas peetakse teda maitsvaks püügikalaks



(Behrens *et al.*, 2019). Mõnes Läänemere riigis on ümarmudilast juba saamas töönduskala. Näiteks Läti rannakalanduses on ümarmudilast vaid mõne aastaga saanud räime järel teine kõige saagikam kalaliik – 2011. aastal püüti Läti rannikumeres vähem kui 1 tonn ümarmudilat, 2017. aastal juba üle 700 tonni (Kornilovs, 2017). Kui ümarmudila järele oleks Eestis suurem nõudlus või kui kalurid saaks riigilt võõrliikide väljapüügi eest tasu, oleks väljapüük siin ilmselt suurem. Ameerika Ühendriikides kasutatakse ümarmudilat õngesöödana, kuid inimtoiduna peetakse seda kala ebatervislikuks ja potentsiaalselt ohtlikuks, kuna Suure järvistu ümarmudilad toituvad peamiselt rändkarpidest, mis sisaldavad toksilisi orgaanilisi ühendeid ja raskmetalle (Bruner *et al.*, 1994; Corkum *et al.*, 2004).

## 5. ARUTELU

Ponto-Kaspia vesikonnast pärit ümarmudil on 30 aasta jooksul levinud peaaegu tervesse Läänemerre ja Suurde järvistusse ning paljudesse nende veekogudega seotud jõgedesse (Kornis *et al.*, 2012; Kotta *et al.*, 2016). Esimesed introduktsioonid toimusid laevade ballastvee kaudu, kuid nüüd levib ümarmudil ka iseseisvalt päris kiiresti (Merry *et al.*, 2018). Ümarmudil on invasiivse võõrliigina olnud tunduvalt edukam kui mõned teised Ponto-Kaspia päritolu mudilad, näiteks Kessleri pontosmudil (Cerwenka *et al.*, 2018). Selle põhjusteks on hea kohanemisvõime, eurühaliinsus ja -termsus, kiire paljunemine ning agressiivsus ja territoriaalsus (Kornis *et al.*, 2012). Ümarmudila invasioonil on olnud valdavalt negatiivsed mõjud – kohalike liikide elupaikadest välja tõrjumine, bentiliste koosluste laiaulatuslik hävimine, teiste liikide toitumisökoloogia muutumine, võimalike patogeenide ja parasiitide levitamine ning märkimisväärne rahaline kahju kalandusele (Kornis *et al.*, 2012). Kuigi viimaseid mõjusid on ümarmudila puhul üsna vähe uuritud, saab varasemate invasioonide põhjal teha oletusi.

Ümarmudil jätkab levila laiendamist mõlemal pool Atlandi ookeanit – Põhja-Ameerikas on liik on nüüdseks jõudnud Mississipp jõe (Merry *et al.*, 2019); ka Euroopas levib ümarmudil edasi mööda jõgesid ning rannikumerd (Kotta *et al.*, 2016; Cerwenka *et al.*, 2018). Seetõttu on oluline, et invasiooni ulatuse ja mõjude selgitamine jätkuks. Näiteks, ehkki teiste sama perekonna (*Neogobius*) liikide puhul on kaasnevaid parasiitide introduktsioone registreeritud (Mierzejewska *et al.*, 2011), ei ole sellist seost seni ümarmudila puhul leitud.

Ümarmudila invasiooni kaks olulisimat mõju ökosüsteemidele on elupaikade hõivamine ja troofilised interaktsioonid (Marsden *et al.*, 1996). Tabelis 2 on välja toodud liigid, kellega ümarmudil konkureerib introdutseeritud populatsioonides elupaikade, pesapaikade ja/või toiduressursside pärast. Tabelis 3 on välja toodud ümarmudila kiskjad introdutseeritud populatsioonides.

Ümarmudila invasiooni mõjutavad ka teised invasioonid – nt invasiivsed rändkarbid on Suures järvistus ümarmudila eelistatud toiduobjekt (Foley *et al.*, 2017). Rändkarbid introductseeriti Põhja-Ameerikasse paar aastat enne ümarmudilat ning levisid kiiresti. Ümarmudil võib mingil määral vähendada rändkarpide arvukust, kuid selle arvelt tõuseb ümarmudila arvukus (Ray ja Corkum, 1997).

Tabel 2. Ümarmudilaga elupaikade ja/või toiduressursside pärast konkureerivad liigid..

