

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

Camilla Kastein

INVASIIVSE VÕÕRLIIGI MUDAKRABI (*Rhithropanopeus harrisii*)

LEVIK JA ÖKOLOOGIA

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Velda Lauringson

TARTU 2014

## Sisukord

Sissejuhatus .....	3
Mudakrabi anatoomia ja füsioloogia.....	4
Paljunemine .....	7
Mudakrabi kui toiduvõrgustiku osa.....	12
Mudakrabi levila ja levikumehhanismid .....	14
Levila ja levikumehhanismid Ameerika rannikul .....	16
Levila ja levikumehhanismid Euroopasse ja Euroopas .....	19
Mudakrabi elupaigaeelistused .....	23
Sobivale elupaigale iseloomulikud struktuurid .....	23
Soolsus elupaiga mõjutajana .....	23
Muud tegurid elupaiga mõjutajana .....	24
Majanduslik ja ökoloogiline mõju.....	24
Arutelu.....	25
Kokkuvõte .....	27
Summary .....	29
Tänuavaldused.....	30
Kasutatud kirjandus.....	31

## Sissejuhatus

Tänapäeva üha globaliseeruv maailmas globaliseeruvad ka liigid. Seda soodustab levinud transport ja kaubandus, inimeste suur mobiilsus ja asustustihedus (Mack et al. 2000). Globaliseeruvatest liikidest saavad invasiivsed liigid, kui nad tungivad sisse ja levivad aladele, mis on varem nende poolt asustamata ja jäävad sinna elama. Invasiivne liik on liik, kes võib ohustada ökosüsteeme või liike, tekitades majanduslikku või keskkonnakahju. Uued liigid toovad kaasa ökosüsteemide muutusi, mõjutavad piirkonnas elavaid liike, toovad kaasa omakorda parasiite, haiguseid või muid kaasreisijaid, võivad tuua inimesele nii majanduslikku kahju kui ka kasu. Igal juhul on invasiivsed liigid uudseks funktsiooniks ning vajavad tundmaõppimist ja tähelepanu, et osata nendega toime tulla (Bax et al. 2003).

Invasiivsed liigid on edukad just noortes meredes. Läänemeri on noor ja liigivaene veekogu. Seepärast on Läänemeres palju invasiivseid liike ja nende sissetung on hoogustunud just viimasel ajal, kuna hoogustunud on laevatransport (Internet 5). Läänemeres puudusid seni krabid ja teised sarnase toiduvalikuga selgrootud kiskjad. Uued liigid, kes hiljuti on jõudnud Eesti vetesse, on näiteks krabi *Rhitropanopeus harrisi*, ümarmudil *Neogobius melanostomus* (Internet 7), vesikirp *Cercopagis pengoi* (Internet 6). Siit tulenebki küsimus, kuidas need liigid võivad mõjutada Läänemere ökosüsteemi, millist mõju endaga kaasa tuua ja kuidas näeb välja tulevik kooselus invasiivsete liikidega. Nendele küsimustele vastuste andmiseks on vaja aga teada võõrliikidest lähemalt.

Käesoleva töö eesmärk on vaadelda krabi *Rhitropanopeus harrisi* levikut ja ökoloogiat. *Rhitropanopeus harrisi*'l eesti keeles kinnitatud liiginime pole. Raamatus „Elu Läänemeres,“ mis on ilmunud aastal 1963, nimetab A. Järvekülge teda tavaliseks rändkrabiks ja see on eesti keeles liigi esmane mainimine. Hetkel kasutatakse rohkem inglise keelest tõlgitud nime „mudakrabi“ või „Harrise mudakrabi“, nii ka käesolevas töös. Töös vaadeldakse mudakrabi ökoloogiat, avaldatavat mõju ja levikut ning levikumehhanisme, et tutvuda selle uue liigiga, kõrvutada mujalt saadud teadmisi Eesti oludega, osata hinnata potentsiaalset ohtu ja mõju, mida mudakrabi kaasa tuua võib.

## Mudakrabi anatoomia ja füsioloogia

Mudakrabi kuulub loomade (*Animalia*) riiki, lüljalgsete (*Arthropoda*) hõimkonda, vähkide (*Crustacea*) klassi, kõrgemate vähkide (*Malacostraca*) alamklassi, kümnejalaliste (*Decapoda*) seltsi, krabiliste (*Brachyura*) infraseltsi, *Panopeidae* sugukonda, *Rhithropanopeus* perekonda (Internet 2). s

Kõigil kümnejalalistel on kolm eesmist rindmikusegmenti peaga kokku kasvanud ning nimetatud segmentide jäsemed on moondunud lõugjalgadeks. Viimased osalevad toiduosakeste haaramises ja nende edasitoimetamises suuava juurde. Viis tagumist, vabadele rindmikusegmentidele kinnituvat rindmikujalgade paari talitlevad liikumiselunditena. Nende viie paari käimisjalgade järgi ongi selts saanud oma nimetuse. Tihti on mõned neist jalgadest varustatud sõrgadega, harvem ebasõrgadega. Rindmikujalad painutavad ja sirutuvad järjestikuliselt, kusjuures sama jalapaari parem ja vasak jalg ei astu kunagi üheaegselt. Krabilistel (*Brachyura*) on sõrad ainult käimisjalgade esimesel paaril. Parema ja vasaka sõrga erineva ehitusega: üks neist on teisest kas suurem või erinevad nad kuju poolest (Birštein et al. 1982). Enamik mudakrabidest on paremakäelised. Mudakrabidel esinevad selgelt nähtavad seosed sõrgade laiuse või kõrguse ja sõrgade pikkuse vahel, ning sõrgade pikkuse ja kooriku laiuse vahel. Sõrgade pikkus on seotud kooriku laiusega, näidates, et kooriku laius on sobiv sõra pikkuse ennustamiseks. Mehhaanilised eelised haardeks või haarde tugevus ei muutu krabi suurusega ja ei erine sugude vahel. Kuigi mudakrabid on väiksemad kui paljud teised liigid, on nad sama tugevad või tugevamad oma haarde tugevuse poolest (Milke, Kennedy 2001).

Kümnejalaliste pea ja rindmik on kaetud pearindmikukilbi ehk karapaksiga, mis on krabilistel lühike ja lame. Pearindmikukilbi eesots on sageli veninud välja ogalaadseks, terava tipuga otsaorgiks ehk rostrumiks. Pearindmikukilbi pinnal esineb mõnikord andureid ehk kiile, mügaraid ja ogasid, millel on kaitsefunktsioon. (Birštein et al. 1982). Mudakrabi pearindmiku laius ulatub tavaliselt 2 - 3 cm-ni (Internet 1). Täiskasvanud isaste krabide suurus varieerub 4,5 mm ja 14,6 mm vahel, emaste suurus 4,4 mm kuni 21 mm. Karapaks on laias laastus nelinurkne ja umbes sama pikk kui lai, kumer rohkem eest taha kui küljelt küljele. Keha kõige laiemas kohas on kaks põiki jooksvat triipu (Internet 2). Kooriku kõige laiema koha ja silmade vahel asuvad ühel joonel neli külgmist hammast (Internet 3).

Lõpused on pearindmikukilbi ehk karapaksi küljekurdude poolt üleni kaetud ega ole väljastpoolt nähtavad. Pearindmikukilbi küljekurdude ja kehaseina vahel asetseb kummalgi

küljel lõpusekoobas. Veekogu põhjal kulgevate kümnejalaliste pearindmikukilbi alumised servad on tihedasti liibunud kehaseina vastu, jalgade aluslülid on arenenud tugevamini ja seoses sellega on lõpusekoopad väliskeskkonnast peaaegu täielikult isoleeritud, mis takistab lõpuste saastumist põhjasette osakestega. Vesi tungib lõpusekoobastesse spetsiaalsete avade kaudu, mis krabilistel paiknevad sõrgade aluslülide ees. Lõpusekoopast väljub vesi pearindmikukilbi eesosa alumise serva alt.

Varrelised liitsilmad paiknevad kummalgi pool otsaorgi alust. Silmad on igasse suunda pööratud, mis tagab avara vaatevälja. Silmavarres asetseb mitu sisenõristuselundit. Nende poolt verre eritavad hormoonid reguleerivad pigmendi paiknemist pigmendirakkudes, kestumist, ainevahetust, vere suhkru- ja kaltsiumisisaldust ning osalevad kõikide sisenõristuselundite koostöös. Ees- ja tagatundlad on krabilistel väga lühikesed.

Kümnejalaliste nagu ka mudakrabi ülalõuad on alati võimsad ja nende ülesandeks on toidu tükikideks rebimine ja peenendamine. Esimesed alalõuad on väikesed, teistel alalõugadel on aga suur välisharu – skafognatiit, mille liigutused tagavad vee vahetumise lõpusekoopas. Skafognatiit sooritab 120 kuni 200 lööki minutis, kusjuures 10 minuti kestel uueneb vesi lõpusekoopas 2 - 25 korda, sõltuvalt vee temperatuurist, hapnikusisaldusest ja kümnejalaliste liigist.

