

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

Anette Suviste

**Invasiivse võõrliigi ümarmudila
(*Neogobius melanostomus*)
toitumisökoloogia laieneva levila
erinevates piirkondades**

Bakalaureusetöö

Juhendajad: PhD Lauri Saks
MSc Aare Verliin

TARTU 2014

Sisukord

1. Sissejuhatus	3
2. Ponto-Kaspia vesikond.....	5
2.1 Levik	5
2.2 Toitumine.....	7
2.3 Suhted kohalike kalaliikidega.....	10
3. Suur järvistu.....	11
3.1 Levik	11
3.2 Toitumine.....	13
3.3 Suhted kohalike kalaliikidega.....	17
4. Läänemeri	19
4.1 Levik	19
4.2 Toitumine.....	21
4.3 Suhted kohalike kalaliikidega.....	23
5. Arutelu	25
6. Kokkuvõte	29
7. Summary.....	31
8. Tänuavaldused	33
9. Kasutatud kirjandus	34
10. Lisad	39

1. Sissejuhatus

Võõrliigid on liigid, mis (või mille järglasi andvad osad, sugurakud, seemned, munad või levised) on inimese kaasabil levinud väljapoole oma endist või praegust looduslikku kodupaika. Invasiivseks muutub võõrliik aga siis, kui see jääb uues elupaigas püsima ning laiendab oma areaali, suure tõenäosusega ohustades looduslikult kohalike liikide heaolu ja arvukust, viies tasakaalust välja varem toimunud ökosüsteemi (Kangur *et al.* 2005). Liikide levimine on intensiivistunud tänu transpordi ja reisimiste arvu suurenemisele (Ricciardi, Rasmussen 1998) ning elupaikate hävimise kõrval on invasiivsed liigid teisel kohal ohuna bioloogilise mitmekesisuse säilimisel (Almqvist, Strandmark 2010). Lisaks looduslike koosluste muutmisele, põhjustavad invasiivsed liigid arenenud riikides majanduslikku kahju. Nimelt investeeritakse umbkaudu 335 miljardit dollarit aastas peamiselt tõenäolise invasiooni ennetamiseks ja mõistmiseks, mis teevad ühest liigiks halvema või parema uue elupaiga hõivaja (Hayes, Barry 2008).

Ümarmudil (*Neogobius melanostomus*) on pärit Ponto-Kaspia vesikonnast (vt lisa 1) ning liigist sai väga edukas invasiivne võõrliik Põhja-Ameerikas Suures järvistus (vt lisa 2) ja levila laienes ka Euroopa jõgedesse ning Läänemerre. Nii ühel kui ka teisel pool Atlandi ookeani on ümarmudila populatsioonid püsima jäänud (Almqvist, Strandmark 2010). Ümarmudil on liik mudillaste sugukonnast, mis on üks mitmekesisemaid sugukondi maailmas ning kirjeldati esmakordselt Pallase poolt 1814. aastal Musta mere sugukonnana.

Ümarmudil on üsna väike põhjatoiduline kala, isendite suurus on keskmiselt 11 cm Suures järvistus (MacInnis, Corkum 2000) ning kuni 25 cm pikkuseid ümarmudilaid leidub Gdanski lahes (Sapota 2012). Kalad on kollakashallid, külgmiste laikudega ning neil on must täpp esimesel seljauimel. Kala keha on pehme ning rinnauimedes on vähe luid. Kõhuuimed on kokkukasvanud ja aitavad kalal vooluga koos veepõhja laskuda (Strake *et al.* 2013). Ümarmudilal on piklik keha, ümmargune ristlõige, otsseisune suu, paksud huuled ja veidi sälguline keel; isased on suuremad, laiemate põskedega ja tumedamat värvi kui emased (Kornis *et al.* 2012).

Antud bakalaureusetöö keskendub peamiselt ümarmudila toitumisele. Sisu on jaotud kolmeks suuremaks osaks: Ponto-Kaspia vesikond, Suur järvistu ja Läänemeri, millest igauks annab kirjanduse põhjal ülevaate liigi levikust, toitumisest ja suhetest kohalike

kalaliikidega vastavas regioonis. Bioloogide poolt on enim uuritud ümarmudila käekäik ja toidueelistused Suure järvestu vesikonnas ning tunduvalt vähem on teada Ponto-Kaspia vesikonna ja Läänemere kohta. Et mõista ümarmudila toitumisvalikuid, on oluline uurida ka tema elupaigatüüpe ning rolli ökosüsteemis, mistõttu on minu töös märkimisväärne osa mahust leviku ja liikidevaheliste suhete kohta. Õige toidu olemasolu või pindlikkus uuele menüüle üleminekul on väga oluline populatsiooni püsijäämiseks võõras kohas.

Käesoleva töö eesmärgid on 1) välja selgitada, kas ja millised erinevused on ümarmudilate toitumises liigi loodusliku kodupaiga ning uute elupaikade vahel (Suur järvestu ja Läänemeri). Pole avaldatud töid, mis annaks põhjaliku ülevaate ümarmudila toitumisest nii tema päritolupaigas kui ka kohtades, kus liik on muutunud võõrliigina invasiivseks. Teadmised Läänemere kalade toitumise kohta on vajalikud, et aru saada erinevate liikide omavahelistest suhetest ning võimalikust konkurentsist. Teiseks, 2) selgitada välja, kas mitmekesine toitumine võis olla peamiseks põhjuseks ümarmudila edukal invasioonil.

2. Ponto-Kaspia vesikond

2.1 Levik

Ümarmudila looduslik areaal paikneb Ponto-Kaspia piirkonna meredes ja neisse suubuvates vooluveekogudes - Musta mere vesikonnas Doonau, Dnestri ja Dnepri jõestikes, Aasovi mere vesikonnas Doni jõestikust ning Kaspia mere Volga jõestikust (Brown, Stepien 2008). Ümarmudil on väga tavaline rannikulähedases merevees ja riimveelistes laguunides (näiteks Hadžibeji laguunis Odessa piirkonnas), samuti jõgede alamjooksudel, olles tänaseks mitmetes jõgedes levilat ka ülesvoolu asuvatele sobivatele aladele laiendanud (Simonovic *et al.* 2001; Kudrenko, Kvach 2005).

Ponto-Kaspia invasiivsete liikide levimine Doonau vesikonna kesk- ja ülemjooksule on toimunud juba pikemat aega, kuid viimastel aastakümnetel on see tunduvalt kiirenenud (Erös *et al.* 2005). Ümarmudila levikut on soodustanud juba 17. sajandil alanud erinevaid jõgikondasid ühendavate kanalitesüsteemide rajamine. Järgneval sajandil kaevati kanalid Visla vesikonna Bugi jõe ja Dnepri vesikonna Pripjati jõe ühendamiseks, samuti Visla ja Oderi jõe ning Elbe ja Oderi jõge ühendavad veeteed. Volga ja Doni jõe vaheline laevatee avati aastal 1952, võimaldades ühendust Kaspia ja Musta mere vahel (Bij de Vaate *et al.* 2002). Dnepri jões kiirenes ümarmudila ülesvoolu levimine oluliselt pärast veehoidlate keti rajamist, kuhu tekkisid mitmele poole kiiresti arvukad uued populatsioonid (Smirnov 1986). Moskva linna piirides Volga vesikonda kuuluvas Moskva jões avastati ümarmudil eelmise sajandi kaheksakümnete aastate keskpaigas, mõni aasta hiljem esines ta seal juba massiliselt (Shatunovskii *et al.* 1988).

Lääne suunal levimiseks avanes ümarmudilal võimalus pärast 1992. aastal rajatud Doonau ja Maini jõge ühendava laevakanali avamist (Bij de Vaate *et al.* 2002). Aastal 1997 leiti ümarmudilaid esmakordselt Doonaus Serbia piiridest (Simonovic *et al.* 1998). Aastal 2003 leiti ümarmudilaid Doonaust Slovakkia piirides (Brown, Stepien 2008). Aastal 2005 teostatud uuringust selgus, et ümarmudilad on hõivanud kõik sobivad elupaigad Doonau Ungari jõelõigis (Erös *et al.* 2005). On teada, et aastaks 2005 olid ümarmudilad jõudnud levida Doonaus kuni ülemjooksuni (Copp *et al.* 2008). Sama edukalt levivad piki Doonau jõge ka teised sama perekonna liigid: rändurmudil (*Babka gymnotrachelus*), jõe-uusmudil (*Neogobius fluviatilis*) ja Kessleri pontosmudil (*Ponticola kessleri*) (Copp *et al.* 2008). Mudilate kiire levik ja edukas paljunemine näitavad head kohastumisvõimet ja paindlikkust keskkonna suhtes, milliseid iseärasusi on selgitatud Ponto-Kaspia vesikonnas

toimunud tektooniliste muutustega, kus mered on korduvalt nii lahknenud kui taasühinenud. Keskkonnatingimuste muutlikkuse tõttu on kohalik pontokaspiline fauna seetõttu valdavalt oportunistlik ja suure koloniseerimispotentsiaaliga (Brown, Stepien 2008). Lisaks sellele on ümarmudila toiduspekter väga lai ja võrreldes enamiku teiste litoraalis elavate bentostoiduliste põhjakaladega on ta kehamõõtmed küllaltki suured (Charlebois *et al.* 1997; MacInnis, Corkum 2000; Corkum *et al.* 2004). Morfoloogilised erinevused Doonau jõe ja algse levikuala Musta, Aasovi ja Kaspia mere ümarmudilate vahel leiti olevat väikesed. Doonau ümarmudilate kasvukiirus oli aga väiksem kui Kaspia ja Aasovi mere kaladel (Simonovic *et al.* 2001). Lühikese elutsükliga liigina võib ümarmudila arvukus küllalt kiiresti suures vahemikus muutuda ka tema algses levilas Aasovi meres (Kovtun 1979).

Jõgedes eelistab ümarmudil kaldalähedasi, keskmise voolukiirusega liiva- või liiva-kruusapõhjalisi alasid (Stranai, Andreji 2004). Ungaris, Doonau jõe 415 km pikkusel lõigul, eelistab ümarmudil liivasele põhjale enam kruusaseid ja kiviseid kunstlikult kindlustatud kaldaveere lähedasi piirkondi, seda eriti kevadisel suurveeperioodil (Erös *et al.* 2005).

2.2 Toitumine

Oma loodusliku levila piirides toitub ümarmudil peamiselt epibentilistest liikidest, varieerides oportunistliku omnivoorina enda menüüd vastavalt aastaajaliselt enam saadaolevatele liikidele (Kovtun *et al.* 1974; Smirnov 1986; Skora, Rzeznik 2001; Brandner *et al.* 2013). Pärast koorumist toituvad ümarmudila eelvastset 6-10 päeva enda rebukoti sisust, minnes seejärel üle toitumisele väikestest aerjalalistest (*Copepoda*) (Smirnov 1986). Ümarmudila noorjärgud toituvad Aasovi meres algul zooplanktonist, seejärel peamiselt nektobentilistest vähilaadsetest, üleminek limustest toitumisele toimub valdavalt 3-5 cm pikkustel kaladel (Smirnov 1986). Siitpeale on kõige eelistatumaks toiduks kõigis vanuseklassides ümarmudilal limused – karbid ja teod, mida üldjuhul eelistatakse vähilaadsetele ja hulkharjasussidele (Smirnov 1986; Simonovic *et al.* 2001; Copp *et al.* 2008). Maimudel esineb toitumises kaks ööpäevast maksimumi – hommikul kell 9-10 ja õhtul kell 18-19 paiku, päeval ja eriti öösel on toitumisintensiivsus madalam. Vanematel kaladel nihkub kevadise toitumisaktiivsuse maksimum varasematele hommikutundidele kell 6-8 paiku, suvel toitub ümarmudil aga kõige enam pärastlõunal kella 16 paiku (Smirnov 1986).