<b>Liik</b>	<b>Piirkond</b>	<b>Viide</b>
Lest	Läänemeri	Ustups <i>et al.</i> , 2016; Orio <i>et al.</i> , 2017
Kammeljas	Läänemeri	Ustups <i>et al.</i> , 2016
Emakala ( <i>Zoarces viviparus</i> )	Läänemeri	Sapota, 2012
Merilest ( <i>Pleuronectes platessa</i> )	Läänemeri	Rakauskas <i>et al.</i> , 2020
Kiisk	Läänemeri	Jüza <i>et al.</i> , 2018
Väike mudil ( <i>Pomatoschistus minutus</i> )	Läänemeri	Rakauskas <i>et al.</i> , 2020
Vimb ( <i>Vimba vimba</i> )	Läänemeri	Oesterwind <i>et al.</i> , 2017
Ogalik	Läänemeri	Corkum <i>et al.</i> , 2004
Aul	Läänemeri	Skabeikis <i>et al.</i> , 2019
Turb	Kesk-Euroopa	Cerwenka <i>et al.</i> , 2018
Laiguline võldas	Suur järvistu	Janssen ja Jude, 2001
Pärisdarterid	Suur järvistu	Poos <i>et al.</i> , 2010
Karedarterid	Suur järvistu	Corkum <i>et al.</i> , 2004; Poos <i>et al.</i> , 2010
Liivakalad	Suur järvistu	Poos <i>et al.</i> , 2010

Ümarmudil on üks paljudest veevõõrliikidest, kes on täiesti tahtmatult uude elupaika introdutseeritud ning seal elujõulise populatsiooni moodustanud. Eestis kuuluvad nende liikide hulka veel näiteks hiina villkäppkrabi, harilik rändkrabi ja rändkarp (Ojaveer *et al.*, 2011).

Tabel 3. Ümarmudila kiskjad introdutseeritud populatsioonides.

<b>Liik</b>	<b>Piirkond</b>	<b>Viide</b>
Kormoran	Läänemeri	Corkum <i>et al.</i> , 2004
Hallhaigur ( <i>Ardea cinerea</i> )	Läänemeri	Jakubas <i>et al.</i> , 2004
Lest	Läänemeri	Ustups <i>et al.</i> , 2016
Ahven	Läänemeri	Almqvist <i>et al.</i> , 2010
Koha	Läänemeri	Rakauskas <i>et al.</i> , 2013
Tursk	Läänemeri	Almqvist <i>et al.</i> , 2010
Kammeljas	Läänemeri	Sapota ja Skóra, 2005
Nolgus	Läänemeri	Rakauskas <i>et al.</i> , 2020
Luts	Suur järvistu	Hares <i>et al.</i> , 2015
Väikesuu-forellahven	Suur järvistu	Corkum <i>et al.</i> , 2004
<i>Noturus flavus</i>	Suur järvistu	Corkum <i>et al.</i> , 2004
Kollane ahven	Suur järvistu	Corkum <i>et al.</i> , 2004
Ameerika kormoran ( <i>Phalacrocorax auritus</i> )	Suur järvistu	Somers <i>et al.</i> , 2003

Invasioonide ennetusmeetmete rakendamine on hädavajalik, kuna eriti veekeskkonnast on juba sisse toodud võõrliikide välja tõrjumine peaaegu võimatu (Kangur *et al.*, 2005). Ennetamine on efektiivsem ja odavam kui juba toimuva invasiooni ohjamine (Keller *et al.*, 2011). Nüüdseks on vastu võetud erinevaid rahvusvahelisi leppeid, mis käsitlevad võõrliike suuremal või vähemal määral; nende hulgas on bioloogilise mitmekesisuse konventsioon ning EL määrus 1143/2014 (Euroopa Parlamendi ja nõukogu määrus nr 1143/2014, 2014), kuid regulatsioonid ei ole siiski piisavalt tõhusad. EL võõrliikide nimekirjas on veeloomi üsna vähe ning ümarmudilat nimekirjas ei ole (Komisjoni rakendusmäärus 2016/1141, 2016). Samuti ei ole kunagi rakendatud sanktsioone bioloogilise mitmekesisuse konventsiooni võõrliikide leviku takistamise kohustuse eiramise eest ning konventsiooni üldine mõju võõrliikide probleemile maailmas on kaheldav (Keller *et al.*, 2011).

2004. aastal võttis Rahvusvaheline Mereorganisatsioon (IMO) vastu laevade ballastvee ja -setete kontrolli ning käitlemise rahvusvahelise konventsiooni (International Maritime Organization, 2004), kuid see jõustus alles 2017. aastal. Võib loota, et konventsioon vähendab võõrliikide introduksioone ballastvee kaudu ning ennetab tulevikus invasioone. Ümarmudila puhul uute introduksioonide vältimine ei aita, kuna liik on piisavalt arvukas ja laia levikuga, et iseseisvalt levida.