Tõelistel krabilistel on tagakeha mõõtmed tugevasti vähenenud ja alati kõverdunud rindmiku alla, nende tagakehalülide arv on (eriti isastel) vähenenud, ujujalad on taandarenenud, sabajalad aga puuduvad hoopis. Mööda veekogu põhja kulgevatel kümnejalalistel ja ka mudakrabil on ujujalgade põhiliseks funktsiooniks osalemine sigimises: emastel on nad ainult arenevate munade kinnituspaiaks, isastel aga talitlevad eesmised ujujalad kopulatsioonielundina. (Birštein et al. 1982). Mudakrabil on neli pikka, nõtket ja hõredalt karvast jalga (Internet 3). Tema sõrad on otstest laiad ja valgete tippudega erineva suuruse ja kujuga. Kooriku esiosa on peaaegu sirge, kergelt saagjas. Üldine kehavärv on rohekas-pruun (Internet 1).

Mudakrabi silmapaistvaim omadus on võime taluda krabilise kohta ebatavaliselt suurt soolsusvahemikku, ta suudab taluda soolsusi 0,5 mageveereservuaaridest kuni 20,4 jõesuudmetes (Fowler et al. 2013). Ainevahetuse taseme muutused, mis on mõjutatud keskkonna soolsuse poolt, on põhjustatud suuresti kulutatud energia erinevustest, säilitamiseks sobivat osmootilist kontsentratsiooni kehavedelikes. Kõrge ainevahetustase väikseimate (nooremate) mudakrabi isendite seas tuleneb morfoloogilistest, füsioloogilistest ja

biokeemilistest muutustest, mis seostuvad kasvamisega. See võib tuleneda ka energia kulutamisest osmoregulatsioonile. Tänu faktile, et väiksemad (nooremad) krabid kasvavad kiiremini ja kestuvad, on nende kesta läbilaskevõime suurem. Aktiivne ionide transport on vajalik selleks, et ära hoida ionide kadu kehast.

Soojuse tootmine, mis on usaldusväärne infoallikas näitamaks kogu metaboliseeritud energia mahtu kõikides organismis toimuvais füsioloogilistes protsessides, tundub olevat hea näitaja looma kohanemisvõime ja seisundi hindamiseks soolsuse stressi all. Teised kehalised funktsioonid, nagu südame löögisagedus, ei seostu hästi osmootilise mahutavusega. Ioonilise ja osmootilise tasakaalu säilitamiseks vajalikku energiat võib hinnata täpselt, tuginedes muutustele hapniku tarbimises või looma ainevahetuse tasemes.

Soolsus ei muutnud mudakrabil oluliselt seost maksimaalse ja puhkeperioodi ainevahetuse tasemete vahel, aga on võimalik, et selles suhtes on mudakrabi koorikloomade seas erandlik. *R.harrisii* ainevahetuse tase, mõõdetuna kui soojuse hajumine, kasvab proportsionaalselt osmootilise mahutavuse kasvuga. Edasine osmolaalsuse gradiendi suurenemine ei põhjusta märkimisväärseid muutuseid ainevahetuse tasemes, viidates, et *R.harrisii* on efektiivne osmoregulaator madalamatel soolsustel. Et säilitada kõrget osmootilist mahutavust ka madalamatel soolsustel, peab *Rhitropanopeus harrisii* kulutama märkimisväärselt palju energiat. Osmootilise mahutavuse 91% vähenemine soolsusel 7 - 23 põhjustab mudakrabil 50% metaboolse taseme vähenemise.

Osmoregulatsiooni ei mõjuta mitte ainult aktiivsed, vaid ka passiivsed protsessid. *Rhitropanopeus harrisii* on võimeline vähendama oma eksoskeleti vee läbilaskvust madalamatel soolsustel. Riimvee liikidel on ühtlasi madalam ionide vaheline tõmme või suurenenud rasvhapete sisaldus kahekihilises membraanis, mis muudab läbilaskevõimet. Veelgi enam, need liigid võivad kohanemise või geneetilise triivi tulemusena muuta populatsioone, mis asustavad erinevaid keskkondi ja geograafilisi regioone (Normant, Gibowicz 2007).

## Paljunemine

Mudakrabi on ovipaarne. Paljunemise hooaeg sõltub laiuskraadidest. See toimub juulist augustini põhjaaladel, maist septembrini parasvöötmes, aprillist novembrini lõuna piirkondades, näiteks Mehhiko lahes (Forward Jr. 2009). Isased krabid paarituvad emastega, kandes sperma emaste spermahoidlasse (Internet 3). Suurematele emastele kantakse üle rohkem spermat kui väikestele ja seda pikkade paaritumise perioodide jooksul. Mudakrabil on suur sperma ning munade hulk ja nad hoiustavad spermat mitmeteks kurnadeks. Paaritumine toimub suurema tõenäosusega siis, kui emased on hilises ovulatsiooni staadiumis, olenemata emaste suurusest. See näitab, et emastel on rohkem elujõulisi seemnerakke, mis nende mune viljastavad ja see tõstab isaste tõenäosust olla selle pesakonna isa. Rohkemate seemnerakkude ja suurema seemnevedeliku ülekandumine toimub tavaliselt pikemate paaritumisperioodide jooksul ning suurematele emastele kantakse üle rohkem spermat, kuid ülekantava sperma hulk ei olene isaste suurusest. Ülekantud sperma hulk ning seemnevedeliku kaal erinevad suuresti erinevate isendite vahel. *Rhitropanopeus harrisii* spermahoidlate kaal on palju suurem kui teistel krabiliikidel nagu *Pachygrapsus transversus*, *Uca beebei*, *Uca terpsichores* ja *Eurypanopeus depressus*. Liigid, nagu mudakrabi, kellel on pikem paaritumisperiood, kannavad tavaliselt üle rohkem spermarakke, aga ei pea rohkem seemnevedelikku üle kandma, kuna isased võivad üle kanda erinevates kogustes nii spermarakke kui ka seemnevedelikku. Seemnevedeliku kaal pole vastavuses spermarakkude arvuga (Rodgers et al. 2011). Munad saavad viljastatud seepidisel ja seejärel surutakse nad ühtlaseks käsnnjaks munade massiks, mida hautakse kõhu ja ülejäänud keha vahel (Internet 3). Emane saab muneda kuni neli pesakonda ühest paaritumisest (Internet 1). Isaste tähelepanu võitmise strateegiate erinevustest ja paaritumise pikkusest sõltub kas emased kasutavad hoitud spermat munade viljastamiseks või peavad nad uuesti paarituma, et järgmist kurna toota (Rodgers et al. 2011).

Umbes kolm kuni neli päeva peale paaritumist kaevavad emased ennast kuni silmadeni pinnasesse ja hakkavad munema. Mune kandvad emased jäävad seejärel varjatuna purdsetettesse, karpidesse või mudasse. Emased munevad tavaliselt 1200 kuni 4800 muna, munade arv oleneb nende suurusest (Internet 4). Munade arv kurna kohta ja munade arv aastas kasvasid vastavalt emaste kehakaalu kasvule. Munade viljastamisel kasutatud (või raisatud) seemnerakud võivad varieeruda 1- 170 seemnerakuni (Rodgers et al. 2011). Munad jäävad seotuks ema pleopoodiga, kuni nad kooruvad. Keskmise munade haudumise aeg on 16

päeva (Internet 4). Temperatuuridel üle 20°C võtab embrüo areng aega umbes kümme päeva (Forward Jr. 2009).

Poolveelised ja tõusuvööndi liigid kipuvad vabastama vastseid öisel ajal maksimaalse või kõrge amplituudiga tõusude ajal, aga sublitoraali liigid, kuhu kuulub ka mudakrabi, nii ei tee (Rodgers et al. 2011). Vastseid vabastatakse rütmiliselt tõusu ajal loodelistes jõesuudmetes ja kahe tunniste intervallidega pärast päikeseloojangut mitteloodelistes jõesuudmetes (Christy 2011). *R. harrisii* emased, kes elavad jõesuudmetes, kus puuduvad looded, vabastavad vastseid ööpäevase rütmiga, mille mõjul vastsed vabastatakse 2-3 tunniste intervallidega pärast päikeseloojangut. Rütm võib olla mõjutatud ka valguse poolt: pime tsükkel ja vabastamine öösel vähendavad visuaalset kisklust vastsetele ja haavatavust kõrgetele veetemperatuuridele. Kindlates tingimustes võivad emased poolööpäevaste loodetega jõesuudmetest alustada vastsete väljutamist tõusu ajal ja jätkata seda umbes järgmised kaks tundi (Forward Jr. 2009). Selline kombinatsioon erineb eri regioonide vahel. Näiteks USA idarannikul ja Jaapanis toimub see kombinatsioon kevadtõusude ajal (kõrgemal amplituudil), kuid Portugali rannikul Mondego jõesuudmes toimub see kvadratuursete loodete ajal (veerandkuu ajal). Mondego jõesuudmes väljastavad kõik dekapoodide liigid oma vastseid öise mõõna ajal kuu esimeses veerandis. Vastsete vabastamine ei toimu terve öö või mõõna jooksul sama intensiivsusega. Noorkuu ajal toimus öösel vastsete vabastamine suurema intensiivsusega, mille kõrghetked olid päevase mõõnalaine alguses. Teistel tundidel oli vastsete arvukus madalam. Põhiliselt toimus Portugalis vastsete vabastamine keskööl, mõõnalainete alguses kuu esimeses veerandis (Gonçalves 2003).