Aasovi meres moodustasid munajas ebapiparkarp (*Abra ovata*) (kuni 25 mm) ja Lamarcki südakarpi (*Cerastoderma lamarcki*) (kuni 50 mm) üheskoos hooajaliselt isegi enam kui 88 % toidumassist, teised olulisemad toiduobjektid olid veel rannakarplane *Mytilaster lineatus* (~15 mm) ja vesitigulane *Hydrobia salinasii* (Nekrasova, Kovtun 1976). Eelnevatel aastakümnetel läbi viidud uuringud näitasid peamiste toiduobjektide tähtsuse märgatavat muutumist ümarmudila toidus vastavalt nende arvukuse muutustele keskkonnas. Näiteks kasvas kohe pärast Doni jõe vooluhulga reguleerimist veehoidlatega Aasovi meres Lamarcki südakarbi arvukus ja varem teisejärguline toiduobjekt muutus paari aastaga ümarmudila toidus üheks dominantliigiks (Svetovidov 1964).

Mustas meres Sassõki limaanis toitus ümarmudil kevadsuvisel perioodil valdavalt limustest – munajast ebapiparkarbist ja mitmest südakarbi liigist, samuti ümarakeermesest vesiteost (*Hydrobia ventrosa*) (~1,5 mm). Olulised toiduobjektid olid ka hulkharjasussid ja kakandilised keraskakand (*Sphaeroma* sp.) (~6,5 mm) ja balti lehtsarv (*Idotea balthica*). Harvem oli söödud rändkrabisid (*Rhitropanopeus tridentata*), maikuus leidis toidus ka kalamarja (Smirnov 1986). Tänapäevased andmed Musta mere Kertši väinast ja selle ümberkaudsetelt aladelt näitavad jätkuvalt ümarmudila põhitoiduks olevat karbid, mille osakaal oli 2011. aastal toidu üldmassist kuni 86%. Sealjuures söödi Kertši väinas

valdavalt vahemere rannakarpi (*Mytilus galloprovincialis*) (kuni 140 mm), mujal Musta mere rannikul aga korvkarplasi (*Lentidium mediterraneum*) (~7 mm). Vähemolulised olid ümarmudila toidus hulkharijasussid harilik harjasliimukas (*Hediste diversicolor*) (kuni 120 mm) ja vähilaadsed (*Leander* sp., *Palaemon* sp.). Musta mere rannikul olid ümarmudila toidus küllalt olulised ka kalad Boyeri ateriin (*Atherina boyeri*) ja euroopa anšoovis (*Engraulis encrasicolus*), keda olid söönud 21% uuritud mudilatest (Milovanov 2013). Ka varem on leitud, et Mustas ja Aasovi meres toitub ümarmudil talveperioodil sageli väikestest kaladest, peamiselt tülkast (*Clupeonella* sp.) ja teistest mudilatest (Smirnov 1986).

Liigile iseloomuliku paindliku toitumise näitena võib tuua Mustas meres ja sellest liivaneemega eraldatud Hadžibeji laguunis läbi viidud ümarmudila toitumisuuringute tulemused. Mustas meres Odessa lahes olid liigile iseloomulikult peamiseks toiduks karbid, näiteks rannakarplaste hulka kuuluvad vahemere rannakarp ning korvkarplane *Lentidium mediterraneum*. Hadžibeji laguunis, kus reostuse tõttu karbid bentoses puudusid, toitus ümarmudil kevaditi ja suviti peamiselt planktonvähihistest ning aastaringselt surusääsklaste (*Chironomidae*) vastsetest, lisaks võib oluliste toidukomponentidena välja tuua bentilised vähilaadsed, näiteks tõruvähi (*Balanus improvisus*) (~10 mm), elegantse kreveti (*Palaemon elegans*), hariliku rändkrabi (*Rhithropanopeus harrisi*) (kuni 20 mm) ja kirpvähilise *Marinogammarus olivii* (7-10 mm) Harvem söödi väiksemaid mudilaid, mudilate marja ning õhuputukate vastseid ja valmikuid (Kudrenko, Kvach 2005).

Dnepri jões moodustavad ümarmudila toidu peamiselt karbid (rändkarp (*Dreissena polymorpha*) (kuni 50 mm) ja herneskarp (*Pisidium*) (kuni 15 mm), vähilaadsed (müsiid *Mesomysis kowalewskii* ja tavaline vesikakand *Asellus aquaticus*), surusääsklaste vastsed ja kalad (Smirnov 1986).

Ponto-Kaspia piirkonna magevetele tüüpilised limuste liigid nagu näiteks rändkarp, järvekarp (*Anodonta*) (kuni 200 mm) ja herneskarp olid ümarmudilatele toiduks ka Doonau jõgikonnas (Simonovic *et al.* 2001). Doonau jões Serbia Prahovo piirkonnas sisaldas ümarmudila suvine lai toiduspekter lisaks mitut liiki tigusid, peamiselt harilikku punntigu (*Lymnaea peregra*) (~6 mm) ja Doonau vesikinga (*Theodoxus danubialis*), samuti väheharjasusse, kirpvähilisi (*Amphipoda*) ja putukaid (kahetiivalisi (*Diptera*) ja kevikulisi (*Plecoptera*) (Simonovic *et al.* 2001).

Doonau jõe Slovakkia osas läbi viidud toitumisuuring näitas aga ümarmudila suhteliselt kitsast toiduspektrit, kus eelistati olulisel määral kirpvähilisi, tigused söödi proportsionaalselt nende esinemissagedusega keskkonnas, kõiki ülejäänud toiduobjekte (näiteks väheharjasusse, surusääsklaste vastseid, kakandilisi) aga pigem välditi (Copp *et al.* 2008).

Doonau ülemjooksul Saksamaal oli ümarmudila toit samuti oluliselt erinev algse areaali toitumiseelistustega võrreldes, koosnedes valdavalt kirpvähilistest (umbes kaks kolmandikku toidumassist moodustas pontokaspiline tulnukliik *Dikerogammarus villosus*). Ümarmudila toidusedeli moodustasidki siin ligi 92 % ulatuses teised invasiivsed liigid, mis näitab ilmekalt Euroopa ökosüsteemis viimastel aastakümnetel toimunud muutuste tõelist ulatust (Brandner *et al.* 2013).

2.3 Suhted kohalike kalaliikidega

Väga suur plastilisus keskkonnatingimuste suhtes, agressiivne territoriaalne käitumine ja oportunistlik toiduvalik muudab ümarmudila tugevaks konkurendiks teistele sarnaseid elupaiku kasutavatele kohaliku fauna esindajatele (Grabowska, Grabowski 2005; Balážová-L'avrinčiková, Kováč 2007). Varasema areaali piirides Kaspia ja Aasovi meredes konkureerib ümarmudil mitmete teiste bentostoiduliste kaladega nagu näiteks mõned mudillaste (*Gobiidae*) liigid, latikas (*Abramis brama*), taran (*Rutilus heckelii*), vimb (*Vimba vimba*), samuti koha (*Sander lucioperca*) ja tuurlaste (*Acipenseridae*) noorjärgud (Smirnov 1986; Balážová-L'avrinčiková, Kováč 2007). Samas on ümarmudil vanemate röövtoiduliste kohade üheks põhiliseks toiduobjektiks ja sellest tulenevalt on koha kõrge arvukuse perioodidel ümarmudil Aasovi meres tunduvalt vähemarvukam (Svetovidov 1964).

Uutesse elupaikadesse levides ja seal oma arvukust kiirelt suurendades võib ümarmudil põhjustada veekogu ökosüsteemis olulisi muutusi – näiteks Doonaus on peale invasiivsete mudilate ilmumist täheldatud mitmete kohalike põhjakalade - hariliku trullingu (*Barbatula barbatula*), hariliku võlda (*Cottus gobio*) ja valgeuim-roomarüüdi (*Romanogobio alpinus*) – arvukuse progresseeruvat vähenemist (Jurajda *et al.* 2005; Balážová-L'avrinčiková, Kováč 2007). Olulist konkurentsi kirpvähilistest toitumisel invasiivse ümarmudila ja kohalike liikide Doonau kiisa (*Gymnocephalus baloni*) ja hariliku ahvena (*Perca fluviatilis*) vahel on peetud tõenäoliseks ka Doonau jõe Slovakkia lõigus (Copp *et al.* 2005).

3. Suur järvistu

3.1 Levik

Invasiivne ümarmudil on levinud kõigisse Suure järvistu järvedesse (Pennuto *et al.* 2012). Suur järvistu asub osalt Põhja- Ameerikas ning osalt Kanadas ja koosneb viiest suurest järvest (Ülemjärv, Michigan, Erie, Huron ja Ontario) ning paljudest väiksematest järvedest ja jõgedest (Waples 2008). Suures järvistus elab enam kui 180 võõrliiki, kellest nii mõnigi on põhjustanud suuri ökoloogilisi muutusi (Steingraeber *et al.* 1996) – pärast ümarmudila invasiooni laevade ballastvee abil on toimunud muutused kohalike bentiliste suurselgrootute ja kalapopulatsioonide arvukuses ja levikus nii Suure järvistu järvedes kui ka lisajõgedes ja teistes veeühendustes (Pennuto *et al.* 2012).

Esmakordselt avastati ümarmudil Suures järvistus 1990. aastal St Clairi jões, mis asub Huroni ja Erie järve vahel (Jude *et al.* 1992). Viie aastaga suutis ümarmudil levida kõikidesse järvistu järvedesse, seega on ta kõige kiiremini eluala laiendanud veeorganism Suures järvistus (Johnson *et al.* 2005), kuigi Ponto-Kaspia vesikonnast on sinna jõudnud palju teisigi liike (Walsh *et al.* 2007). Eriti kiire on olnud levik kaldalähistel aladel, (Phillips *et al.* 2003) kus ümarmudilad eelistavad kivist põhja, mis pakub neile varjupaika röövkalade eest (Jude *et al.* 1992). Enim ümarmudilaid leidub keskmise voolukiirusega jõelõikudel, koskedest allpool (Phillips *et al.* 2003) ning jõgede kärestikulistes osades (Carman *et al.* 2006). Kuigi ümarmudil saabus Suurde järvistusse ballastveega, suudab ta iseseisvalt edasi levida ning mitte ainult suurtes järvedes ja jõgedes, vaid ka pisemates vooluveekogudes (Kornis *et al.* 2010).

Michigani järvest avastati esimene ümarmudil 1993. aastal Calumet' sadamast (Lauer *et al.* 2004). Viie aastaga suutsid kalad levida kuni 45km kaugusele oma algsest asukohast (Bergstrom *et al.* 2008). Uuriti Michigani vesikonna 73 jõge ning ümarmudil oli olemas neist 26-s (Steingraeber *et al.* 1996). Fish and Wildlife Service (USFWS) registreeris ümarmudila leviku Michigani vetest Illinoisi vetevõrku kiirusega kuni 21 km aastas vahemikus 1996-2003 (Irons *et al.* 2006). Ümarmudilad on asustanud ala Escabanast Kiplingini (Michigani) ning liik on seal arvukas, samuti on leitud ümarmudilat Saugatuckist, mis asub 45 kilomeetrit lõunas Grand Havenist (Michigani järve idakaldal) (Clapp *et al.* 2001).