Ümarmudil on vaid väike osa ülemaailmsest võõrliikide probleemist. See on näide sellest, kuidas paarist tahtmatust introduksioonist tekib laiaulatuslik invasioon, mis mõjutab erinevatel viisidel kohalikke ökosüsteeme, majandust ja inimest (Kornis *et al.*, 2012). Koos inimese globaliseerumisega ja tehnika arenguga on võõrliikide levik kiirenenud ning uusi introduksioone lisandub pidevalt (Kangur *et al.*, 2005). Olemasolevate invasioonide ohjamine on väga keeruline, kuid nendest kogutud teadmisi saab kasutada järgmiste invasioonide ennustamiseks ja vältimiseks (Keller *et al.*, 2011).

## KOKKUVÕTE

Käesoleva töö peamine eesmärk oli kirjeldada invasiivsete võõrliikide leviku mehhanisme ja invasiooni erinevaid mõjusid kohalikule elustikule, kasutades näitena ümarmudila invasioone. Võõrliigid on inimese kaasabil oma looduslikust levilast kaugemale levinud liigid; invasiivsed on need võõrliigid, kes on uues elupaigas laiemalt levima hakanud ja võivad oluliselt mõjutada kohalikku loodust. Ümarmudil on alates 1990. aastast introductseeritud liigina edukalt koloniseerinud paljud veekogud Euroopas ja Põhja-Ameerikas.

Võõrliikide levimise kolm mehhanismi on tahtlik introduktsioon, üldise transpordiga levimine ja iseseisev levimine inimese loodud tarindite kaudu. Tahtlikult introductseeritud võõrliigid võivad uues elupaigas loodusesse sattuda inimese abiga või abita, tahtmatult introductseeritud liigid võivad olla tahtlikult sissetoodud liikide parasiidid või levida passiivselt laevade ballastveega või pealiskasvuna. Tõenäoliselt levis ka ümarmudil kas Mustast või Kaspia merest Läänemerre ja Suurde järvistusse ballastveega.

Võõrliigi invasiooni võimalike mõjude hulka kuuluvad pärismaiste liikide leviku ja arvukuse vähenemine, koosluste struktuuri muutumine, parasiitide ja haiguste levimine ning majanduslik kahju. Ümarmudil ei ole toidu suhtes eriti valiv ning suudab elada erinevatel substraatidel nii mage-, riim- kui ka merevees. Nii Euroopas kui ka Põhja-Ameerikas on ta hõivanud kohalike liikide elupaiku, konkureerinud toiduressursside pärast teiste liikidega ning saanud mõne kiskja peamiseks saakloomaks. Seni ei ole teada, et ümarmudila levikuga oleks kaasnenud mõne selle liigi looduslikus elupaigas levinud parasiidi introduktsioon uude elupaika, kuid selle juhtumine tulevikus pole kindlasti välistatud. Ümarmudila invasioonist tulenev rahaline kahju majandusele ei ole täpselt teada.

Invasioonide ennetamiseks ja ohjamiseks on erinevaid meetmeid, kuid ennetamine on olemasolevate invasioonide piiramisest efektiivsem ja odavam. Suure tähtsusega on rahvusvahelised lepped ja regulatsioonid võõrliikide introduktsioonide vältimiseks. Ümarmudila

levila väljaspool looduslikku areaali laieneb edasi ning seda on keeruline piirata, kuid praegustest invasioonidest kogutud teadmised võivad olla abiks selle liigi edasise leviku tõkestamisel.

## **SUMMARY**

### **THE IMPACTS OF NON-INDIGENOUS SPECIES ON LOCAL ECOSYSTEMS: EXAMPLES FROM THE ROUND GOBY (*NEOGOBIUS MELANOSTOMUS*) INVASION**

The main aim of this study was to describe the dispersal mechanisms of invasive alien species and the impacts of invasions on native ecosystems using examples from the invasions of the round goby. Alien species are species that have spread outside of their native range through human activity; invasive species are those that have started to spread in the new environment and may cause significant damage to local nature. Since its introduction in 1990, the round goby has successfully colonised many bodies of water in Europe and North America.

The three mechanisms by which non-indigenous species spread are deliberate introductions, arrival by general transportation and natural dispersal through man-made structures. Deliberately introduced species may either escape to or be released into a new environment, unintentionally introduced species may be parasites of deliberately introduced ones or spread with ballast water or as periphyton. The round goby was most likely introduced from the Black or the Caspian Sea to the Baltic Sea and the Laurentian Great Lakes through ships' ballast water.