Täiskasvanute ja embrüote rollid koorumise aja kontrollimisel paistavad sõltuvat, kas emased liiguvad eemale oma tavapärastest elupaikadest või kaitstud haudumiskohtadest, kuhu vastsed vabastatakse. Mida maisemad liigid, seda ulatuslikum on liikumine ja suurem on emaste panus vastsete vabastamise ajastamisesse nendel ajalistel skaaladel. Enamiku sublitoraali koorikloomade seas kontrollivad vastsete vabastamise aega arenevad embrüod, kes väljastavad peptiidferomooni, mis stimuleerivad vastsete vabastamise käitumist emaste poolt, et sünkroniseerida munade koorumise aega.

Mune kandvad emased pumpavad perioodiliselt oma kõhte, et anda hapnikku embrüotele ja sugevad mune enda käimisjalgadega (Forward Jr., Bourla 2008). *R. harrisii* emased, nagu enamik krabisid, väljutavad oma vastsed 15 minutilise purske ajal. Vastsete vabastamise ajal tõstavad emased end oma käimisjalgadele püsti ja pumpavad tarmukalt oma kõhtu, vabastades

vastseid iga pumpamise liigutusega (Christy, 2011). Seega dikteerivad embrüod koorumise aja, kuid emased on vastutavad vastsete vabastamise sünkroonimise eest (Forward Jr. 2009). *R.harrisii* embrüod eemaldusid emastelt koorumise ööl ning asusid mehhaaniliselt kooruma umbes samal ajal ja samal perioodil kui need, kes jäävad emaste külge kinnitunuks. Eelnevad eksperimendid *R.harrisii* liigiga näitasid, et mõjutamine toimub enamasti embrüoarengu hilisemas faasis, kui silmapigmendid on juba nähtavad. Kui krabide väljaarenemata embrüoid, kellel puudub silmapigment, hoiti muutumatutes tingimustes, ilmnes nende koorumisel nõrk ööpäevane rütm (Forward Jr., Bourla 2008). Laboratooriumi muutumatutes tingimustes, kus temperatuur, soolsus ja valgus ei muutunud, jätkavad emased vastsete vabastamist samuti kindlatel aegadel, mis näitab vastsete vabastamiseks kasutatavat sisemist kella. Vastsete vabastamine on krabidel ühekordne, parimal juhul kahekordne sündmus. *Rhithropanopeus harrisii* vastsete vabastamise ajastamine võib kaasnedä valguse- ning loodete tsüklitega; soolsusega, valgusega ja hüdrostaatilise rõhutsüklitega laboratooriumis (Christy, 2011).

Emaste paljastumine kiskjatele ajal, kui nad vabastavad vastseid, võib olla kasulik teistele, et oma vastseid vabastada. Kisklus emaste üle sellel ajal kui nad haudumiskohtadest välja ilmuvad, et vastsed vabastada, võib samuti kaasa aidata teatud ajal vastsete eraldamisele. Täiskasvanud kontrollivad vastsete vabastamise aega, mis on seotud korräga kahe nädala jooksul või kuulise loodete-tsükliga, kontrollides, millal nad kurameerivad ja paarituvad, ja millal toimub emaste ovulatsioon ning millal algab haudumine (Christy 2011).

Vastsed on pärast koorumist umbes 1 mm pikkused, varustatud pikkade ogadega ja triivivad koos planktoniga. Järelvastsestaadiumi lõpuks on krabid 2 mm pikkused, esileküündivate silmadega ja osaliselt arenenud jätketega (Internet 3). Nende selgroog on palju pikem kui teistel krabidel, kes arenevad ranniku ja avamere vetes ja selgroogu kasutatakse kiskjate, nagu väikesed jõesuudmete kalad, tõrjumiseks (Forward Jr. 2009). Krabi areng täiskasvanuks toimub 11-43 päeväga, arenemise kiirus oleneb temperatuurist (Internet 1). Vastsed läbivad neli vastsestaadiumi ja ühejärelvastse staadiumi, mis on enne metamorfoosi planktilised (Forward Jr. 2009). Samuti areneb vastne aeglasemalt, kui soolsus on väga madal või väga kõrge (Internet 1). Suguküpsus saavutatakse sünnist järgmisel sigimisperioodil, kui kooriku laius on isastel 4,5 mm ja emastel 4,5 kuni 5,5 mm (Internet 4). Vastsete säilimine jõesuudmetes näitab, et vastsed on väga tolerantseid temperatuuri ja soolsuse suhtes. Nad võivad areneda esimesse krabistaadiumi soolsustel 2,5 – 40 ja temperatuuridel 15-35°C. Siiski kõige optimaalsemad tingimused on soolsuse 15-20 juures ja 20-25°C vahel (Forward Jr. 2009). On leitud, et nii täiskasvanud kui vastsed võivad kuni 30 päeva vastu pidada väga

madalatel soolsustel, kuid vastsed ei jää ellu soolustel alla 1. Seega võib olla see mudakrabi levikut limiteerivaks teguriks, kuid sellest hoolimata on mudakrabisid leitud elamas ja paljunemas vetes, mille soolsus on tavaliselt alla 1 (Roche et al. 2008).

Vihjed, mis kiirendavad või aeglustavad järelvastsete aega, mis kulub metamorfoosile, et jõuda esimesse krabi staadiumi, on uuritud mitmete ranniku ja jõesuudmete krabiliikide järgi. Üldiselt kiirendavad metamorfoosi keemilised vihjed täiskasvanud krabidelt, veeline taimestik, biokiled, liigi lõhnad, jõesuudme vesi, foolhapped ja saagilõhnad. Aega metamorfoosini pikendavad avamere vesi ja madal soolsus (Forward Jr. 2009). Mudakrabi vastsed lükkavad metamorfoosi edasi kui nad peaksid olema kaldunud avamere poole või mujale ebasobivatesse tingimustesse, kuni nad on jõudnud sobivasse paika, tavaliselt jõesuudmetesse (Fitzgerald et al. 1998). Vastsed võivad edasi lükata metamorfoosi ka siis, kui nad pole leidnud sobivat substraati, mida asustada, näiteks korallpankasid. *Rhithropanopeus harrisi* vastsete arvukus saavutab oma tipu peale vihmaperioodi algust. Selle tulemusena kasvab vastsete arvukus pankade lähedal. Ülemjooksul koorunud vastsed liiguvad suurvee perioodil allavoolu (Tolley et al., 2012).

*R. harrisi* vastsed jäävad samadesse jõesuudmetesse täiskasvanutele lähedale, vastsete vabastamine tõusu ajal aitab arvatavasti vältida stressitekitavat madala soolsusega vett. Vastsetel on mõned kaitsemeetodid kiskluse vastu: nad liiguvad öisel ajal vertikaalselt ja neil on varjureaktsioon, et vältida kiskjatega kohtumist, ning nad kasutavad pikki okkaid tõrjevahendina. Vastsete vertikaalne rändamine on ajastatud loodete järgi, kui vastsed tõusevad tõusuveega ja langevad mõõnalainega. Mudelid näitavad, et horisontaalne liikumine kahaneb mõõna ja tõusuga, kuna loomad liiguvad sügavale, kus horisontaalsed hoovused on nõrgimad. Nii saavad nad alati jääda madala soolsusega aladesse. Uuringud näitavad, et *R. harrisi* vastsed võivad tõusta ja langeda piisavalt kiiresti, et leida enda jaoks sobivamad temperatuuri, soolsuse ja rõhu looduslikud gradiendid (Forward Jr. 2009).

*Rhithropanopeus harrisi* emaste ja isaste vahelist visuaalset suhtlemist ei ole leitud. Nende madalaveeline hägus elupaik on viinud nad varjatud eluviisile ja viitab, et arvatavasti mängivad keemilised vihjed olulist rolli nende paaritumises, toiduotsimises ja kiskjate vältimise strateegiates. *R. harrisi* varjatud eluviis põhjustab arvatavasti kiskluse vähesust. Seega saavad liigil olla pikemad paaritumisperiodid, nad saavad veeta rohkem aega partnerit otsides ja vastassugupoolt peibutades, ja isased saavad rohkem pühenduda igale paaritumise sündmusele (Rodgers et al. 2011).

Mitmeid aastaid on kasutatud kahjurite kontrollimise vahendeid, et kontrollida moskiitode levikut ja paljunemist jõesuudmete vetes. Limiteerimaks mõju mitte sihtmärgiks olevatele organismidele, kes elavad moskiitode elupaikades, on sünteesitud juveniilsushormooni analoog (JHA), mis imiteerib looduslikku putuka juveniilsushormooni, et mõjutada valikuliselt putukahjureid. Need JHA-d segavad putukate elutsükleid, muutes embrüode ja vastsete arengut ja pikendades arengu perioode. Koorikloomad elavad moskiitode paaritumiselupaikades, on putukatele fülogeneetiliselt ja käitumuslikult väga sarnased ja võivad olla samuti JHA mõju tõttu ohustatud. Kontsentratsioonid, mis esialgu hädaohus olevaid krabide vastseid ei mõjutanud, viisid hiljem ellujäämise kahanemisele. See viis statistiliselt märkimisväärse suremuseni ning ellujäänute hilinenud arenguni, mis mõjutab koorikloomade populatsiooni edukust nendes jõesuudmetes. (Cripe et al. 2002)

## Mudakrabi kui toiduvõrgustiku osa

*Rhithropanopeus harrisi* on omnivoor, toitudes detriidist, loomsest ja taimsest materjalist (Hegele – Drywa, Normant 2009). Kuigi mudakrabi on omnivoor, võib tema toitumisstrateegia sõltuda nii mudakrabi elupaigast kui ka aastaajast. Piirkondades, kus toiduresursid on viletsad, näiteks Dead Vistula jões, on suuremat kasvu krabidel paremad võimalused kui väikestel (Normant, Gibowicz 2007). Omnivoorina toitudes saab *R.harrisi* mitmekülgse toidulaua, mis tagab parima kasvu: loomsest materjalist saavad krabid vajalikke proteiine ja rasvasid, taimsest materjalist saavad nad vajalikke toitaineid.