Erie järvest avastati ümarmudil esmakordselt Clevelandi lähedalt 1994. aastal ning nelja aasta pärast oli liik jõudnud levida juba kogu järve ulatuses (Johnson *et al.* 2005). Ümarmudila arvukus tõusis kiirelt 4,2 miljardini, kuid vahemikus 2000-2002 toimus peaaegu kahekordne langus- 2,2 miljardi isendini. Märgata oli asustustiheduse erinevust kaldalähistel ning sügavamatel aladel, sest viimases oli ümarmudila arvukus 3,8 korda suurem (Johnson *et al.* 2005).

Ontario järve kaguosas registreeriti esimene isend 1998. aastal (Walsh *et al.* 2007). Duluth-Superiori sadamas, Ülemjärves avastati ümarmudilad esmakordselt aastal 1995. Need kalad suudavad levida enam kui 20 kilomeetrit kolme aastaga, kuid kuna ümarmudilate ujumisvõime pole väga tugev, sobivad neile ülesvoolu rännakuteks sadamate ja estuaaride veed (Bergstrom *et al.* 2008).

1996. aastal püüti ümarmudilaid ka sisemaa jõgedest- Flintist ja Shiawasseest Michiganis, mis mõlemad suubuvad Saginawi lahte Huroni järves ning 1997. aastal kinnitati, et ümarmudil on loonud nendes jõgedes populatsioonid (Carman *et al.* 2006). Flintis jões leidis enim ümarmudilaid kärestikulistes osades (Carman *et al.* 2006).

Kui 1996. aastal ei olnud Huroni järves ümarmudilaid veel registreeritud, siis 1999. aastal oli seal juba arvukas populatsioon (Schaeffer *et al.* 2005) ning viie aastaga olid nad levinud kaldast 34 kilomeetri kaugusele (Bergstrom *et al.* 2008). Lisaks siin eelnevalt mainitud Saginawi lahele leidis neid selleks ajaks palju ka Thunderi ja Tawasi lahtedes ning ka järve lõunaosas kaldast kaugematel aladel ja aastal 2002 juba pea kõikides paikades, mis võeti uurimise alla (Schaeffer *et al.* 2005). Suures järvistus kasvavad ümarmudilad maksimaalselt 150-180 mm pikkuseks (Kipp *et al.* 2012) ning populatsioonide arvukus tõuseb kiirelt, sest emased isendid suudavad kudedada iga 20 päeva tagant ning kuni 6 korda hooajal (Jude 1997).

3.2 Toitumine

Ümarmudilad kasutavad laias valikus elupaigatüüpe Suures järvistus - alates vooluveekogudest, kus nende toit koosneb peamiselt veeputukatest (Carman *et al.* 2006) kuni profundaalini Ontario ja Huroni järves, kus nad toituvad peamiselt limustest ja vähilistest (*Crustacea*) (Kipp *et al.* 2012). Väga aktiivselt toituvad ümarmudilad just kaldast kaugemates piirkondades ning nende menüü sõltub veesügavusest ja aastaajast (Schaeffer *et al.* 2005), öösel toituvad ümarmudilad aktiivsemalt kui päeval (Steingraeber *et al.* 1996).

Ümarmudila invasiooni mõju Suures järvistus on olnud zoobentose populatsioonidele märkimisväärselt negatiivne - kalad söövad laias valikus bentilisi suurselgrootuid, peamiselt limuseid (*Mollusca*), millest rändkarplased (rändkarp ja *Dreissena rostriformis bugensis*) (20 mm) moodustavad sageli suurima osa nende menüüst (Kipp *et al.* 2012). Enne ümarmudila sissetulekut toitusid vaid vähesed organismid rändkarplastest ning seetõttu oli tegemist vähekasutatud lüluga veekogu toitumisahelas, ümarmudila invasioon tõi aga rändkarplastesse jäänud energiahulga tagasi toiduahelasse (Johnson *et al.* 2005(1)). Ümarmudila toidusedeli iseloom sõltub kala suurusest, elutingimustest, aastaajast ja invasiooni alghetkest, ümarmudila toitumine tundub erinevat Suure järvistu piires, mis näitab tema paindlikke ja oportunistlikke toitumisharjumusi (Kipp *et al.* 2012).

Ümarmudilatel on ülemised ja alumised neeluhambad, mistõttu suudavad nad edukalt purustada karpe - need moodustavad suurima osa menüüst (Phillips *et al.* 2003). Lisaks järvedele on ka jõgedes täiskasvanud ümarmudila peamiseks toiduks invasiivne rändkarp, näiteks Flinti jões on see liik elanud alates 1990ndatest (Carman *et al.* 2006). Suuremad ümarmudilad eelistavad rohkem rändkarplasi kui väiksemad kalad ning sama tulemus on selgunud uuringutest Detroiti jõel, St. Clairi jõel, Erie järvel ja laborikatsetes (Ray, Corkum 1997). Invasiivsete rändkarpide ja *D. rostriformis bugensis* rohkus Suures järvistus pakub ümarmudilatele külluslikku toidulauda, millest kohalikud kalad ei ole võimelised efektiivselt toituma, seega on karbid üks tõenäoline põhjus ümarmudila nii kiireks ja edukaks levikuks (Phillips *et al.* 2003). Pennuto jt. (2012) Ontario järves läbi viidud uuringus selgus, et *D. rostriformis bugensis* moodustas 99% kõikidest leitud karpidest, sarnane tulemus ilmnes ka Walsh jt. (2007) uuringust. Rändkarplased olid Erie järves põhiliseks toiduks kaldalähistel aladel terve aasta läbi ning nende tähtsus suurenes kehasuuruse suurenemisega; kaldast kaugemal olid suuremad kui 30 mm rändkarplased peamiseks toiduks kevaditi (Johnson *et al.* 2005(1)). Walsh jt. (2007) leidsid, et

rändkarplased jäid oluliseks toiduobjektiks ka kaldast sügavamatel aladel, täpsemalt 55 ja 95 meetri sügavusel. Keskmine tarbitav karpide suurus ümarmudilate poolt on Suures järvestus 14 mm (Kipp *et al.* 2012).

Lisaks rändkarplastele sööb ümarmudil (eriti esimesel eluaastal) ka palju muud. Ümarmudilatel ilmnes selge toidueelistus enam kui 30 mm suurustele põhjaselgrootutele, kalad ei olnud oluliseks toiduks ühelgi aastaajal ega üheski suuruses ning kunagi ei ületanud nende mass enam kui 6.5% söödud toidu kogusest (Johnson *et al.* 2005(1)). St Lawrence'i jões elavate ümarmudilate magudest leitud tigude (*Gastropoda*) isenditest moodustasid 80% samblatigu (*Amnicola*), järjekorras järgmine oli lametigu (*Gyraulus* (5%)), seejärel *Physella* (3%) ning sootigu (*Stagnicola*) (3%) (Kipp *et al.* 2012). Lisaks tigudele sõid ümarmudilad surusääsklasi, karpvähilisi (*Ostracoda*) (~1 mm) ja kirpvähilisi ning vähem eelistati rändkarplasi, *Hirudinea* ning lestalisi *Acari* (~1 mm) (Kipp *et al.* 2012). Suviti muutuvad kirpvähilised ja surusääsklased muude aastaegadega võrreldes tunduvalt olulisemaks (Johnson *et al.* 2005(1)). Eelnevad uuringud on näidanud, et ümarmudila toitumine Flint'i jões on sarnane kohalike vooluveekogude põhjatoiduliste kaladega, koosnedes lisaks surusääsklaste vastsetele ka *Hydropsychidae* vastsetest ning kiviapäviklaste (*Heptageniidae*) neidistest (Kipp *et al.* 2012). Kui tuua välja viis kõige olulisemat toiduliiki ümarmudila ööpäevases menüüs, siis lisaks surusääsklaste ja *Hydropsychidae* vastsetele (leiduvus magudest vastavalt 45 ja 7%) ning *Heptageniidae* neidistele (2%) olid olulised ka surusääsklaste nukud (4%) ning vesikirbud (*Daphnia*) (kuni 5 mm). Vesikirbud olid olulised, sest maikuu moodustasid need lausa 78% ümarmudila toidukogusest, kuid neid leiduski vaid ühel kuul. Ümarmudilad toitusid kogu 24 tunni vältel, kuid nende saagitüüp erines päeval ja öösel. Kuna surusääsklaste ja *Hydropsychidae* vastsed triivivad öösi, siis söödi neid enim just päevasel ajal bentosest; kõige rohkem surusääsklaste nukke ning *Heptageniidae* neidiseid aga hoopis öösi (Kipp *et al.* 2012). Toidusaagi triivimine pole ümarmudilale takistuseks, sest kirpvähki, mida söödi arvestatavalt palju, ei leidu bentoses (Carman *et al.* 2006). Johnson jt. uuring (2005(1)) Erie järves andis aga tulemuseks, et ümarmudila menüüs olid tähtsusjärjekorras zooplankton (40.2 %), rändkarplased (38.3 %) biomassi poolest, neile järgnesid surusääsklased (14.4%), limused (3.8%), muu bentos (3.1%) ja kalad (0.3%).

Phillips jt. (2003) uuringu tulemustest saab välja tuua erinevas suurusklassis ümarmudilate toidueelistused: kõik ümarmudilad sõid peamiselt bentilisi suurselgrootuid, eriti veeputukaid. Surusääsklaste vastseid ja nukke sõid rohkelt igas suuruses ümarmudilad,

kuid suuremad (75 mm) pikkused kalad sõltusid neist kõige vähem (Phillips *et al.* 2003). Kokkuvõttes oli väiksemate kui 45 mm üarmudilate menüüs 7 erinevat toiduobjekti, suurematel (45 kuni 59 mm) 12, järgmistel (60 kuni 74 mm) 13 erinevat toiduliiki ning kõige suurematel (üle 75 mm) kaladel oli vaatamata peamiselt surusääsklaste söömisele toiduvalik erinevate objektide vahel kõige rohkem tasakaalus (Phillips *et al.* 2003). Palju sõid viimased samuti kivipäeviklasi ja mudapäeviklasi (*Caenidae*) (Phillips *et al.* 2003). Carman jt. (2006) andmetel toituvad noored üarmudilad Suures järvistus peamiselt lülijalgsetest (*Arthropoda*), kuigi 50-60 mm pikkuselt toimub muutus limuste eelistamise kasuks. Kogu populatsiooni arvestuses sõid 90% zooplanktonist kuni 1-aastased üarmudilad (Johnson *et al.* 2005(1)). Igal sügavusel sõid suuremad ja pisemad mudilad väiksemaid saakobjekte, näiteks silesaba-händurit (*Bythotrephes longimanus*) (kuni 15 mm) ja muud zooplanktonit ning bentilist meiofaunat, eriti vähilisi. Madalamates tsoonides (27-46m) tarbisid üarmudilad rändkarplast *D. rostriformis bugensis* ning sügavamates tsoonides (55-73 m) sõid kõik üarmudilad rohkem kohalikke selgrootuid, nt vähilist relikvt-kuulmiksaba (*Mysis relicta*) (kuni 25 mm), süvavee kirpvähilisi ning keraskarplasi (*Sphaeriidae*) (kuni 25 mm) (Schaeffer *et al.* 2005).