The possible impacts of a biological invasion include decreases in the abundance and spread of native species, changes in population structure, spread of parasites, and economic damage. The round goby feeds on a wide variety of organisms and can adapt to very different conditions in fresh, brackish and seawater. In both Europe and North America the species has occupied the shelters of native species, competed with other species for food resources and become a dominant prey item for some predators. There is currently no evidence of the round goby spreading invasive parasites in its new environment, but there is a possibility of it happening in the future. The amount of economic damage caused by the round goby's invasion is not known yet.



There are different methods for the prevention and management of biological invasions, although preventative measures are considered to be more effective and less costly than managing existing invasions. International agreements and regulations are very important in preventing the introduction of alien species. The round goby's range in Europe and North America is difficult to manage and will continue to expand, but knowledge of current invasions may help to restrict the spread of the species in the future.

## **TÄNUAVALDUSED**

Täna oma juhendajat Lauri Saksa suurepärase juhendamise ja nõuannete eest. Samuti olen tänulik kõikidele, kes töö kirjutamisel toeks ja abiks olid.

## KASUTATUD KIRJANDUS

- Almqvist, G., Strandmark, A. K. ja Appelberg, M. 2010. Has the invasive round goby caused new links in Baltic food webs? *Environmental Biology of Fishes*, 89: 79–93.
- Armulik, T. ja Sirp, S. (koost.) 2019. Eesti kalamajandus 2018. Kalanduse teabekeskus.
- 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.
- Behrens, J. W., van Deurs, M., Puntilla-Dodd, R. ja Florin, A.-B. 2019. Policy brief: Round goby – a threat or a new resource? Nordic Council of Ministers. Nord 2019: 037.
- Bioloogilise mitmekesisuse konventsioon. 05.06.1992. Riigi Teataja II. <https://www.riigiteataja.ee/akt/12918700>, kasutatud 18.05.2020.
- Björklund, M. ja Almqvist, G. 2010. Rapid spatial differentiation in an invasive species, the round goby *Neogobius melanostomus* in the Baltic Sea. *Biological Invasions*, 12: 2609–2618.
- Blair, S. G., May, C., Morrison, B. ja Fox, M. G. 2019. Seasonal migration and fine-scale movement of invasive round goby (*Neogobius melanostomus*) in a Great Lakes tributary. *Ecology of Freshwater Fish*, 28: 200–208.
- Brandner, J., Auerswald, K., Cerwenka, A. F., Schliewen, U. K. ja Geist, J. 2013a. Comparative feeding ecology of invasive Ponto-Caspian gobies. *Hydrobiologia*, 703: 113–131.

- Brandner, J., Pander, J., Mueller, M., Cerwenka, A. F. ja Geist, J. 2013b. Effects of sampling techniques on population assessment of invasive round goby *Neogobius melanostomus*. *Journal of Fish Biology*, 82: 2063–2079.
- Bruner, K. A., Fisher, S. W. ja Landrum, P. F. 1994. The Role of the Zebra Mussel, *Dreissena polymorpha*, In Contaminant Cycling: II. Zebra Mussel Contaminant Accumulation from Algae and Suspended Particles, and Transfer to the Benthic Invertebrate, *Gammarus fasciatus*. *Journal of Great Lakes Research*, 20: 735–750.
- Buřič, M., Bláha, M., Kouba, A. ja Drozd, B. 2015. Upstream expansion of round goby (*Neogobius melanostomus*) – first record in the upper reaches of the Elbe river. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 416, 32.
- Cerwenka, A. F., Brandner, J., Schliewen, U. K. ja Geist, J. 2018. Population trends of invasive alien gobies in the upper Danube River: 10 years after first detection of the globally invasive round goby (*Neogobius melanostomus*). *Aquatic Invasions*, 13: 525–535.
- Cohen, A. N. ja Carlton, J. T. 1997. Transoceanic Transport Mechanisms: Introduction of the Chinese Mitten Crab, *Eriocheir sinensis*, to California. *Pacific Science*, 51: 1–11.
- 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: 173–181.
- Czerniejewski, P. ja Brysiewicz, A. 2018. Condition and population structure of the round goby (*Neogobius melanostomus* Pallas, 1811) in Szczecin Lagoon in 2010–2014. *Journal of Water and Land Development*, 37: 49–55.