Mudakrabide kõhtudest leitud toidu varieeruvusele ei oma märkimisväärset mõju ei sugu ega krabi suurus, kuid asustatud piirkonnast sõltus suuresti, mis tüüpi toitu mudakrabi oli söönud – mida suurem oli piirkonna elurikkus, seda mitmekesisem oli ka söödud toit. Analüüsitud mudakrabi isendite kõhtudest on leitud *Chlorophyta*, *Amphipoda*, *Ostracoda*, *Polychaeta*, *Gastropoda* ja *Bivalvia* jäänuseid. Kuna aga Läänemeres on elurikkus palju suurem kui Dead Vistula jões või Vistula laguunis, on *R.harrisi* seal tõenäoliselt hõlmatud märksa enamatesse toiduvõrgustikesse.

Poolas Dead Vistula jões toitub *R.harrisi* peamiselt loomadest, nagu näiteks harjasliimukast *Hediste (Nereis) diversicolor*, söödavast rannakarbist (*Mytilus edulis*), rändkarpidest *Dreissena polymorpha* ja järvetõlvikust *Cordylophora caspia*, ja taimedest, näiteks vetikatest *Cladophora* sp. või *Enteromorpha* sp., ja surnud loomsest ainest.

Poolas Vistula laguunis on mudakrabi raipesööja, kes toitub detriidist või *D. polymorpha*'st. Surnud organisme leiab *R.harrisi* tõenäoliselt oma väga hästi arenenud kemoretseptorite abil. Odra jõe lahes toitub *R. harrisi* enamasti detriidist, vetikatest, loomsetest jäänustest ja anorgaanilisest materjalist.

Gdanski lahes on mudakrabidel aga paremad toitumistingimused kui Dead Vistula jões, millele annab kinnitust Gdanski lahe krabide täis kõht (samal ajal kui Dead Vistula jõesst püütud krabidel polnud peaaegu kunagi kõht täis). Gdanski lahe isendid olid suuruselt väiksemad ning toidu tarbimise hulk nende väiksemate krabide hulgas võib olla piiratud saagi, keda nad on võimelised jahtima, koguse poolt. Teisalt on väikestel krabidel aga kiirem ainevahetus kui suurematel ja vanematel indiviididel. Suuremad mudakrabid, kellel on suuremad võimalused saagi püüdmiseks, ei hangi toitu, kui neil on piisavalt energiavarusid.

Krabide toiduvalik oleneb selle kättesaadavusest keskkonnas, aga ka selle seeditavusest. Krabid valivad tihti madala või keskmise energiaväärtusega toiduaineid, millest toitained on kergemini omastatavad. Kuigi koorikloomade toit on madala energiaväärtusega, pakub ta siiski piisavalt vajalikke mineraale ja kaltsiumi. On aga oluline, et toidust saadav energiahulk kompenseeriks söögi hankimiseks kulutatud energia. Krabid kuuluvad liikuva bentiilise elustiku hulka, kuid tavaliselt nad ainult roomavad mööda pinda, äkilised liigutused pole nende loomuses ning nad pole head jahimehed. Seega toituvad nad tavaliselt paiksetest organismidest, makrofüütidest või detriidist. Eriti armastavad krabid karpe ja tiguseid, kelle kojad nad oma sõrgadega lõmastavad. Väike karpide osa, mis on Gdanski lahe krabide kõhtudest leitud, on tingitud sellest, et pehmekehaline saak nagu karbid ja hulkharjasussid-, võtab vähem aega seedimiseks erinevalt kõvast saagist nagu koorikloomad. Huvitaval kombel leiti nii Gdanski lahe kui ka Dead Vistula jõe krabide kõhtudest amfipoodide kooriku fragmente, kuigi amfipoodid liiguvad kiiremini kui krabid (Hegele – Drywa, Normant 2009). Mudakrabid on olulised karpide tarbijad. *R.harrisii* on üks olulistest kiskjatest, kes peavad jahti väikestele karbiliikidele *Ischadium recurvum* ja *Mytilopsis leucophaeata*, kes elavad ja kasvavad austripesades (Milke, Kennedy 2001).

Kuigi isased krabid on tavaliselt aktiivsemad ja agressiivsemad, ja nende sõrad on massiivsemad, on nii isaste kui emaste toiduotsimise sagedus sarnane. See võib aga olla tingitud ka sellest, et vaatlused on läbi viidud suvel, kui on emaste paaritumisperiood. Sel ajal kaevuvad emased krabid pinnasesse ning toituvad oma toiduvarudest, mida nad on eelnevalt kogunud (Hegele – Drywa, Normant 2009).

Mudakrabist võivad toituda veelinnud ja kalad (Kotta, Ojaveer, 2012). Mitmeid *R.harrisii* isendeid on leitud ahvenate (*Perca fluviatilis*), merihärgade (*Myoxocapthalus quadricornis*), säregade (*Rutilus rutilus*) ja koha (*Sander lucioperca*) kõhtudest. See näitab, et võib toimuda krabipopulatsiooni ülevalt-alla regulatsioon kalade kiskluse läbi (Fowler et al. 2013).

## Mudakrabi levila ja levikumehhanismid

*Rhitropanopeus harrisii* on jõesuudmetes elav krabi, kes on Ameerika idaranniku põliselanik (Roche, Torchin 2007), esinedes Kanadast Mehhikoni (Tavares 2011). See liik on levinud Ameerika läänerrannikule ja mitmetesse Euroopa riikidesse alates 1800. aastatest (Roche, Torchin 2007), samuti ka Jaapanisse, Panama kanalisse ning Brasiilia rannikule (Tavares 2011).

Mudakrabi on võimeline säilitama ühendust Atlandi ookeani lääneosaga ja looduslikult levima Euroopasse, selleks on kaks võimalust: esiteks, väike osa vastsetest lahkub igal aastal kodustest jõesuudmetest; teiseks, suur osa vastsetest pühitakse minema harvade, mitmeaastaste üleujutuste käigus. Sellisele kaldalähedasele pikamaatranspordile on soodus okeaaniline tsirkulatsioon piki kallast (Petersen, 2005). Euroopa populatsioonidel on haplotüüpide erinevus väiksem kui USA idaranniku algupärasel levilas, mis näitab, et geneetiline pudelikaela efekt toimus Euroopa koloniseerimise käigus. Mööda Põhja - Ameerika idarannikut on näha selgepiirilist geneetilist heterogeensust, New Jersey populatsioon on oma geneetilise struktuuri poolest kõige sarnasem Euroopa populatsioonile. Erinevad Euroopa populatsioonid on heterogeensed ja kalduvus kõrgemale geneetilisele mitmekesisusele on nendel populatsioonidel, mis on avastatud varasemalt. Haplotüüpide ja nukleotiidide mitmekesisus kõigis Euroopa populatsioonides kipub olema väiksem kui Ameerika omades, eriti võrreldes Neuse jõega Põhja - Carolinas. Siiski on Neuse jõe populatsioonil ebatavaliselt kõrge geneetiline mitmekesisus ja kui võrrelda Euroopa populatsioone New Jersey populatsiooniga, saab järeldada, et Euroopa haplotüüpide mitmekesisus ei erine oluliselt algupärase populatsiooni omast. Hollandi ja Hispaania populatsioonidel esineb isegi kõrgem haplotüüpide ja nukleotiidide mitmekesisus kui New Jersey populatsioonil. Hollandi ja Hispaania *R.harrisii* populatsioonid on rajatud rohkemate asutajate poolt kui teised Euroopa populatsioonid. Portugali populatsioon pole tekkinud populatsioonide laienemisest ning kuna tegemist pole algse levilaga, on ta kujunenud välja arvatavasti pudelikaela efekti tagajärjel. Poolas ja Bulgaarias aga võib see püsiv pudelikaela efekt olla mõjutanud tugevalt nukleotiidide erinevust (nende nukleotiidide mitmekesisus on Euroopa madalaim), kuna arvatavasti oli nende populatsioonide suurus kolonisatsiooni ajal väga väike. Tavaliselt on haplotüüpide ja nukleotiidide mitmekesisus Euroopa populatsioonidel sama, kuid erandiks on näiteks Poola populatsioon, kus haplotüüpide mitmekesisus sarnaneb Portugalile, kuid nukleotiidide mitmekesisus on palju väiksem. Euroopas esinevad haplotüübid on suuremas osas olemas ka New Jersey populatsioonis, kuid