Ontario järve kaguosas leiti üarmudilate maost neli erinevat saakobjekti tüüpi: rändkarplased, kuulmiksaba (*Mysis*) (kuni 30 mm), vähilised ning kalad; rändkarplaste leidumise tihedus üarmudila maost vähenes veesügavuse kasvades, kusjuures kuulmiksaba leidumine hoopis kasvas sügavuse suurenemisega (Walsh *et al.* 2007). 55 meetri sügavusel oli 6% üarmudilatest kõhus kuulmiksabasid ja 97%-l rändkarplasi, 130 meetri sügavusel aga leidis 97% üarmudilatest maos kuulmiksabasid ja 20%-l rändkarplasi, kõik kogutud karbid olid aga ainult *D. rostriformis bugensis* (Walsh *et al.* 2007) Kõikidel sügavustel oli vähilisi söönud mudilate kogupikkus lühem kui neil, kes ei olnud vähilistest toitunud, kuid samas oli kalu söönud üarmudilate pikkus pikem kui neil, kes polnud seda teinud (Walsh *et al.* 2007). Uurimuse tulemuste kohaselt ei leitud kõrgemal kui 130 m sügavuselt ühtegi kuulmiksaba, kuid söönud olid neid igal sügavusel ujuvad üarmudilad. Päevasel ajal võib kuulmiksabasid leida bentosest, kuid öösiti liiguvad nad toitumiseks vees ülespoole (Johnson *et al.* 2005(1)). Oma paindliku menüü tõttu on kuulmiksaba otsalõppemisel üarmudilal erinevalt teistest kaladest ikka toitu piisavalt (Walsh *et al.* 2007).

Erie järves on üarmudilad saavutanud kõrge asustustiheduse, kuid vaatamata sellele on bioloogid hakanud arvama, kas sellest ikkagi piisab, et kontrollida rändkarplaste vahavaid

populatsioone, sest nende hinnanguline aastane rändkarplaste tarbimine (uuritud aastatel 1995-2001) moodustas kõigest vähem kui 1% nende karpide koguarvust (Johnson *et al.* 2005(1)). Niisuguse tarbimise juures ei suuda ümarmudil tõepoolest rändkarplaste arvukust kontrollida, selleks peaksid ka teised kalad hakkama neist karpidest rohkelt toituma. Kipp jt. (2012) uuringu analüüsis St Lawrence'i jõe kohta on välja toodud võimalikud põhjused ümarmudila vähesele mõjule: kalad on liiga väiksed ning toituvad seetõttu rändkarplastest vähe; nad eelistavad liiga palju teisi toiduliike; need kaks liiki ei kohtu sobival ajal, et mudil saaks neist toituda; suhteliselt madal ümarmudilate tihedus ning ebasobivad statistilised vahendid muutuste märkamiseks.

3.3 Suhted kohalike kalaliikidega

Suures järvestus on täheldatud ümarmudila ja teiste põhjaeluviisiga kalade vahel nii toidukui ka ruumikonkurentsi (Janssen, Jude 2001) ning on leitud, et kohalike liikide populatsioonide arvukus on vähenenud pärast ümarmudila sissetungi (Dubs, Corkum 1996). Ümarmudil on hakanud vallutama kaldast kaugemaid alasid, mille sügavus on enam kui 50m (Schaeffer *et al.* 2005) ning ohustab seega oma konkurentsiga ka sügavamale vee kalu. Lisaks elupaiga hõivamisele ning toidu nimel konkureerimisele suudab ümarmudil segada ka mõne liigi kudemist.

Ruumikonkurents

Sebrakalad (*Percina caprodes*) elavad näiteks Duluth–Superiori sadamas ning nende elupaik kattub ümarmudilate omaga, mistõttu on sebrakalade arvukus pärast konkurendi sissetungi vähenenud (Jude *et al.* 1995). *Cottus cognatus* ja *Cottus ricei* eluala ulatub Ülemjärves sadamast kuni 210 meetri sügavuseni ja kalad eelistavad enim 50-90 m sügavust vett, kuid nad on otseses konkurentsisis ümarmudilaga oma rännakul madalas vees kudemispaiku otsides (Bergstrom *et al.* 2009). Bergstrom jt. (2009) läbi viidud katse käigus tõusis koos viibides ümarmudilate kaal ning langes kohalike liikide oma, sest ümarmudil suutis tarbida suurema osa piiratud toidukogusest ning katsest võib järeldada, et ümarmudilad oleks ka looduses kohalikest liikidest edukamad.

Cottus bairdi on ohustatud, sest liigi kaldaligidane elupaik kattub ümarmudila omaga (Dubs, Corkum 1996). Dubs ja Corkumi (1996) laborikatsetes selgus, et ümarmudilad kaitsesid varjupaika ning ründasid kõiki sissetungijaid olenemata kalaliigist, esines ka tagaajamist ja niisama teiste isendite kaugele tõrjumist. *C. bairdi* hoidis ümarmudilast eemale akvaariumi kaugesse nurka ega olnud mingilgi viisil agressiivne, millest võib järeldada, et ümarmudil võib tõrjuda *C. bairdi* kaldaäärest sügavamale vette, kus nad satuvad tihemini suuremate loomade saagiks, neil on vähem toitu ja leidub vähem häid kudemispaiku (Dubs, Corkum 1996). Uuringud näitavad *C. bairdi* drastilist langust Clairi jões pärast ümarmudilate saabumist (Jude *et al.* 1995) ning isendeid leiti sügavamalt veest (enam kui 9 m). Sarnaselt ohustab ümarmudil ka teisi bentilisi liike, näiteks *Parastacoidea*, juba mainitud sebrakala (Dubs, Corkum 1996) ja *Etheostoma nigrum* (Lauer *et al.* 2004). Märkatav populatsioonide arvukuse vähenemine võib viia liigi hävinemiseni kohtades, kus ümarmudilate rohkus püsima jääb (Lauer *et al.* 2004; Dubs, Corkum 1996).

Lisaks võldastele on täheldatud konkurentsi ahvenatega, sest ümarmudilad ja põhjaeluviisi faasis olev kollane ahven (*Perca flavens*) eelistavad mõlemad kivist veepõhja (Ray, Corkum 1997) ja suuri veetaimi (Jude *et al.* 1992).

Märgatava mõjuga on ümarmudila toitumine väikesuu forellahvena (*Micropterus dolomieu*) vastetest kaldast kaugemal (Steinhart *et al.* 2004). Steinhart jt. (2004) uuringu käigus eemaldati pesalt valvav väikesuu forellahvena isane ning jälgiti ümarmudila käitumist; ümarmudil ligines kiirelt koorumata vastsetega pesale ning eelistas seega vähem koorunud vastseid ja saagiks langesid vastsetest katse käigus vastavalt 1000 ja 400 tükki.

Toidukonkurents

Teatud arenguastmetes kattub ümarmudila ja *C. bairdi* menüü (Dubs, Corkum 1996). Väikesed ümarmudilad ja *C. bairdi* toituvad mõlemad pehmetest selgrootutest, kuid ümarmudilatel on parem lateraalsüsteem, mis võimaldab neil väheses valguses edukamalt saaki märgata ja püüda (Jude *et al.* 1995).

Järgnevaks liigiks, mille eluviis on pärast ümarmudila sissetungi häiritud, on kollane ahven, kes sööb põhjaselgrootuid, mille asustustihedus on ümarmudila tõttu vähenenud (Duncan *et al.* 2008). Augustis toituvad ümarmudilad ja väikesed kollased ahvenad sarnaselt kahetiivalistest ja zooplanktonist, väiksed ja keskmise suurusega kalad kummastki liigist sõid lisaks ka kirpvähilisi ja ühepäevikulisi (*Ephemeroptera*) (Duncan *et al.* 2011).

Kuigi ümarmudil on väga kiire kasvuga ja edukas paljuneja, ohustab ka seda liiki kisklus teiste kalade poolt- üks silmapaistvam ümarmudilatest toituja on justkui vastupanuks väikesuu forellahven. Ümarmudilad pole kaloririkkad, kuid nad annavad enam energiat kui paljud suurselgrootud ning rohkem kui 60 mm pikkustele väikesuu forellahvenatele on ümarmudilate vastsed peamiseks toiduks (Steinhart *et al.* 2004 (1)). Lisaks kaladele on hakanud ümarmudilatest toituma ka kaks liiki veemadusid (*Nerodia sipedon insularum* ja *Nerodia sipedon*) (Jones *et al.* 2009). Esimene neist on Erie järves ohustatud liik ning saab 90 % tema toidust moodustavad ümarmudilad (Jones *et al.* 2009).

4. Läänemeri

4.1 Levik

Ümarmudil levis Ponto-Kaspia vesikonnast Läänemerre samamoodi nagu ka üle ookeani Suurde järvistusse- laevade ballastveega (Kornis *et al.* 2012). Esmakordselt avastati ümarmudil Läänemerest 1990. aastate alguses Pucki lahest Poolast (Skóra, Stolarski 1993; Ojaveer 2006) ning geneetilised analüüsid näitavad, et just sealt algas edasine levik ülejäänud Gdanski lahte ja kaugemale Läänemerre (Björklund, Almqvist 2010). Gdanski lahes on ümarmudil hõivanud 400 km² suuruse ala (Strake *et al.* 2013). Poola vetes on ümarmudilal püsivad populatsioonid kolmes regioonis- Gdanski lahes, Vistula laguunis ja Vistula jões kuni 40 km ülesvoolu (Sapota 2004).

Lätis leiti esimene ümarmudil Liepaja lähedalt 2004. aastal ning 2005. aastal ka Liivi lahe lõunaosast (Strake *et al.* 2013). Praegu on ümarmudil Liivi lahes arvukuselt kolmas liik, millest olid omakorda arvukamad kolme ja enama aasta vanused kalad (Strake *et al.* 2013). Eesti vetest avastati ümarmudil esmakordselt 2002. aastal Pärnu lahest (Ojaveer 2006). Edaspidi pole ümarmudilaid Pärnu lahest enam leitud, kuid kuna Muuga lahes on nad arvukad, siis järelikult on nad suutnud edukalt Soome lahe suunas levida (Ojaveer 2006). Björklund ja Almqvist (2010) kinnitavad oma uurimuses, et ümarmudilad on jõudnud ka Rootsi lõunarannikule.

1999. aastal registreeriti esimene ümarmudil Saksamaa vetest Rugia saare lähedalt ja 2003. aastal juba mitmest paigast põhjarannikul ja Lääne-Rostockis (Corkum *et al.* 2004).

Gdanski lahes eelistavad ümarmudilad kivist, liivast või karpidega kaetud veepõhja, samuti sobivad neile uppunud esemed, mille vahel end varjata (Skóra, Rzeznik 2001). Pucki lahes leiti enim ümarmudilaid just liivapinnaselt, millel leidub ka põhjataimestikku (Ray, Corkum 1997).