- Czugala, 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.
- David, P., Thébault, E., Anneville, O., Duyck, P.-F., Chapuis, E. ja Loeuille, N. 2017. Impacts of Invasive Species on Food Webs: A Review of Empirical Data. *Advances in Ecological Research*, 56: 1–60.
- Diana, C. M., Jonas, J. L. ja Claramunt, R. M. 2006. A Comparison of Methods for Sampling Round Goby in Rocky Littoral Areas. *North American Journal of Fisheries Management*, 26: 514–522.
- Eesti Mereinstituut. 2018. Väheväärtuslike kalaliikide ja võõrliikide efektiivse väljapüügi meetoodika analüüs. Käsunduslepingu 4-1/17/162 lõpparuanne. Tartu.
- Euroopa Parlamendi ja nõukogu määrus (EL) nr 1143/2014 looduslikku tasakaalu ohustavate võõrliikide sissetoomise ja levimise ennetamise ja ohjamise kohta. 2014. *Official Journal*, L 317: 35–55. <http://data.europa.eu/eli/reg/2014/1143/oj>, kasutatud 20.05.2020.
- Foley, C. J., Henebry, M. L., Happel, A., Bootsma, H. A., Czesny, S. J., Janssen, J., Jude, D. J., Rinchar, J. ja Höök, T. O. 2017. Patterns of integration of invasive round goby (*Neogobius melanostomus*) into a nearshore freshwater food web. *Food Webs*, 10: 26–38.
- Froese, R. ja Pauly, D. (toim.) 2020. FishBase. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), kasutatud 14.05.2020.
- Fuller, P., Benson, A., Maynard, E., Neilson, M. E., Larson, J. ja Fusaro, A. 2020. *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814). U. S. Geological Survey, Nonindigenous Aquatic Species

Database. <https://nas.er.usgs.gov/queries/factsheet.aspx?SpeciesID=713>, kasutatud  
16.05.2020.

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: 367–384.

Hares, C. J., Jonas, J. L. ja Leonard, J. B. K. 2015. Diet analysis of burbot (*Lota lota*) from eastern Lake Michigan: 1996–2012. *Hydrobiologia*, 757: 89–99.

Hayden, T. A. ja 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: 1767–1776.

Hebert, P. D. N., Muncaster, B. W. ja Mackie, G. L. 1989. Ecological and Genetic Studies on *Dreissena polymorpha* (Pallas): a New Mollusc in the Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46: 1587–1591.

Hempel, M., Magath, V., Neukamm, R. ja Thiel, R. 2019. Feeding ecology, growth and reproductive biology of round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) in the brackish Kiel Canal. *Marine Biodiversity*, 49: 795–807.

Hempel, M. ja Thiel, R. 2013. First record of the round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) in the Elbe River, Germany. *BioInvasions Records*, 2: 291–295.

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.

- Holdich, D. M., Rogers, W. D. ja Reynolds, J. D. 1999. Native and alien crayfish in the British Isles. Gherardi, F. ja Holdich, D. M. (toim.), *Crayfish in Europe as alien species: how to make the best of a bad situation?* (lk 221–235). Rotterdam: A.A. Balkema.
- Holmes, M., Kotta, J., Persson, A. ja Sahlin, U. 2019. Marine protected areas modulate habitat suitability of the invasive round goby (*Neogobius melanostomus*) in the Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 229: 106380.
- Hulme, P. E., Bacher, S., Kenis, M., Klotz, S., Kühn, I., Minchin, D., Nentwig, W., Olenin, S., Panov, V., Pergl, J., Pyšek, P., Roques, A., Sol, D., Solarz, W. ja Vila, M. 2008. Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *Journal of Applied Ecology*, 45: 403–414.
- International Maritime Organization. 2004. International Convention for the Control and Management of Ships' Ballast Water and Sediments (BWM). [http://www.imo.org/en/About/Conventions/ListOfConventions/Pages/International-Convention-for-the-Control-and-Management-of-Ships'-Ballast-Water-and-Sediments-\(BWM\).aspx](http://www.imo.org/en/About/Conventions/ListOfConventions/Pages/International-Convention-for-the-Control-and-Management-of-Ships'-Ballast-Water-and-Sediments-(BWM).aspx), kasutatud 23.05.2020.
- Jakubas, D. 2004. The Response of the Grey Heron to a Rapid Increase of the Round Goby. *Waterbirds*, 27: 304–307.
- Jakubčinová, K., Haruštiaková, D., Števo, B., Švoliková, K., Makovinská, J. ja Kováč, V. 2018. Distribution patterns and potential for further spread of three invasive fish species (*Neogobius melanostomus*, *Lepomis gibbosus* and *Pseudorasbora parva*) in Slovakia. *Aquatic Invasions*, 13: 513–524.