Põhja - Carolina populatsioonis märksa väiksemal määral. Hollandis, Portugalis, Hispaanias ja Bulgaarias on oma haplotüübid, mida ei esine USA populatsioonides. Euroopa kõige sagedasem haplotüüp (A) esineb Ameerika populatsioonides suhteliselt madalal sagedusel (Neuse jões, Põhja - Carolinas), mida saab seletada väikesearvulise rajajapopulatsiooni äkilise levikuga Euroopasse või USA populatsioonide puuduliku valimiga. Kõige tõenäolisem hüpotees oletab, et Euroopa vete kolonisatsioon algas isendite tulekuga USA kirdeosast, nii et neli erinevat haplotüüpi (A, B, C ja U) on levinud nii Ameerika kui ka Euroopa populatsioonide seas. See näitab, et vähemalt neli erinevate haplotüüpidega emast, mitte tingimata ühe levikulaine käigus, olid Euroopa koloniseerijate seas. Kõik Euroopa populatsioonid (välja arvatud Poola) omavad unikaalseid haplotüüpe, mida mujalt pole leitud. See võib viidata, et uued haplotüübid on välja arenenud uutel koloniseeritud aladel. Uute mutatsioonide tõenäosus on aga väga madal ja arvatavasti esinevad eelnimetatud haplotüübid ka väga madalal sagedusel rajajapopulatsioonis. Kõik *R.harrisii* populatsioonid näitavad geenitriivi puudumist. Louisana populatsioon on geneetiliselt kaugel nii Euroopa kui ka USA idaranniku populatsioonidest. See tähendab, et see populatsioon pole kaasa aidanud Euroopa kolonisatsioonile ning näitab ka, et Põhja - Ameerika ranniku populatsioonid on geneetiliselt erinevad (Projecto-Garcia et al. 2009).

*R.harrisii* levimisel Vaiksesse ookeani esines pudelikaela efekt, mis toimub tavaliselt pika vahemaa puhul, üksiku levikusündmuse tagajärjel. Siiski väike haplotüüpide arv (viis), mis peale pudelikaela efekti alles jäi, näitab, et on võimatu ajada algpopulatsiooni järgi Atlandi ookeanis. On suur tõenäosus, et San Francisco lahte levis mudakrabi ühe lainena, mitte mitme üksiku lainena Oregonist ja Kesk-California asurkondadest. Kuna Atlandi ookeani populatsioonidel on suur alleelide erinevus, peaksid mitmed erinevad levikulained jätma suurema mitokondrite haplotüüpide erinevuse Vaiksesse ookeani. Lisaks esimestele vaatlusandmetele näitab geneetiline andmestik, et mudakrabi on levinud edukalt lõunast põhja poole. Põhja - Oregoni asulad Yaquina jõgi, Umpqua jõgi, Netarts'i laht ja Tillamook'i laht, kus mudakrabi leiti 1976 - 1978 aastatel, võisid saada kõik asustatud ühe levikulainega. Kõik kolm Vaikse ookeani populatsiooni koosnevad väikesest arvust, mis esinevad madalal kuni keskmisel sagedusel Atlandi ookeani populatsioonis. E haplotüübi väga kõrge sagedus (58 - 96%) kõikides Vaikse ookeani asurkondades näitab, et sisserände mingil ajahetkel toimus pudelikaela efekt (Petersen, 2005).

Suurselgrootuid võivad transportida mitmesugused vektorid, kuid laevad on põhimehhanism veeliste mittekohalike liikide levitamiseks. Mitmesugused liigid on transporditud ballastvee

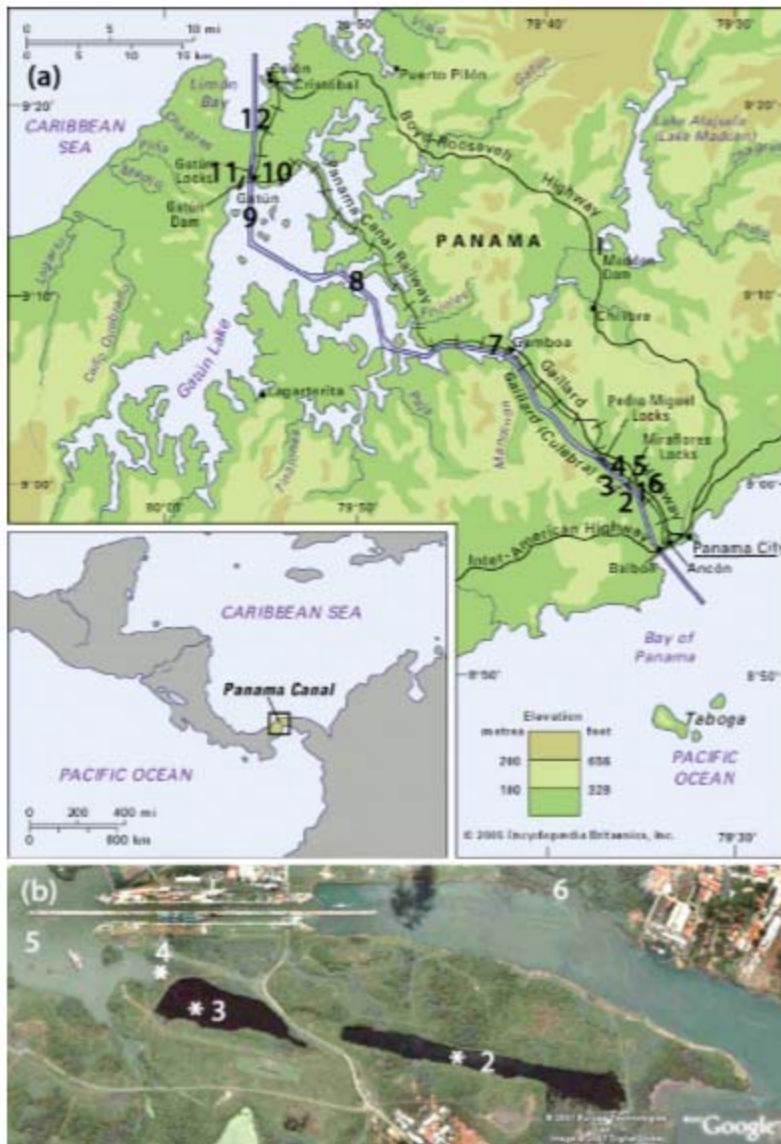
paakides või kinnitunult laevakere välispindadele (Briski et al. 2012). Mudakrabi võib levida ka ookeanilise transpordimehhanismi kaudu kui toimub vastsete levik, mis võib juhtuda kas ebatavaliste üleujutuste käigus, kui suur osa vastsetest minema uhutakse või kui igal aastal jätab väike osa vastsetest jõesuudme. *R.harrisii* levikule aitab kaasa ka aspekt, et emased krabid hauvad oma mune, mille läbi on neil palju suurem võimalus levida suurtel distantsidel (Petersen, 2005). Ballastvesi võib sisaldada märkimisväärseid koguseid hõljuvaid setteid, mis hiljem settivad paakide põhja ja pakuvad sobivat elupaika bentilistele organismidele. Ballastvesi võib olla levikupõhjuseks ka hoolimata nõudest, mis kehtib näiteks Kanadas, et keset ookeani tuleb vett vahetada ja ballastvee paake soolase veega loputada. Siiski ei mõjutanud veevahetus keset ookeani suurselgrootute ilmumist, näidates, et käesolevad ballastvee haldamise regulatsioonid on selle taksonoomilise grupi jaoks ebaefektiivsed. Ellujäänud isendid leiti laevadest, mis tegid lühemaid reise (4,5 – 15 päeva) ja nende olemasolu setete hulk paakides ei mõjutanud. Selgrootute puhkavaid arengustaadiume ei mõjutata reisi pikkus, aga aktiivsete selgrootute ja diatoomide ellujäämus väheneb pikematel reisidel. *R.harrisii* koorunud vastsed jäävad vabalt ujuvaks 7 - 35 päevaks, mis oleneb soolsusest ja temperatuurist ja võimaldab lihtsat sissepääsu või väljapääsu ballastpaakidest. Invasioonirisk võib kasvada paljunemisperioodil ja/või kui keskkonna tingimused soodustavad ellujäämist ballastpaakide sisemuses. Kuna suurselgrootuid on leitud ainult laevadest, mis teevad lühemaid reise (keskmiselt 4,5 päeva), võivad keskkonna tingimused ballastpaakides olla olulised tingimused suurselgrootute ellujäämises ja mõjutada pikkadel üle-ookeanilistel reisidel ellujäämist. Samas ranniku ääres sõitvatel laevadel ei ole keskkonna tingimused limiteerivad tegurid (Briski et al. 2012). Tavaline on ka mudakrabi levik akvakultuuride ja nende vahendamise kaudu, eriti austria kasvatuste kaasreisijana.