Seega on ümarmudil hõivamas kogu Läänemere rannikualasid. See liik ei jäänud antud merre püsima esimese saabumisega, sest on teada ka varasematest populatsioonidest, mis kadusid ruttu ning alles pärast 2000. aastat on toimunud väga kiire levik (Björklund, Almqvist, 2010). On pakutud, et kohalike kiskjakalade vähenemine Gdanski lahes liiga ohtra kalapüügi ning elupaikade rikkumise tõttu on soodustanud ümarmudila populatsioonide vohamist (Almqvist, Strandmark 2010). Ümarmudil suudab kiirelt kohastuda uue elupaiga tingimustega, mida tõestab Björklundi ja Almqvisti 2010. aasta

uurimuse tulemus, millest selgus, et üksteisele lähedastes uurimispaikades olid ümarmudilad pärast kümnet põlvkonda üksteisest geneetiliselt märgatavalt erinevad. Kiire kohastumine erinevate elutingimustega oli kindlasti abiks Läänemere edukal hõivamisel (Björklund, Almqvist 2010).

4.2 Toitumine

Skora ja Rzezniku (2001) uurimuse jaoks koguti ümarmudilaid Gdanski lahe mitmest paigast ning kaladest leiti 10 erinevat söödud liiki. Selgus, et sarnaselt Ponto-Kaspia vesikonnale ja Suurele järvistule toitub ümarmudil ka Gdanski lahes limustest, millest olulisemad olid söödav rannakarp (*Mytilus trossulus*) (10-15, kuni 50 mm) ja balti lamekarp (*Macoma balthica*) (1 mm) (Skóra, Rzeznik 2001). Suhtelise tähtsuse järgi olid aga kõige enam tarbitud söödav rannakarp, mis moodustas kuni 50% ümarmudila toidust ning liigi osakaal oli eriliselt suur septembrikuus (Karlson *et al.* 2007) ja balti lehtsarv (*Idotea balthica*) (Skóra, Rzeznik 2001). Söödava rannakarbi leiduvus magudest suurenes ümarmudilate leidmise sügavusega, kuid balti lamekarpi olid võrdväärselt söönud igal uuritud sügavusel leidunud ümarmudilad (Strake *et al.* 2013). Söödav rannakarp oli kõige suurema massiga saakobjekt, samas kui vesiteod (1 mm) moodustasid ainult 4% toidu kaalust, kuigi nad olid kõige arvukamad (Skóra, Rzeznik 2001). Hulkharjasussid olid vähem tavalised kui vähilised ja mõlemad moodustasid väikse osa toidu kaalust. Igas vanuses ümarmudilatele olid tähtsad vesitigude perekond *Hydrobia* ning hulkharjasussid, keda esindas tavaline harjasliimukas (*Nereis diversicolor*) (Skóra, Rzeznik 2001; Karlson, Almqvist 2007). Üldiselt purustab ümarmudil karpe enne neelamist, kuid on ka selliseid, mille kala suudab tervelt alla neelata- neist suurim oli söödava rannakarbi terve karp, sest see on 10-15 mm pikkune (Skóra, Rzeznik 2001). Rohkelt suudab ümarmudil tervelt neelata aga väga väikeseid balti lamekarpe, mis on enamasti 1 mm pikkused ega vaja purustamist; mõnel juhul leiti üheainsa kala kõhust 500 balti lamekarpi (Skóra, Rzeznik 2001).

Kalaindiviididel erineb saakobjekti tüüp sõltuvalt kehasuurusest ja elupaigatüübist (Skóra, Rzeznik 2001). Vanuselises võrdluses oli magude täitumus suurim viie ja enam aasta vanustel ümarmudilatele ning väikseim kaheaastastel kaladel (Strake *et al.* 2013). Kaheaastastel kaladel oli olulisimaks toidukomponendiks söödav rannakarp ning see ja ka kalavastsed muutusid menüüs vanusega üha vähemtähtsamaks (Strake *et al.* 2013). Balti lamekarbi tähtsus aga kasvas vanusega ja moodustas suurima osa viie ja enam aasta vanuste ümarmudilate toidust (Skóra, Rzeznik 2001; Strake *et al.* 2013). Zooplanktonist toituisid vaid väikseimad, kuni 7,9 cm pikkused ümarmudilad, kelle menüüs olid olulised ka kirpvähilised, balti lehtsarv ja hulkharjasussid (Skóra, Rzeznik 2001; Strake *et al.* 2013). Kooskõlas kala kehasuuruse kasvuga suurenes karpide tähtsus toidus (Strake *et al.* 2013). Keskmise kehasuurusega (13-15 cm) ümarmudilatele osutuisid olulisemateks

limusteks söödav rannakarp ja vesiteod ning suurtele (15-23.5 cm) kaladele balti lamekarp (Skóra, Rzeznik 2001; Strake *et al.* 2013). Suurimad kalad (16-18 cm) toitused rohkelt karpidest (söödav rannakarp; balti lamekarp; *Cardium*) ja *B. improvisus*. (Skora, Rzeznik 2001). Nende menüü oli üsna kesise valikuga, koosnedeski vaid karpidest ja vääneljalalistest (*Cirripedia*) (Skora, Rzeznik 2001). Pärast analüüsimist erineva kehasuurusega kalu samast elupaigast selgus, et vähkide ning hulkhajasusside tähtsus vähenes kehasuuruse suurenemisega (Skóra, Rzeznik 2001).

4.3 Suhted kohalike kalaliikidega

Võõrliigina tuli ümarmudilal kehtestada omale territoorium uues levilas, mistõttu tuli konkureerida kohalike liikidega. Sarnaselt Suure järvistuga võib jagada ümarmudila suhted teiste kaladega toidukonkurentsiks ja ruumikonkurentsiks.

Ruumikonkurents

Elupaiga pärast konkureerib ümarmudil Läänemeres eelkõige lestaga (*Platichthys flesus*) vahel (Kornis *et al.* 2012). Peamiselt on ümarmudil see, kes hõivab lesta elupaiga ning tõrjub viimase välja. Karlsoni jt uurimusest (2007) selgus, et ajal, mil ümarmudilaid leidis kõige rohkem, olid lestad tõrjutud sügavamasse vette (10 ja 13 m), kuid juulis, kui ümarmudilaid oli vähem, leidis lestasid igal sügavusel. Ümarmudilate vähene tabavus madalas vees (3m), näitab, et kudemine toimub veel madalamas vees, näiteks 1.5 m sügavusel kivisel pinnasel kalda ääres, kuid Gdanski lahes on kudemispaikade saadavaus limiteeritud ja see sunnib lesta sügavamale rändama (Sapota 2004). Samamoodi on negatiivses seoses ümarmudila ja ogaliku (*Gasterosteus aculeatus*) arvukus Läänemeres (Corkum *et al.*, 2004). On täheldatud ka konkurents teiste mudilatega *Gobiidae* (eriti *P. microps*, *P. minutus*, *G. niger*) ning emakalaga (*Zoarces viviparus*) (Corkum *et al.* 2004).

Toidukonkurents

Toidu nimel konkureerib ümarmudil jällegi lestaga. Lest toitub sarnaselt ümarmudilale põhjaelustikust ning kõige suurem kattuvus toidusaagi osas on pisemate lestadega ning igas klassis ümarmudilate vahel juulikuus (Karlson *et al.* 2007). Kõige suurem toitumine toimub liikidel vastupidistel aastaegadel, seega pole konkurents väga tugev, kuid ressursi vähenedes muutub see suuremaks ning on oht, et ümarmudila suur arvukus tõrjub lesta tema elupaigast välja (nagu eelnevalt öeldud, on üheks faktoriks ka elupaiga vähesus) (Karlson *et al.* 2007).

Ümarmudil on leidnud omale koha Läänemere toiduvõrgustikus ka saakloomana. Andmed 2003.-2006. aastast näitavad, et ümarmudil oli peamine toit tursale Gdanski lahes ning niisamuti oli ta väga oluliseks toidusaagiks ka ahvenale, kusjuures ümarmudila tähtsus toidus kasvas ahvena suuruse kasvuga. Võib arvata, et tursa ja ahvena tõttu jõuab karpide (kellest toitub ümarmudil) energia mööda toiduahelat pidi nüüd ka kiskjateni (Almqvist, Strandmark 2010). Lisaks kaladele on hakanud ümarmudilatest toituma ka röövlinnud, ümarmudila suur arvukus on viinud mõnede kalatoiduliste lindude populatsioonide kasvuni (Kornis *et al.* 2012). Hallhaigru (*Ardea cinerea*) pesade arv kahekordistus tänu

ümarmudilate rohkusele aastatel 1999- 2003, mil ümarmudil moodustas lausa 95% lindude toidukogusest (Kornis *et al.* 2012). Haigrud toituvad just madalas vees (20 kuni 30 cm sügavusel) ujuvatest ümarmudilatest (Skora, Rzeznik 2001). Sarnane on olukord kormoranidega (*Phalacrocorax carbo*), kelle arvukus Pucki lahes on tunduvalt kasvanud pärast ümarmudilate invasiooni Läänemerre (Skora, Rzeznik 2001). Kohati moodustab ümarmudil lausa 90% kaladest, keda kormoranid söövad (Skora, Rzeznik 2001), 1999. aastal tarbisid kormoranid umbes 900 tonni kala ning ümarmudilad olid eriliselt arvukas saak juunist augustini (Corkum *et al.* 2004). Seega on ümarmudil väga oluline toit sukelduvatele ja kahlavatele lindudele (Skora, Rzeznik 2001) ning on teada, et rohke kisklus suudab kontrollida ümarmudila arvukust (Kornis *et al.* 2012).

5. Arutelu

Ümarmudil on väga edukas invasiivne võõrliik. Antud tööst selgus, et liigi toitumine on nii selle loodulikus kodupaigas Ponto-Kaspia vesikonnas kui ka uutes elupaikades Suures järvistus ja Läänemeres üsna sarnane. Ümarmudil toitub igal pool peamiselt limustest ning vähemal määral erinevatest selgrootutest. Kala poolt eelistatuid limus rändkarp on samamoodi levinud oma päritolupaigast Ponto-Kaspia vesikonnast nii Euroopa jõgedesse kui ka üle Atlandi ookeani Suurde järvistusse, pakkudes ümarmudilale rohkelt toitu, sest rändkarp ei ole kohalike kalade eelistatud toiduobjekt. Üsna samal perioodil, mil algas ümarmudila invasioon Läänemeres, täheldati ka karpide arvukuse tõusu, mistõttu ei saa märkimata jätta, et just see võis olla ümarmudila edu (kiire levik, arvukuse tõus) aluseks (Sapota 2004). See annab ümarmudilale tohutu eelise, sest kui mõned toidukomponendid peaks liigtarbimise või keskkonnamuutuste tõttu välja surema, saab ümarmudil ikka piisavalt energiat rändkarpidest. Võrdlus ümarmudila toitumisest tabelis 1. Tabelis toodud andmetest saab näha juba eelnevalt mainitud sarnasust saakobjektide rühmade vahel ning järeldada, et ümarmudila toitumine on Läänemeres palju liigivaesem kui Suures järvistus või Ponto-Kaspia vetes. Siiski võib peituda tegelik põhjus selles, et ümarmudila toitumine on Läänemeres liiga vähe uuritud ning vajab edasist uurimistööd, näiteks pole tõenäoline, et ümarmudil ei söö ühtegi veeputukat või sööb niivõrd vähe vähilaadseid. Liigi toitumisökoloogia muutub suure tõenäosusega levilat laiendades ning seega oleks uued uuringud väga asjakohased.