- Janssen, J. ja Jude, D. J. 2001. Recruitment Failure of Mottled Sculpin *Cottus bairdi* in Calumet Harbor, Southern Lake Michigan, Induced by the Newly Introduced Round Goby *Neogobius melanostomus*. *Journal of Great Lakes Research*, 27: 319–328.
- Jensen, K. R. 2010. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Rhithropanopeus harrisi*. *Identification key to marine invasive species in Nordic Waters – NOBANIS*. [www.nobanis.org](http://www.nobanis.org), kasutatud 20.05.2020.
- Jude, D. J., Reider, R. H. ja Smith, G. R. 1992. Establishment of Gobiidae in the Great Lakes basin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49: 416–421.
- Jůza, T., Blabolil, P., Baran, R., Bartoň, D., Čech, M., Draštík, V., Frouzová, J., Holubová, M., Ketelaars, H. A. M., Kočvara, L., Kubečka, J., Muška, M., Prchalová, M., Říha, M., Sajdlová, Z., Šmejkal, M., Tušer, M., Vašek, M., Vejřík, L., Vejříková, I., Wagenvoort, A. J., Žák, J. ja Peterka, J. 2018. Collapse of the native ruffe (*Gymnocephalus cernua*) population in the Biesbosch lakes (the Netherlands) owing to round goby (*Neogobius melanostomus*) invasion. *Biological Invasions*, 20: 1523–1535.
- Kangur, M., Kotte, J., Kukk, T., Kull, T., Lilleleht, V., Luig, J., Ojaveer, H., Paaver, T. ja Vetemaa, M. 2005. Invasiivsed võõrliigid Eestis. Keskkonnaministeerium, Tallinn.
- 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: 479–486.
- Keller, R. P., Geist, J., Jeschke, J. M. ja Kühn, I. 2011. Invasive species in Europe: ecology, status, and policy. *Environmental Sciences Europe*, 23: 23.



- Komisjoni rakendusmäärus (EL) 2016/1141, 13. juuli 2016, millega võetakse vastu liidu jaoks probleemsete invasiivsete võõrliikide nimekiri vastavalt Euroopa Parlamendi ja nõukogu määrusele (EL) nr 1143/2014. 2016. *Official Journal*, L 189, 4–8. [http://data.europa.eu/eli/reg\\_impl/2016/1141/oj](http://data.europa.eu/eli/reg_impl/2016/1141/oj), kasutatud 23.05.2020.
- Kornilovs, G. 2017. The state of fish stocks and catch control in the Baltic Sea in 2016–2017. Riekstiņš, N. (toim.), *Latvian Fisheries Yearbook 2017*. The Latvian Rural Advisory and Training Centre (lk 51–64).
- 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: 235–285.
- Kornis, M. S. ja Vander Zander, M. J. 2010. Forecasting the distribution of the invasive round goby (*Neogobius melanostomus*) in Wisconsin tributaries to Lake Michigan. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67: 553–562.
- 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.
- Kvach, Y. 2002. The round goby's parasites in native habitats and in a place of invasion. *Oceanological Studies*, 31: 51–57.
- 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 Gdansk, Baltic Sea, Poland: a comparison with the Black Sea. *Parasitology Research*, 100: 767–774.

- Kvach, Y. ja Stepien, C. A. 2008. The invasive round goby *Apollonia melanostoma* (Actinopterygii: Gobiidae) – a new intermediate host of the trematode *Neochasmus umbellus* (Trematoda: Cryptogonimidae) in Lake Erie, Ohio, USA. *Journal of Applied Ichthyology*, 24: 103–105.
- Källo, K. 2019. Üarmudila (*Neogobius melanostomus*) kasvukiirus Eesti rannikumeres ning sinna suubuvates jõgedes. Magistritöö. Tartu Ülikool, zooloogia osakond.
- Lafferty, K. D. ja Kuris, A. M. 1996. Biological Control of Marine Pests. *Ecology*, 77: 1989–2000.
- Lee, V. A. ja Johnson, T. B. 2005. Development of a Bioenergetics Model for the Round Goby (*Neogobius melanostomus*). *Journal of Great Lakes Research*, 31: 125–134.
- Lovell, S. J., Stone, S. F. ja Fernandez, L. 2006. The Economic Impacts of Aquatic Invasive Species: A Review of the Literature. *Agricultural and Resource Economics Review*, 35: 195–208.
- Manné, S., Poulet, N. ja Dembski, S. 2013. Colonisation of the Rhine basin by non-native gobiids: an update of the situation in France. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 411: 02.
- Marsden, J. E., Charlebois, P., Wolfe, K., Jude, D. ja Rudnicka, S. 1996. The Round Goby (*Neogobius melanostomus*): A Review of European and North American Literature. *Illinois Natural History Survey. INHS Special Publication*, 20.
- Masing, V. 1992. Ökoloogialeksikon. Tallinn: Eesti Entsüklopeediakirjastus.