### **Levila ja levikumehhanismid Ameerika rannikul**

*Rhitropanopeus harrisii* elab suurtel laiuskraadide- ja temperatuuridevahemikel. Ta on hõivanud riimveelisi elupaiku Nova Scotiast kuni Kesk - Ameerikani Atlandi ookeani lääneosas vähemalt alates viimase jääaja maksimumi taandumisest 15 000 – 20 000 aastat tagasi, kui tema levila piir põhjas oli arvatavasti piiratud väiksema laiuskraadiga. Selle liigi lai soolsustaluvus mängib arvatavasti üliolulist rolli mudakrabi edus hõivata uusi elupaiku Läänemeres (19. sajandil), Panamat (1969), Araali merd (1971), Portugali (1991), Itaaliat (1994), Kaspia merd, paisu taguseid järvi Texas ja Colorados (1990ndad) ja San Francisco lahte (1937) (Petersen 2005). *R.harrisii* algne levila kulgeb mööda Atlandi ookeani rannikut, Saint Lawrence'i lahest Lõuna - Kanadas kuni Veracruzini Mehhiko lahes (Fowler et al.

2013). USAs hõivas *R.harrisii* San Francisco lahe 1800. aastate II poolel ning varastel 1900. aastatel arvatavasti Atlandi austri *Crassostrea virginica* ümberasumise käigus Chesapeake lahe. Sellest ajast alates on *R.harrisii* levinud mööda Oregoni ja California rannikut, jõudes mitmete lahtede ja jõgedeni, kuhu populatsioonid püsima jäid. Samuti on mudakrabi ka laiendanud oma looduslikku ranniku levilat sisemaale ja hõivanud edukalt magevee reservuaare Texas, kuhu ta on rajanud paljunemisvõimelisi populatsioone. Esmakordselt teatati viiest mudakrabi isendist Panama kanalist, Pedro Miguel lüüsidest 1969. aastal. Vastavalt aga hilisematele uuringutele ei jäänud *R.harrisii* siiski sinna veel püsima (Roche, Torchin 2007). 2007. aastal avastati mudakrabi ka Panama kanali piirkonnast. Praegused tulemused näitavad, et *R.harrisii* on levinud kahte inimeste poolt ehitatud laguuni, mis külgnevad Panama kanaliga. Need on Lõunalaguun ja Põhjalaguun (joonis 1). Küll aga pole mudakrabi levinud Miraflores'e järve (mis on potentsiaalselt sobivaim elupaik mudakrabile), kuna seal ei toimu aktiivset laevaliiklust (Roche et al. 2008). *R.harrisii* on asutanud oma populatsiooni ka Brasiilia rannikule. Tõenäoliselt levib ta ka edasi lõuna poole, Uruguay ja Argentiina rannikule, kuna seal on temale sobivad elutingimused ja vee soolsus. *R.harrisii* on levinud ka USA Vaikse ookeani rannikule (Tavares, 2011).

Põhja – Oregoni kohad Yaquina jõgi, Umpqua jõgi, Netarts laht ja Tillamook laht on arvatavasti saanud oma mudakrabi populatsiooni ühe levikulaine käigus. Seega ei saa nende puhul olla levikumehhanismiks ballastveega levik. Lisaks on ballastveega levik tõenäolisem piirkondades, kus on aktiivne laevatransport nagu Lõuna – California, Washingtoni ja Oregoni sadamad, mitte vähetähtsates sadamates Netarts või Umpqua jões. Austrite transportimine koos teiste selgrootutega San Francisco lahe ja Oregoni vahel sealsetes austrikultuuride piirkondades on üks võimalus inimleviks vähetähtsatesse sadamatesse nagu Newport Oregonis (Petersen, 2005). Panama kanalis ei ole mudakrabi levik toimunud akvakultuuride leviku tõttu, vaid ikkagi ballastveega või laevakerele kinnitunult. Siiski, laevad ei läbi Miraflorese kolmanda lüüsi järve, seega on krabid sinna levinud tõenäoliselt lähedalasuva kanali vetest, võib-olla kevadise tõusuvee ajal (Roche, Torchin 2007).



Joonis 1. Mudakrabi Panama kanalis. 1. Vaikse ookeani sissepääs; 2. Lõunalaguun; 3. Põhjalaguun; 4. Miraflores'i järve dreneažitorud; 5. Miraflores'i järv; 6. Miraflores'i paisusilm; 7. Gatun'i järv – Gamboa; 8. Gatun'i järv – Gatun'i kaid; 10. Gatun'i Kolmanda Kai laguun; 11. Gatun'i paisusilm ja Prantsuse kanal; 12. Atlandi ookeani sissepääs (Kam et al. 2011)

On arvatud, et *R.harrisii* on jõudnud Brasiiliasse ballastveega. Kuna aga mudakrabi peidab end tavaliselt laevakerele kinnitanud organismide hulka, on ta Brasiiliasse pigem transporditud laevakeredel, mitte ballastveega (Tavares 2011).

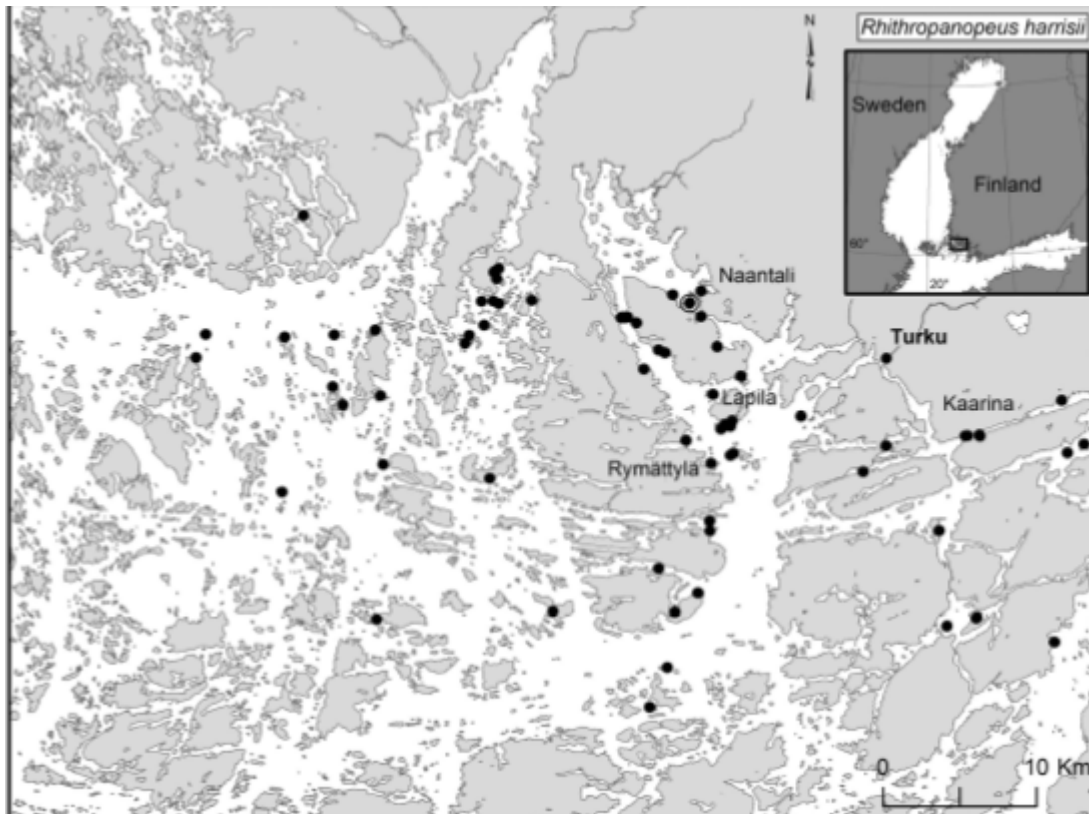
## Levila ja levikumehhanismid Euroopasse ja Euroopas

*Rhithropanopeus harrisii* avastati Euroopast, Hollandist, Zuiderzee lahest 1874. aastal, kui ekslikult arvati, et tegu on *Pilumnus tridentatus*'ega. Sellest ajast alates on mudakrabi edasi levinud Põhja- ja Läänemerre, seal hulgas Saksamaale 1936 a., Poola 1951 a. (joonis 2), Leetu 2000 a., Soome 2009 a. ja hiljuti ka Eestisse 2011 a. (Fowler et al. 2013) ja mujale Euroopasse - Araali merre (1971), Portugali (1991), Itaaliasse (1994) (Petersen, 2005).



Joonis 2. *Rhithropanopeus harrisii* Odra jõesuudmes Poolas Läänemeres (Czerniejewski 2009).

*R. harrisii* avastati Soomes esimest korda 2009. aastal, Põhja- Läänemerest Naantali linna lähedal. Olemasolevate andmete kohaselt on *R. harrisii*'d leitud 82 kohast, mis kõik asuvad 30 km raadiuses esmasest leiukohast (joonis 3). Laevaliikluse marsruudid Turu ja Naantali sadamatest on ühendatud Poola ja Hollandiga. Soome on mudakrabi levinud arvatavasti ballastveega või laevakeredel, kuid ei saa välistada planktilist levikut mööda hoovuseid (Fowler et al. 2013).



Joonis 3. *Rhithropanopeus harrisii* teadaolevad asukohad Soome rannikul aastatel 2010 – 2012. Isendeid leiti esimesena Naantalist, mis on ümbritsetud topeltringiga (Fowler et al. 2013).