Rändkarpidest toitumine ja lai toiduspekter pole aga ainsana ümarmudila edu saladuseks. Liik on oma päritolupaiga ajalooliste muutumiste tõttu kujunenud oportunistlikuks ning uutele elutingimustele vastuvõtlikuks (Brown, Stepien 2008). Kalad kaitsevad väga agressiivselt oma territooriumi ning nad on suhteliselt suured bentostoidulised põhjaeluviisiga kalad. Kudemine toimub neil mitmeid kordi pesitsusperioodi vältel ning isased kaitsevad oma pesi. Ümarmudila põlvkonnad on pärast invasiooni lühenenud, väikesed mudilad saavad kiiremini suguküpseks ning see teeb liigist samuti hea uute elupaikade koloniseerija (Corkum et al. 2004). Lisaks on ümarmudilad veel ka eurühaliinsed, nad levivad väga edukalt nii magevees kui ka kuni 37% soolsusega Aasovi mere vees, kus nad püsisid kuni 1980. aastateni (Balážová-Lávrinčíková, Kováč 2007). Kirjeldatud omadused võimaldavad olla ümarmudilal edukas toidu- ja ruumikonkurents ning uute alade koloniseerimisel.

Tabel 1. Ümarmudila toitumine võrdlevalt Ponto-Kaspia vesikonnas, Suures järvistus ja Läänemeres.

Rühm	Ponto-Kaspia vesikond	Suur järvistu	Läänemeri
Limused	Munajas ebapiparkarp Lamarcki südakarp <i>Mytilaster lineatus</i> <i>Hydrobia salinasii</i> Ümarakeermene vesitigu Korvkarplased Rändkarp Herneskarpp Järvekarp Harilik punntigu Doonau vesiking	Rändkarp <i>D. rostriformis bugensis</i> Samblatigu Lametigu <i>Physella</i> <i>Stagnicola</i> Keraskarplased	Söödav rannakarp Balti lamekarp Vesiteod <i>B. improvisus</i>
Kakandilised	Keraskakand Balti lehtsarv Tavaline vesikakand		Balti lehtsarv
Vähilaadsed	Rändkrabi <i>Leander</i> sp. <i>Palaemon</i> sp. Tõruvähk Elegantne krevett Harilik rändkrabi <i>Marinogammarus olivii</i> <i>Mesomysis kowalewskii</i> Kirpvähilised	Karpvähilised <i>Hirudinea</i> Lestilised Vesikirbud Silesaba-händur Relikt-kuulmiksaba Kuulmiksaba	Kirpvähilised
Putukad	Surusääsklaste vastsed Kahetiivalised Kevikulised	Surusääsklased <i>Hydropsychidae</i> vastsed Kivipäeviklaste neidised	
Rõngussid	Tavaline harjasliimukas		Tavaline harjasliimukas
Kalad	Boyeri ateriin Euroopa anšoovis Tülgas Mudilad Kalamari ja vastsed	Forellahvena vastsed Erinevad kalavastsed	Erinevad kalavastsed

Ümarmudilate mõju kohalikele kooslustele on märkimisväärne. Kuna liik on laiendanud oma levilat lühikese ajaga väga palju, siis tekib mõjutatavaid liike järjest juurde. Ümarmudil sööb teiste kalade marja, maime ning endast väiksemaid kalu. Mudilad tõrjuvad oma kodukohast välja võldaseid Suures järvistus (Dubs, Corkum 1996) ja lesta Läänemeres (Kornis *et al.* 2012). Enamasti on ümarmudilad konkurentsist teistest kaladest edukamad oma pesade kaitsmise, agressiivsuse ja portsjonilise kudemise tõttu. Samas on mitmed kiskjad hakanud ka ümarmudilast toituma ning sellega on invasiivne võõrliik

toiduvõrgustikku sisse lülitunud. Läänemeres on ümarmudila peamiseks vaenlaseks kormoranid ja Suures järvistus teised kalaliigid, kes söövad ümarmudila noorjärke (Kornis *et al.* 2012). Nagu on eelnevalt toimunud paljude sissetungijatega, võib ka ümarmudila arvukus saavutada oma tipu ning seejärel millalgi stabiliseeruda (Steinhart *et al.* 2004 (1)). Kuna ümarmudilad sobivad toidusaagiks, siis on näiteks kormoranid hakanud neist toituma, misjärel hakkas kiskja puudumise tõttu emakala ja kilu arvukus kiirelt kasvama; see omakorda põhjustas aga zooplanktoni vähenemise ja vetikate biomassi tõusu (Bzoma, Stempniewicz 2001). Ümarmudilad söövad rändkarpe ning nende energia jõuab ka röövkaladeni, kes toituvad ümarmudilast, põhjustades kaudselt röövkalade arvukuse tõusu (Charlebois *et al.* 1997). Ümarmudil võib oma toitumisega tuua põhjast üles saasteaineid, mis on tarbitud põhjaselgrootute poolt (Corkum *et al.* 2004). Ümarmudilat söövad röövkalad, keda püüavad harrastuskalamehed ning seeläbi jõuavad need saasteained ka inimesteni (Charlebois *et al.* 1997; Corkum *et al.* 2004). Seega, ümarmudil on oma arvukuse, kiire leviku, saasteainete liigutamise, teiste liikide negatiivse mõjutamise ja toiduahelate muutmisega globaalselt nii majanduslikult kui ka ökoloogiliselt tähelepanuväärne liik.

Näiteks Doonaus esinevad ümarmudilal sarnased parasiidid nagu nende looduslikus kodupaigas Ponto-Kaspia vesikonnas ning liigile ainuomaseid parasiite pole üldse täheldatud (Balážová-L'avrinčíková, Kováč 2007). Siiski võivad ümarmudilad olla raske botulismihaiguse edasikandjateks, kuna Corkum jt. (2004) uuringus märgati, et botulismi haigestunud linnud olid söönud rohkem ümarmudilaid kui terved liigikaaslased (Corkum *et al.* 2004).

Läänemerre saabusid ümarmudilad 1990. aastate alguses ning pärast mitut katset suutsid mõned populatsioonid seal püsima jääda (Skóra, Stolarski 1993). Edaspidine levik toimus kiirelt ja arvukus kasvas. Läänemeres sarnaneb ümarmudila toitumine lesta, teiste mudilate ja emakalaga, millest märkimisväärne on siiski konkurents lestaga. Agressiivse koloniseerijana võib ümarmudil lesta tema elupaigast välja tõrjuda ning ressursi vähenedes saakobjektide kättesaadavust lestale vähendada. Ümarmudilad on jõudnud Läänemeres juba kaugele levida (Soome laheni) ning konkurentsi peaaegu et puudumine ja tolerantsus temperatuurile panevad arvama, et liik jõuab levida ka Läänemere põhjapoolseimasse osasse ning Atlandi ookeani suunal läände. Kuigi arvatakse, et invasiivsete liikide edu kaob kohe, kui mõni oluline keskkonnatingimus muutub, siis tõenäoliselt tõuseb

ümarmudilate arvukus Läänemeres aastate jooksul. Sellele viitab ümarmudila asurkonna käekäik Suures järvis, mis on Läänemerega suhteliselt sarnane ökosüsteem.

Ümarmudila näitel saab rääkida invasiivsete võõrliikide mõjust üldiselt ning see liik tõestab, miks tuleks paremini kontrollida võõraste liikide uutele aladele introductseerimist. Nii nagu ümarmudil, hakkavad ka teised (hiljem invasiivseks muutunud) võõrliigid kiiremini paljunema ja levilat laiendama, tõrjuvad välja looduslikult kohalikke liike, kellest on tulnukliik agressiivsem, suurem või tugevam, põhjustades seeläbi kahju ka inimesele. Näiteks väheneb oluliste püügikalade, metsloomade, taimede jt arvukus või sureb mõni liik üldse välja. Nagu selgus ümarmudila näitel, siis võivad võõrliigid muuta liike toiduahelas ja tuua sinna saasteaineid, mis jõuavad viimaste lülideni (nt inimene). Võõrliik võib seeläbi põhjustada haigusi või mürgistusi, mille päritolu ei pruugi ilma antud võõrliigi toitumisökoloogiat tundmata teadagi. Kuna transport ja reisimine intensiivistuvad kindlasti tulevikus veelgi, siis on põhjust arvata, et invasiivseid võõrliike tekib üha enam juurde. Oluline on aga neid uurida, et võimalike vahenditega piirata liigi edukust ja mõista, kuhu võib levila laieneda, et seda võimalusel ära hoida.

6. Kokkuvõte

Antud töö esimene eesmärk oli võrrelda ümarmudila toitumist tema loodusliku kodupaiga ja Suure järvistu ning Läänemere vahel. Ümarmudil toitub väga paljudest liikidest ning suudab oma menüüd korrigeerida vastavalt saagi kättesaadavusele. Selgus, et liigi isendite toitumine on sarnane nii looduslikus kodupaigas Ponto-Kaspia vesikonnas kui ka Suures järvistus ja Läänemeres, kus ümarmudil sööb peamiselt limuseid. Ponto-Kaspia vesikonnas on nendeks limusteks jõgedes suuresti rändkarbid ning järvedes ebapiparkarp ja Lamarcki südakarp. Nooremad ümarmudilad toituvad enne limustele üleminekut aerjalalistest, zooplanktonist ja vähilaadsetest. Suures järvistus on eelistatumateks limusteks rändkarplased rändkarp ning *D. rostriformis bugensis*, vähilised (näiteks kuulmiksaba), zooplankton ja veeputukad. Ümarmudila noorjärgud eelistasid enim just zooplanktonit ja vähilisi. Läänemeres on ümarmudilate eelistatuimaks limuseks enim söödav rannakarp ning ka balti lamekarp, lisaks oli oluline komponent ka balti lehtsarv. Väikesed ümarmudilad söövad kõige rohkem hulkharjasusse, kirpvähilisi ja samuti balti lehtsarvi. Täpne võrdlustabel on arutelu osas (tabel 1).

Ümarmudil on levinud kõigis viies Suure järvistu järves ning ka mitmes vesikonna jões. Enam kui 20 aasta jooksul on levila mitmekordselt suurenenud ja isendite arvukus tohutult kasvanud. Läänemerre jõudis liik 1990. aastate alguses ning sellest alates on toimunud samamoodi levila laienemine, kuid ümarmudilad pole seal veel nii suure mõjuga nagu Suures järvistus. Isendeid on leitud nii Eestist, Lätist, Leedust, Poolast, kui ka põhja poolt Soomest ja Rootsist. Oma looduslikus kodupaigas Ponto-Kaspia vesikonnas hõivab ümarmudil samuti uusi alasid, sest liik on levinud Euroopa ja Venemaa jõgedesse. Töö teine eesmärk oli selgitada välja, kas mitmekülgne toitumine on ümarmudila edu saladuseks. Ümarmudilate poolt enim püütud saakobjekt rändkarplased olid jõudnud levida ka liigi uutesse elupaikadesse Suurde järvistusse ja Läänemerre. Lisaks, Suures järvistus on rändkarbid ümarmudilale sisuliselt piiramatult toiduallikas, kuna kohalikud kalaliigid ei ole rändkarpidest toituma asunud ja viimane on seetõttu erakordselt arvukas. “Lõppematu” toiduressursina on rändkarbid ümarmudilale eeliseks arvukuse tõstmisel. Seetõttu arvan, et toitumistüüp ongi ümarmudila eduka invasiooni suurimaks aluseks, kuid sellegi poolest on ka agressiivne käitumine, portsjonkudemine ja pesade kaitsmine väga olulised omadused teiste kalaliikide edestamisel.