- Merry, J. L., Fritts, M. W. ja Bloomfield, N. C. 2018. Invasive Round Goby (*Neogobius melanostomus*) Nearing the Mississippi River. *The American Midland Naturalist*, 180: 290–297.
- Merry, J. L., Fritts, M. W. ja Bloomfield, N. C. 2019. Artikli “Invasive Round Goby (*Neogobius melanostomus*) Nearing the Mississippi River” lisa. *The American Midland Naturalist*, 181: 146.
- 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: 608–612.
- Mierzejewska, K., Martyniak, A., Kakareko, T., Dzika, E., Stańczak, K. ja Hliwa, P. 2011. *Gyrodactylus proterorhini* Ergens, 1967 (Monogenoidea, Gyrodactylidae) in gobiids from the Vistula River – the first record of the parasite in Poland. *Parasitology Research*, 108: 1147–1151.
- Nelson, J. S. 1994. Fishes of the world. Third edition. New York: John Wiley & Sons, Inc.
- Nurkse, K. 2016. Ümarmudil Eesti rannikumeres: rakendusüuring edasise meetmekava väljatöötamise aluseks, 1. osa. SA Keskkonnainvesteeringute Keskuse projekt nr. 5028 lõpparuanne.
- Nurkse, K., Kotta, J., Rätsep, M., Kotta, I. ja Kreitsberg, R. 2018. Experimental evaluation of the effects of the novel predators, round goby and mud crab on benthic invertebrates in the Gulf of Riga, Baltic Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 98: 25–31.

- Oosterwind, 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: 188–197.
- Ojaveer, H. 2006. The round goby *Neogobius melanostomus* is colonising the NE Baltic Sea. *Aquatic Invasions*, 1: 44–45.
- Ojaveer, H., Eek, L. ja Kotta, J. 2011. Vee võõrliikide käsiraamat. Tallinn: Keskkonnaministeerium.
- Olson, D. S. ja Janssen, J. 2017. Early feeding of round goby (*Neogobius melanostomus*) fry. *Journal of Great Lakes Research*, 43: 728–736.
- Orio, A., Bergström, U., Casini, M., Erlandsson, M., Eschbaum, R., Hüsey, K., Lehmann, A., Ložys, L., Ustups, D. ja Florin, A.-B. 2017. Characterizing and predicting the distribution of Baltic Sea flounder (*Platichthys flesus*) during the spawning season. *Journal of Sea Research*, 126: 46–55.
- Perrings, C., Burgiel, S., Lonsdale, M., Mooney, H. ja Williamson, M. 2010. International cooperation in the solutions to trade-related invasive species risks. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1195: 198–212.
- Piria, M., Šprem, N., Jakovlić, I., Tomljanović, T., Matulić, D., Treer, T., Aničić, I. ja Safner, R. 2011. First record of round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) in the Sava River, Croatia. *Aquatic Invasions*, 6: S153–S157.
- Poos, M., Dextrase, A. J., Schwalb, A. N. ja Ackerman, J. D. 2010. Secondary invasion of the round goby into high diversity Great Lakes tributaries and species at risk hotspots:

- potential new concerns for endangered freshwater species. *Biological Invasions*, 12: 1269–1284.
- Rakauskas, V., Pūtys, Ž., Dainys, J., Lesutienė, 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: 95–108.
- Rakauskas, V., Šidagytė-Copilas, E., Stakėnas, S. ja Garbaras, A. 2020. Invasive *Neogobius melanostomus* in the Lithuanian Baltic Sea coast: Trophic role and impact on the diet of piscivorous fish. *Journal of Great Lakes Research*, avaldamisel. doi:10.1016/j.jglr.2020.03.005
- Ray, W. J. ja Corkum, L. D. 1997. Predation of zebra mussels by round gobies, *Neogobius melanostomus*. *Environmental Biology of Fishes*, 50: 267–273.
- Ray, W. J. ja Corkum, L. D. 2001. Habitat and Site Affinity of the Round Goby. *Journal of Great Lakes Research*, 27: 329–334.
- Rollo, A., Andraso, G., Janssen, J. ja Higgs, D. 2007. Attraction and localization of round goby (*Neogobius melanostomus*) to conspecific calls. *Behaviour*, 144: 1–21.
- Sapota, M. R. 2004. The round goby (*Neogobius melanostomus*) in the Gulf of Gdansk – a species introduction into the Baltic Sea. *Hydrobiologia*, 514: 219–224.
- Sapota, M. R. 2012. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Neogobius melanostomus*. *Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS*.