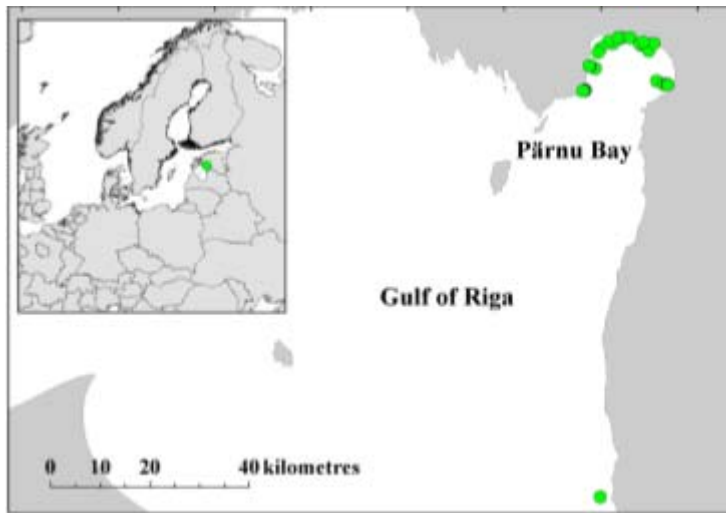
Musta merre jõudis *R.harrisii* Zuiderzee lahest, Põhjamerest arvatavasti ballastveega ja/või laeva keredel. Esimesena leiti mudakrabi Dnepri ja Lõuna - Bugi jõe suudmes. Nüüd on ta levinud laialt Musta mere aladel, mille soolsus on alla 15 (joonis 4). Ta on levinud Aasovi merre ja Kaspia merre (esmaleid on pärit 1958. aastast, kui mudakrabi jõudis kogemata Aasovi merre mööda Volga - Doni kanalit). *R.harrisii* on tulnukliik Rumeenia Mustas meres. Tema kohalolu registreeriti esmakordselt riimvetes Razelm – Sinoe laguuni kompleksis Zemiankowskii poolt 1951. aastal ja Băcescu poolt 1952. aastal. 1954. aastal mainis Băcescu, et *R.harrisii* on peale talvekülma põhiline krabiliik Tăbăcărie Mustas meres. 1980. aastal pidas Gubu seda liiki harvaesinevaks, kuid 1995. aastal leidsid Petrescu ja Băcescu selle liigi laia leviku Constanbast lõunas, tuginedes neljale uuele kogumispäigale ja lisis, et see riimveeline liik on arvatavasti sagedasti esinev. Tema areaal ulatub vastuoolu kuni Cernavodăni. Kuigi liiki käsitletakse kui tulnukliiki, on ta suutnud rajada säiliva populatsiooni Musta mere lähedal. Musta merre jõudis *R.harrisii* arvatavasti ballastveega või laevakerele kinnitumisega, mis sai võimalikuks läbi geograafiliste barjääride langemisele laevaliikluse tõttu (Petrescu et al. 2010).



Joonis 4. *Rhitropanopeus harrisi* levik Mustas meres (Petresceu et al. 2010).

Vanemate Euroopa mudakrabi populatsioonide puhul on võimatu välja tuua, kas mudakrabil oli üks või mitu edukat invasiooni erinevate mehhanismidega (ballastveega, laevakerele kinnitumisega, kaasreisijatena austrikultuuride vahendusel). Siiski on ainult üks levikulaine väga ebatõenäoline (Fowler et al. 2013). Mudakrabi invasioon Euroopa rannikule on toimunud arvatavasti ballastveega või laevakerelele kinnitumise teel. Ballastvesi võib mängida olulist rolli kaasajal *R. harrisi* levikul, kuid esimeste invasioonilainete ajal oli selle tähtsus väike, kuna tollel ajal puudus selline levikumehhanism. Seega toimusid esimesed invasioonid tõenäoliselt elusloomade (näiteks austrite) veekultuuride tarne kaasreisijatena või laevakere kattumisega. Austrikaubandus on tõenäoline, kuna see toimus juba 17. sajandil Uus-Inglismaa ja Euroopa vahel ja oli ka invasiooni vektor California vetesse. Austrikaubandus Euroopasse toimus läbi mitmete USA põhja- ja lõunaregioonide (Projecto-Garcia et al. 2009).

Mudakrabi leiti Eesti rannikumerest esmakordselt 2011. aastal Pärnu lahest (joonis 5). 2012. aastal leiti kogu Pärnu lahe akvatooriumist arvukalt krabi noorjärke ja täiskasvanud indiviide. Krabi leiti vähearvukalt ka Liivi lahe avaosas. Need andmed näitavad, et mudakrabi on uurimisalal naturaliseerinud. Kuna tegemist on täiesti uue funktsiooniga Läänemere idaosa rannikumeres ja liigi suurest arvukusest ning sigimispotentsiaalset tingituna põhjustab see invasioon lähiaastatel rannikumere kooslustes suuri muutusi (Kotta, Ojaveer 2012).



Joonis 5. *Rhitropanopeus harrisii* levik Riia lahes Eestis (Kotta, Ojaveer 2012).

## Mudakrabi elupaigaeelistused

### Sobivale elupaigale iseloomulikud struktuurid

Mudakrabi elavad oma päritolupiirkonnas elupaikades, mis pakuvad mingit tüüpi varju, näiteks austripankadel, elavates ja lagunevates vetikates, okstes ja muu prahis kuni 37m sügavuses. Väljaspool päritolupiirkonda on mudakrabi leitud kivide alt ja puiduprahist, liivast ja karpidega mudast, surnud vetikate ja puidujäänuste osade seast (Fowler et al. 2013). Mudakrabi väiksem kehasuurus lubab tal Ameerika rannikul hõivata võrreldes teiste krabidega väiksemaid pelgupaiku, aidates kaasa nišside jaotamisele krabiliikide vahel (Hulathduwa et al. 2011).

*R.harrisii* Soome populatsioonist on krabisid leitud surnud ja katkise hariliku pilliroo (*Phragmites australis*) seest, mutta kaevununa, väikeste kivide all ranniku ääres, elamas suurvetikate (*Fucus vesiculosus*) seas kõval pinnasel, mis on suuresti avatud tuulele ja lainetele. Kuna Läänemere põhjaosas austripanku ei leidu, võivad sobivad elupaigastruktuurid olla limiteerivaks teguriks, mis annab alust arvata, et mudakrabi elab peaaegu kõigis elupaigatüüpides, kus ta Soomes elada saab (Fowler et al. 2013).

Veetaimestik ja austripangad on seni alati pakkunud pelgupaika kiskjate eest sügavamates vetes (üle 1 m) paljudele jõesuudmete epibentilistele liikidele, sealhulgas mudakrabile. 1990.ndatel on aga veealuse taimestiku rohkus vähenenud nii Chesapeake lahes kui ka mujal Ameerika rannikul, mis on põhjustatud paljudest muutustest jõesuudmete ökoloogias, sealhulgas muutustest teiste liikide populatsioonides ja taimestikus. Mudakrabi on enim levinud sügavustel <70cm Chesapeake lahe piirkonnas. Kaldalähedane madal vesi pakub seal nii kaitset kiskjate eest kui ka olulist elupaika puidurisu sees (Ruiz et al. 1993).

### Soolsus elupaiga mõjutajana

*R.harrisii* suur tolerants keskkonnafaktorite suhtes on tõenäoliselt võimaldanud tal levida üle maailma. Kõige olulisem keskkonnategur, mis tema ülemaailmset levikut mõjutab, on soolsus (Roche et al. 2008). *Rhitropanopeus harrisii* on eurühaliinne ja suudab taluda suurt soolsusvahemikku. Läänemere soolsus varieerub 0 - 30, kõrge soolsusega Arkona lahest Taani väinades, mis on lähedal sissepääsule, kuni peaaegu mageda veeni Botnia lahe põhjaosades (Fowler et al. 2013).

Erinevad andmed näitavad, et nii noored kui ka täiskasvanud krabid võivad ellu jääda väga madalatel soolsustel kuni 30 päeva, samas kui teised andmed näitavad, et *R.harrisii* vastsed ei suuda ellu jääda soolsustel alla 1. Seega võib olla vastsete vastupidavus limiteerivaks

teguriks, mis pidurdab populatsioonide levimist mitmesse kohta, näiteks Panama kanali Miraflores'i järve. Samas näitavad andmed, et mudakrabi on suutnud edukalt oma populatsiooni luua ka Panama kanali Põhjalaguuni, kus on pidevalt registreeritud soolsuseid 0,4 – 0,6. Samas võib soolsus muutuda limiteerivaks teguriks koostoimes mõne teise teguriga (Roche et al. 2008). On leitud, et *R.harrisii* paljunemispelgupaik on vähem kui 10 soolsusega piirkonnas, kuna parasiit *Loxothylacus panopaei*, kes mudakrabiga tihti kaasneb, ei saa seal mudakrabi nakatada (Hulathduwa et al., 2011).

Kogu *Rhithropanopeus harrisii* elutsükkel on seotud jõesuudmetega. Täiskasvanuid võib leida jõesuudmete riimvetest, samal ajal kui vastseid on palju jõesuudmete madala soolsusega aladel ja väga harva rannikuvetes. Kõik vastsestaadiumid jäävad jõesuudmetesse täiskasvanute elupaiga lähedusse tänu loodetega seotud rütmile vertikaalses migratsioonis (Fitzgerald et al. 1998).