Seepärast tekitab ümarmudila invasioon kohalikele liikidele rohkem kahju kui kasu. Sarnase elupaiga või toidutüübi pärast peavad kalad omavahel konkureerima ning ümarmudil võidab oma agressiivsuse ja arvukuse (kudemine mitu korda aastas) tõttu. Kui üldiselt on ümarmudil rannikulähedase madala vee kala, siis nüüdseks on liik laiendanud oma levila ka sügavamasse vette ning ohustab seetõttu ka sealseid liike. Suures järvistus kannatavad ümarmudila sissetungi tõttu enim võldased, ahvenad ja sebrakalad. Läänemeres on aga enim ohustatud lest.

Läänemeres levib ümarmudil jõudsalt edasi. Samas on lülitunud ümarmudil ka kohalikku toiduahelasse ning võib olla kohalikele kiskjatele vägagi oluline toiduobjekt ning seega võib eeldada, et ka looduslikud tegurid võivad hakata ümarmudila levikut Läänemeres piirama. Ometigi viitavad aga tulemused Suurest järvistust, mis on Läänemerele väga sarnane ökosüsteem, et lähimal ajal on meil Läänemeres põhjust oodata pigem ümarmudila levila laienemist ning arvukuse kasvu.

7. Summary

Feeding ecology of an invasive species round goby (*Neogobius melanostomus*) in different regions of its expansive area of distribution

The first aim of this paper was to compare the diet of round goby in its native region with the Great Lakes and the Baltic Sea. Round goby has a very wide-ranging diet and it is able to change its feeding according to prey availability. It became evident that the diet of round goby is quite alike in Ponto-Caspian region, the Great Lakes and the Baltic Sea- in all of these the fish mainly eats molluscs. These were mostly *Abra ovata* and *Cerastoderma lamarckii* in Ponto-Caspian region. Young round gobies feed before switching to molluscs on copepods, zooplankton, and crustaceans. In the Great Lakes the most preferred molluscs are zebra mussel and Quagga mussel, but also Mysis, zooplankton and water insects are important. Molluscs like bay mussel and Baltic macoma and next to them crustacean *Idotea baltica* are the most important food items in the Baltic Sea. Young round gobies tend to eat polychaetes, amphipods and also *Idotea baltica* the most. Precise comparison is visible in discussion chapter (Table 1).

The round goby is widespread in all of the Laurentian Great Lakes and in many rivers and tributaries, too. With more than 20 years its range has widened multiple times and its abundance has increased. The species was introduced into the Baltic Sea during the beginning of the 1990s and since then the area of distribution has expanded, but gobies do not have as great impact as they have in the Great Lakes. Species have been found from Estonia, Latvia, Lithuania, Poland and also from northern areas like Finland and Sweden. Round goby is also invading new areas in its native region, because species have been found from European and Russian waters. The second aim of this paper was to find out if round goby's varied diet is the reason for its success. The fishes common food molluscs had already spread into Great Lakes and the Baltic Sea when round goby arrived. Besides, in the Great Lakes there are quite unlimited food resource, because any other fish don't prefer them that much but it is very abundant. Preying on zebra mussels is an advantage for round goby to increase its abundance. This is the reason why I believe that round goby's diet is the key of its success, but nevertheless, its aggressive behaviour, spawning multiple times a year and protecting their nests are also very important factors in outcompeting other species.

This is why the invasion of round goby causes more damage than benefits. Fishes with similar habitat or diet have to compete and round goby tends to be better because of its aggressive behaviour and abundance (spawning multiple times a year). If round goby is normally a fish with near shore and shallow habitat, then now it has expanded to deeper areas also and threatens species with deeper water habitat, too. In the Great Lakes, the cottids, perch and common logperch are the ones that have suffered the most after the invasion of round goby. In the Baltic Sea, flounder is most threatened.

In the Baltic Sea the round goby is successfully extending its area of distribution. Though, the round goby has switched itself into local food chain and could be an important prey for predators and we can assume that natural factors are going to restrict the expansion of round goby in the Baltic Sea. Results from the Great Lakes, which is a similar ecosystem to the Baltic Sea reveal that we should rather expect expansion of the area of distribution and abundance growth of the round goby.

8. Tänuavaldused

Täna väga oma juhendajaid Aare Verliini ja Lauri Saksi, kes olid töö valmimisel suureks abiks.

9. Kasutatud kirjandus

- Almqvist, G., Strandmark, A. K., Appelberg, M. 2010. Has the invasive round goby caused new links in Baltic food webs? *Environmental Biology of Fishes*, 89:79–93 (2010)
- Bergstrom, M. A., Evrard, L. M., Mensinger, A. F. 2008. Distribution, Abundance, and Range of the Round Goby, *Apollina melanostoma*, in the Duluth-Superior Harbor and St. Louis River Estuary, 1998–2004. *Journal of Great Lakes Research*, 34: 535–543 (2008)
- Bergstrom, M. A., Mensinger, A. F. 2009. Interspecific Resource Competition between the Invasive Round Goby and Three Native Species: Logperch, Slimy Sculpin, and Spoonhead Sculpin. *Transactions of the American Fisheries Society*, 138: 1009-1017 (2009)
- Bij de Vaate, A., Jazdzewski, K., Ketelaars, H. A. M., Gollasch, S., Van der Velde, G. 2002. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59: 1159–1174 (2002)
- Björklund, M., Almqvist, G. 2010. Rapid spatial genetic differentiation in an invasive species, the round goby, *Neogobius melanostomus* in the Baltic Sea. *Biological Invasions*, 12: 2690- 2618 (2010)
- Brandner, J., Auerswald, K., Cerwenka, A. F., Schliewen, U. K., Geist, J. 2013. Comparative feeding ecology of invasive Ponto-Caspian gobies. *Hydrobiologia*, 703: 113–131 (2013)
- Brown, Joshua E., Stepien Carol A. 2008. Ancient divisions, recent expansions: phylogeography and population genetics of the round goby *Apollonia melanostoma*. *Molecular Ecology*, 17: 2598–2615 (2008)
- Bzoma, S., Stempniewicz, L. 2001. Great cormorants (*Phalacrocorax carbo*) diet in the Gulf of Gdansk in 1998 and 1999. *Third International Symposium on Functioning of Coastal Ecosystems in Various Geographical Regions*, June 19–22, 2001, Institute of Oceanography, University of Gdansk (2001)
- Carman, S. M., Janssen, J., Jude, D. J., Berg, M. B. 2006. Diel interactions between prey behaviour and feeding in an invasive fish, the round goby, in a North American river. *Freshwater Biology*, 51: 742–755 (2006)
- Charlebois, P.M., Marsden, J.E., Goettel, R.G., Wolfe, R.K., Jude, D.J., Rudnicka, S. 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*, 20: 76 (1997)
- Clapp, D. F., Schneeberger, P. J., Jude, D. J., Madison, G., Pistis, G. 2001. Monitoring Round Goby (*Neogobius melanostomus*) Population Expansion in Eastern and Northern Lake Michigan. *Journal of Great Lakes Research*, 27: 335–341 (2001)

- Copp, G. H., Kováč, V., Zweimüller, I., Dias, A., Nascimento, M., Balážová, M. 2008. Preliminary study of dietary interactions between invading Ponto-Caspian gobies and some native fish species in the River Danube near Bratislava (Slovakia). *Aquatic Invasions*, 3: 193-200 (2008)
- Corkum, L. D., Sapota, M. R., Skora, K. E. 2004. The round goby, *Neogobius melanostomus*, a fish invader on both sides of the Atlantic Ocean. *Biological Invasions*, 6: 173–181 (2004)
- Crossman, E.J., E. Holm, R. Cholmondeley, and K. Tuininga. 1992. First record for Canada of the Rudd, *Scardinius erythrophthalmus*, and notes on the introduced Round Goby, *Neogobius melanostomus*. *Canadian Field-Naturalist*, 106: 206-209 (1992)
- Dubs, D. O. L., Corkum, L. D. 1996. Behavioral Interactions Between Round Gobies (*Neogobius melanostomus*) and Mottled Sculpins (*Cottus bairdi*). *Journal of Great Lakes Research*, 22: 838-844 (1996)
- Duncan, J. M., Marschner, C. A., González, M. J. 2010. Diet partitioning, habitat preferences and behavioral interactions between juvenile yellow perch and round goby in nearshore areas of Lake Erie. *Journal of Great Lakes Research*, 37: 101–110 (2011)
- Erős, T., Sevcsik, A. Tóth, B. 2005. Abundance and night-time habitat use patterns of Ponto-Caspian gobiid species (Pisces, Gobiidae) in the littoral zone of the River Danube, Hungary. *Journal of Applied Ichthyology*, 21: 350–357 (2005)
- Grabowska, J., Grabowski, M. 2005. Diel-feeding activity in early summer of racer goby *Neogobius gymnotrachelus* (Gobiidae): a new invader in the Baltic basin. *Journal of Applied Ichthyology*, 21: 282–286 (2005)
- Hayes, K. R., Barry, S. C. 2008. Are there any consistent predictors of invasion success? *Biological Invasions*, 10: 483–506 (2008)
- Irons, K. S., McClelland, M. A., Pegg, M. A. 2006. Expansion of Round Goby in the Illinois Waterway. *The American Midland Naturalist*, 156: 198-200 (2006)
- Janssen, J., Jude, 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 (2001)
- Johnson, T. B., Allen, M., Corkum, L. D., Lee, V. A. 2005. Comparison of Methods Needed to Estimate Population Size of Round Gobies (*Neogobius melanostomus*) in Western Lake Erie. *Journal of Great Lakes Research*, 31: 78–86 (2005)
- Johnson, T. B., Bunnell, D. B., Knight, C. T. 2005(1). A Potential New Energy Pathway in Central Lake Erie: the Round Goby Connection. *Journal of Great Lakes Research*, 31: 238–251 (2005)