- 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: 157–164.
- Shiganova, T. A. 1998. Invasion of the Black Sea by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and recent changes in pelagic community structure. *Fisheries Oceanography*, 7: 305–310.
- Shpilev, H. ja Ojaveer, E. 2003. Round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas). Ojaveer, E., Pihu, E. ja Saat, T. (toim.), *Fishes of Estonia* (lk 336–337). Tallinn: Estonian Academy Publishers.
- Skabeikis, A., Morkūnė, R., Bacevičius, E., Lesutienė, J., Morkūnas, J., Poškienė, A. ja Šialys, A. 2019. Effect of round goby (*Neogobius melanostomus*) invasion on blue mussel (*Mytilus edulis trossulus*) population and winter diet of the long-tailed duck (*Clangula hyemalis*). *Biological Invasions*, 21: 911–923.
- Skora, K. E. ja Stolarski, J. 1993. New fish species in the Gulf of Gdansk. *Bulletin of the Sea Fisheries Institute*, Gdynia, 1: 83.
- Sloboda, M., Mihalca, A. D., Falka, I., Petrželková, K. J., Carlsson, M., Ghira, I. ja Modrý, D. 2010. Are gobiid fish more susceptible to predation if parasitized by *Eustrongylides excisus*? An answer from robbed snakes. *Ecological Research*, 25: 469–473.
- Sokołowska, E. ja Fey, D. P. 2011. Age and growth of the round goby *Neogobius melanostomus* in the Gulf of Gdansk several years after invasion. Is the Baltic Sea a new Promised Land? *Journal of Fish Biology*, 78: 1993–2009.
- Somers, C. M., Lozer, M. N., Kjoss, V. A. ja Quinn, J. S. 2003. The Invasive Round Goby (*Neogobius melanostomus*) in the Diet of Nestling Double-crested Cormorants

- (*Phalacrocorax auritus*) in Hamilton Harbour, Lake Ontario. *Journal of Great Lakes Research*, 29: 392–399.
- Stráňai, I. ja Andreji, J. 2004. The first report of round goby, *Neogobius melanostomus* (Pisces, Gobiidae) in the waters of Slovakia. *Folia Zoologica*, 53: 335–338.
- Torchin, M. E., Lafferty, K. D. ja Kuris, A. M. 2002. Parasites and marine invasions. *Parasitology*, 124: S137–S151.
- 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: 121–129.
- van Beek, G. C. W. 2006. The round goby *Neogobius melanostomus* first recorded in the Netherlands. *Aquatic Invasions*, 1: 42–43.
- Verliin, A., Kesler, M., Svirgsden, 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: 155–158.
- Verreycken, H., Breine, J. J., Snoeks, J. ja Belpaire, C. 2011. First record of the round goby, *Neogobius melanostomus* (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae) in Belgium. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 41: 137–140.
- Vetemaa, M., Eschbaum, R. ja Saat, T. 2006. The transition from the Soviet system to a market economy as a cause of instability in the Estonian coastal fisheries sector. *Marine Policy*, 30: 635–640.

Wiegleb, J., Kotterba, P., Hammer, C. ja Oesterwind, D. 2018. Predation of the round goby (*Neogobius melanostomus* Pallas, 1814) on Atlantic herring eggs in the Western Baltic Sea. *Marine Biology Research*, 14: 989–1003.

Williamson, M. 1996. *Biological Invasions*. London: Chapman & Hall.

Wolfe, R. K. ja Marsden, J. E. 1998. Tagging Methods for the Round Goby (*Neogobius melanostomus*). *Journal of Great Lakes Research*, 24: 731–735.

Yavno, S. ja Corkum, L. D. 2011. Round goby *Neogobius melanostomus* attraction to conspecific and heterospecific egg odours. *Journal of Fish Biology*, 78: 1944–1953.



## **Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina, Marit Neemela,

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

„Invasiivsete võõrliikide mõju kohalikele kooslustele ümarmudila (*Neogobius melanostomus*) näitel”,

mille juhendaja on Lauri Saks,

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.

*Marit Neemela*

**23.05.2020**