- Jones, P. C., King, R. B., Stanford, K. M., Lawson, T. D., Thomas, M. 2009. Frequent Consumption and Rapid Digestion of Prey by the Lake Erie Watersnake with Implications for an Invasive Prey Species. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists*, 10.1643/CH-08-119 (2009)
- Jude, D. J., Reider, R. H., Smith, G. R. 1992. Establishment of Gobiidae in the Great Lakes basin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49: 416-421 (1992)
- Jude, D. J., Janssen, J., Crawford, G. 1995. Ecology, distribution, and impact of the newly introduced round and tubenose gobies on the biota of the St. Clair and Detroit Rivers. *The Lake Huron ecosystem: ecology, fisheries and management*, 447-460 (1995)
- Jurajda, P., Cerny, J., Polačik, M., Valova, Z., Janač, M., Blažek, R., Ondračková, M. 2005. The recent distribution and abundance of non-native *Neogobius* fishes in the Slovak section of the River Danube. *Journal of Applied Ichthyology*, 21: 319–323 (2005)
- Kangur, M., Kotta, J., Kukk, T., Kull, T., Lilleleht, V., Luig, J., Ojaveer, H., Paaver, T., Vetemaa, M. 2005. Invasiivsed võõrliigid Eestis. Keskkonnaministeerium, Tallinn (2005)
- Karlson, A. M. L., Almquist, G., Skóra, K. E., and 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 (2007)
- Kipp, R., Hébert, I., Lacharité, M., Ricciardi, A. 2012. Impacts of predation by the Eurasian round goby (*Neogobius melanostomus*) on molluscs in the upper St. Lawrence River. *Journal of Great Lakes Research*, 38: 78–89 (2012)
- Kornis, M. S., Mercado-Silva, N., Zander, M. J. V. 2012. Twenty years of invasion: a review of round goby *Neogobius melanostomus* biology, spread and ecological implications. *Journal of Fish Biology*, 80: 235–285 (2012)
- Kornis, M. S., Zanden, M. J. V. 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 (2010)
- Kovtun, I.F., Nekrasova, M.Ya. & Revina, N.I. 1974. On the diet of round goby (*Neogobius melanostomus*) and utilization of food supply in the Azov Sea (In Russian with English summary). *Russian Journal of Zoology*, 53: 728-736 (1974)
- Kovtun, I.F. 1977. On the fecundity of the round goby *Gobius melanostomus* Pallas in the Sea of Azov (In Russian). *Journal of Ichthyology*, 17: 642-649 (1977)
- Kovtun, I.F. 1979. The significance of sex ratio in the spawning population of round goby, *Neogobius melanostomus* Pallas, for the reproduction of generations in the Sea of Azov (In Russian). *Journal of Ichthyology*, 19: 176-178 (1979)
- Kudrenko, S., Kvach, Y. 2005. Diet composition of two gobiid species in the Khadzhibey Estuary (North-Western Black Sea, Ukraine) (2005)

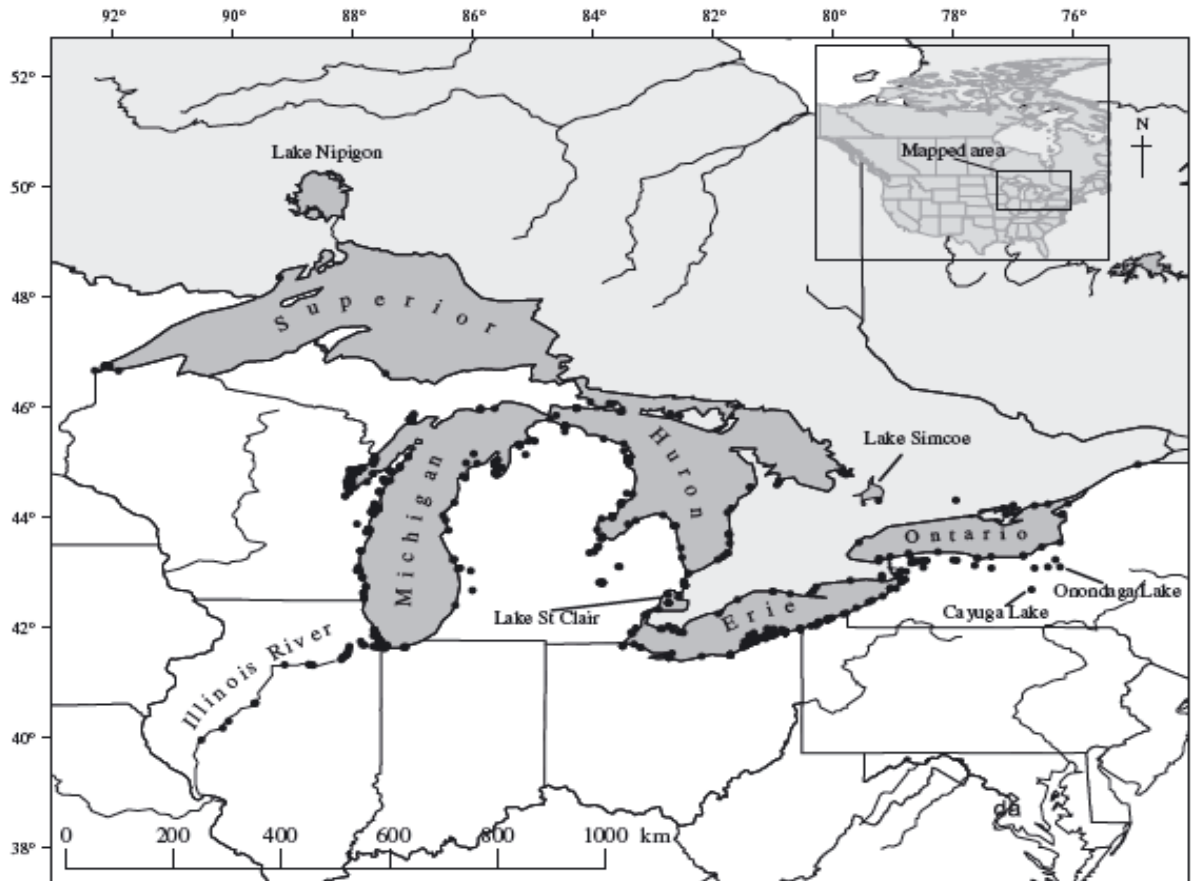
- Lauer, T. E., Allen, P. J., McComish, T. S. 2004. Changes in Mottled Sculpin and Johnny Darter Trawl Catches after the Appearance of round Gobies in the Indiana Waters of Lake Michigan. *Transactions of the American Fisheries Society*, 133: 185-189 (2004)
- Lávrinčíková, M., Kováč, V. 2007. Short communication. Invasive round goby *Neogobius melanostomus* from the Danube mature at small size. *Journal of Applied Ichthyology*, 23: 276–278 (2007)
- MacInnis, A. J., Corkum, L. D. 2000. Age and Growth of Round Goby *Neogobius melanostomus* in the Upper Detroit River. *Transactions of the American Fisheries Society* 129: 852-858 (2000)
- Milovanov, A.I. 2013. Biological characteristics of the round gobies *Neogobius melanostomus* Pallas (Gobiidae, Perciformes) of the Kerch Strait and adjacent coastal waters of the Black Sea (In Russian with English summary). *Trudy JUGNIRO*, 51: 36-39 (2013)
- Nekrasova, M. Y., Kovtun, I. F. 1976. Annual abundance fluctuations of round goby in relation to natural variations of food supply in the Sea of Azov (In Russian). *Journal of Ichthyology*, 16: 372-376 (1976)
- Ojaveer, H. 2006. The round goby *Neogobius melanostomus* is colonising the NE Baltic Sea. *Aquatic Invasions*, 1: 44-45 (2006)
- Pennuto, C. M., Howell, E.T., 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: 154–160 (2012)
- Phillips, E. C., Washek, M. E., Hertel, A. W., Niebel, B. M. 2003. The Round Goby (*Neogobius melanostomus*) in Pennsylvania Tributary Streams of Lake Erie. *Journal of Great Lakes Research*, 29: 34–40 (2003)
- Ray, W. J., Corkum, L. D. 1997. Predation of zebra mussels by round gobies, *Neogobius melanostomus*. *Environmental Biology of Fishes*, 50: 267–273 (1997)
- Ricciardi, A., Rasmussen, J.B. 1998. Predicting the identity and impact of future biological invaders: a priority for aquatic resource management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55: 1759-1765 (1998)
- Sapota M.R. 2004. Round goby (*Neogobius melanostomus*) fishy invader in the Gulf of Gdańsk - a new case of general species introduction into the Baltic. *Hydrobiologia*, 514: 219-224
- Sapota, M.R. 2012. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Neogobius melanostomus* (2012)

- Schaeffer, J. S., Bowen, A., Thomas, M., French III, J. R. P., Curtis, G. L. 2005. Invasion History, Proliferation, and Offshore Diet of the Round Goby *Neogobius melanostomus* in Western Lake Huron, USA. *Journal of Great Lakes Research*, 31: 414–425 (2005)
- Shatunovskii, M.I., Ognev, E.N., Sokolov, L.I. & Tsepkin, E.A. 1988. *Ryby Podmoskovya* (In Russian). Moskva: Nauka, 143 pp (1988)
- Simonovic, P., Paunovic, M., Popovic, S. 2001. Morphology, Feeding, and Reproduction of the Round Goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas), in the Danube River Basin, Yugoslavia. *Journal of Great Lakes Research*, 27: 281–289 (2001)
- Skóra, K. E., Stolarski, J. 1993. New fish species in the Gulf of Gdansk, *Neogobius* sp (*Neogobius melanostomus* (Pallas 1811)). *Bulletin of the Sea Fisheries Institute* 1, 128: 83-84 (1993)
- Skóra, K. E., 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*, 27:290–299 (2001)
- Smirnov, A. I. 1986. Okuneobraznye (byčkovidnye), skorpenoobraznye, kambaloobraznye, prisoskoperoobraznye, udil'shčikoobraznye. *Fauna Ukrainy: Ryby*, Tom 8 (5). Kiev, Naukova Dumka, 320 pp (1986)
- Steingraeber, M., Runstrom, A., Thiel, P. 1996. Round Goby (*Neogobius melanostomus*) Distribution in the Illinois Waterway System of Metropolitan Chicago. U.S. Fish and Wildlife Service (1996)
- Steinhart, G. B., Marschall, E. A., Stein, R. A. 2004. Round Goby Predation on Smallmouth Bass Offspring in Nests during Simulated Catch-and-Release Angling. *Transactions of the American Fisheries Society*, 133: 121-131 (2004)
- Steinhart, G. B., Stein, R. A., Marschall, E. A. 2004(1). High Growth Rate of Young-of-the-year Smallmouth Bass in Lake Erie: a Result of the Round Goby Invasion? *Journal of Great Lakes Research*, 30: 381–389 (2004)
- Strake S., Perkons V., Yermakov V., Minde A., Kazmers I., Kruze E., Romanovich S., Medne R., Zagars M., Ojaveer H., Kotta I., Jaanus A., Põllumäe A. 2013. Non-indigenous species field study report (2013)
- Stráňai, I., Andreji, J. 2004. The first report of round goby, *Neogobius melanostomus* (Pisces, Gobiidae) in the waters of Slovakia. *Folia Zoologica*, 53: 335–338 (2004)
- Svetovidov, A. N. 1964. *The fishes of the Black Sea*. Moscow: Nauka, 550 pp (1964)
- Walsh, M. G., Dittman, D. E., O’Gorman, R. 2007. Occurrence and Food Habits of the Round Goby in the Profundal Zone of Southwestern Lake Ontario. *Journal of Great Lakes Research*, 33: 83–92 (2007)
- Waples, J. T. 2008. *The Laurentian Great Lakes*. North American Continental Margins (Great Lakes Environmental Research Laboratory): 73–81 (2008)

10. Lisad



Lisa 1. Ümarmudila levik Ponto-Kaspia vesikonnas ja Euroopas (Kornis *et al.* 2012)



Lisa 2. Ümarmudila levik Suures järvistus (Kornis *et al.* 2012)

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina,

Anette Suviste,

(autori nimi)

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

**Invasiivse võõrliigi ümarmudila (*Neogobius melanostomus*) toitumisökoloogia
laieneva levila erinevates piirkondades**

(lõputöö pealkiri)

mille juhendajad on

Aare Verliin, Lauri Saks,

(juhendaja nimi)

- 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
 - 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
 3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **22.05.2014**