### **Muud tegurid elupaiga mõjutajana**

Poola vetes, kuhu *R.harrisii* levinud on, on ta suuteline paljunema, kui vee temperatuur on üle 14°C. Soome edelaosa saarestikus jõuab temperatuur selle vahemikuni suvekuudel ja juulist kuni oktoobrini on avastatud mune kandvaid emaseid. On leitud, et Vistula jõe populatsioonid Poolas võivad talvel üle elada temperatuuri alla 1°C ja isegi lühiajaliselt jääse külmumise. Külmumine pole mudakrabile võõras ka tema päritolupiirkonnas, kus levila põhjaosas Miramichi jõesuudmes Kanadas võib soolane vesi kuni kuueks kuuks külmuda. Läänemere temperatuur varieerub 4 - 20°C ning külmadel kuudel on vesi pinnal veelgi külmem. Siiski on merepõhja veetemperatuur ülioluline abiootiline tegur, kuna mudakrabi hõivab just bentilisi elupaiku ja matab end mutta. Isegi talvel jääb merepõhjas veetemperatuur tavaliselt üle +4°C, kuna raskem soojem vesi vajub põhja. Soomes asuvates piirkondades on rohkem kui 90% tõenäosus iga-aastaseks jääkatteks talvel ja keskmine jääkatte kestus varieerub 81 ja 122 päeva vahel (Fowler et al. 2013). Odra jõe suudmes kaevub mudakrabi põhjasetetes kui temperatuur on 3 - 5°C. Krabid on siis väga passiivsed ja ei söö. Kui veetemperatuur tõusis üle 10°C, saavutasid krabid taas oma tavapärase aktiivsuse ning hakkasid innukalt sööma (Czerniejewski 2009).

### **Majanduslik ja ökoloogiline mõju**

Eksootilised liigid moodustavad ühe osa globaalsest mitmekesisuse kriisist, kuna muudavad ökosüsteemi struktuuri ja toimimist. Samuti põhjustavad nad tihti märkimisväärset

majanduslikku kahju. Sellepärast on väga oluline aru saada, miks ja kuidas edukad invasioonid aset leiavad (Projecto-Garcia et al. 2009).

Euroopas ja Põhja - Ameerika läänerannikul võistleb mudakrabi kohalike krabiliikidega ja ka bentiliste kaladega ning muudab toiduvõrgustikke, toimides kui kiskja ja kohalike liikide saakobjekt. Kaspia meres, kus mudakrabi on jõudnud väga suure arvukuseni, on ta reostanud torusid ja põhjustanud kalameestele majanduslikku kahju, rikkudes nakkevõrkudes kalu. Texasel on *R.harrisii* põhjustanud samuti sissevoolutorude reostumist ja võib-olla asendanud kohalikke mageveelisi jõevähi liike (Roche, Torchin 2007).

Mudakrabi teatakse kui liiki, kes kannab herpes sarnast viirust, mis võib olla surmav noorte austrite, vähkide ja krevettide populatsioonile (Projecto-Garcia et al. 2009). *Rhitropanopeus harrisii* on ka valge laigu bakuloviiruse kandja, võimaldades sellel levida koorikloomade seas (Roche, Torchin 2007). *Rhitropanopeus harrisii* võib olla ka parasiidi *Loxothylacus panopaei* kandja, olles selle parasiidiga nakatunud enam Ameerika rannikul, Chesapeake lahes ja Floridast lõuna pool Jacksonville'is. Selle parasiidi tagajärjel jäävad krabid viljatuks. *Loxothylacus panopaei* nakatab ka teisi krabiliike ning muudab nad samuti viljatuks (Kruse et al. 2011).

## Arutelu

Mudakrabi, kes on invasiivne krabiliik, on uus liik Eestis ja ka mujal Euroopa ja Aasia vetes. Tema tundmaõppimine ja erinevate levilade võrdlemine annab teavet, mida saab kasutada

piirkondade jaoks, kus ta on uustulnuk – kas siis tema tõrjumiseks, millegi jaoks ärakasutamiseks või hoopiski teadmise jaoks, et ta võib rahulikult elada, ilma et ta märkimisväärseid muutusi kaasa tooks.

Tõenäoline on aga, et ta toob endaga kaasa muudatusi, mis tihti on negatiivsed – kuna ta kannab endaga kaasas haiguseid, näiteks valge laigu bakuloviirust (Roche, Torchin 2007), herpese sarnast viirust (Projecto-Garcia et al. 2009) või ka parasiiti *Loxothylacus panopaei*, kes võivad kohalikke liike väga tugevalt mõjutada (Kruse et al. 2011). Samuti võib negatiivset mõju avaldada krabi sisenemine toiduvõrgustikesse, kui ta konkureerib teiste bentiliste loomade, kalade või krabidega, süües nende eest toidu ära (Fowler et al. 2013). Kõige ilmekam näide sellest on Panama kanalist, kus mudakrabi sööb toidu ära *Elamenopsis kemp* eest, tõrjudes ta välja elupaikadest, kus nad koos elavad (Kam et al. 2011).

Eesti veed pole küll ühegi krabiliigi koduks, kuid siin võib kohata hiina villkäppkrabi (*Eriocheir sinensis*), kes on samuti Eesti vetesse sisse tulnud ning kellega võib esineda teatud konkurentsi. Erinevalt mudakrabist aga pole hiina villkäppkrabi võimeline Eestis paljunema. Seega on mudakrabil Eesti vetes ikkagi oma nišš, mida toetab paljunemisvõime. Mudakrabi on ohtlik konkurent erinevatele loomadele just oma suhtelise agressiivsuse pärast, tema eluks pole pidev hapnikuküllus äärmiselt vajalik ja ta suudab asustada väga mitmesuguseid elupaiku ning süüa väga mitmekülgselt toitu. Pole teada, et mudakrabi oleks kuidagi inimestele majanduslikult või teaduslikult kasu toov liik. Samas majanduslikku kahju toob ta küll, süües kalade eest toitu ära või hävitades võrkudesse kinni jäänud kalu (Roche, Torchin 2007).

Huvipakkuv on küsimus, kuhu võib mudakrabi edasi levida. Tõenäoliselt võib liik edasi levida mööda Lõuna-Ameerika idarannikut Argentiina poole (Tavares 2011), Ameerika läänerrannikule ja seal asustada aina laiemaid alasid (Roche, Torchin 2007). Mudakrabi on viimastel aastatel levinud Musta merre, Kaspia merre ja Rumeenia vetesse (Petrescu et al. 2010) ja *E.kempi* on Iraagi piirkonnast pärit, võib mudakrabi potentsiaalselt levida ka edasi *E.kempi* päritolupiirkonda. Aasias on krabi levinud hetkel vaid Jaapanis (Tavares 2011), kuid tõenäoliselt võib ta levida ka mujale Aasiasse ning Austraalia vetesse, kuna nende piirkondade vahel käib tihe kaubavahetus ning selle tõttu on mudakrabil hõlbus levida tankerite ja kaubalaevade ballastveega. On võimalik, et ta võib ka Aasia vetes konkurentsi pakkuda sealsetele krabiliikidele ning asustada seal asuvaid riffe.

Mudakrabi on pärit liivastelt ja mudastelt aladelt, mida ta ka eelistab, kuid sellest hoolimata on ta edukalt elamas piirkondades, kus pinnas on kivine ja klibune. Pole teada, kui oluline on

mudakrabi jaoks elupaiga põhjatüüp. Seni on teada, et mudakrabile avaldavad mõju soolsus, rõhk, kuufaasid ja temperatuur (Forward Jr., Bourla 2008), kuid vähe on uuritud inimeste poolt paigaldatud võõrobjektide mõjust, nagu vee-alused kaablid, gaasitrassid. On teada, et magnetiline mõju, mis tuleneb kaablitest, mudakrabi ellujäämist ja muid elutingimusi negatiivselt ei mõjuta (Bochert, Zettler 2003). Uurimata on aga, kuidas võivad kaablid ja gaasitrassid veel mudakrabi mõjutada. Kuna mudakrabi on väga edukas invasiivne liik, siis pole alust arvata, et ta keskkonnatingimuste suhtes väga valiv oleks. Teada on aga, et Läänemeri on küllaltki saastunud meri, mille põhjas on palju prügi, maailmasõdade lahinguvarustust ja muid jäätmeid, mis eritavad ka erinevaid keemilisi ühendeid, mis tihti jäävad settesse. Teadmata on selle prügi ja keemiliste ühendite mõju mudakrabile. Mudakrabi elab oma päritolupiirkonnas peamiselt austripankadel, kuid uutes asustatud piirkondades on ta hõivanud mitmeid elupaiku (Fowler et al. 2013). Uurimist väärrib, kas austripankasid asendaks üle maailma mudakrabi jaoks ka vanad merepõhjas levivad vrakid ning kas need võiksid olla kohad, kus tekivad ka Eesti vetes alternatiivsed kooslused austripankadele, ning kas Pärnu lahte rajatavad tehiserifid võivad olla mudakrabile heaks elupaigaks. Teada on, et Läänemeri on väga tiheda liiklusega, kõrge laevatavusega meri. Tõenäoliselt see mudakrabi ei häiri, kui ta ise laevade kaasabil levib, kuid pole teada, kas suur laevatavus võib avaldada mudakrabile mingisugust muud mõju. Mudakrabil on olnud väga kerge Läänemeres püsima jääda, kuna Läänemeri on noor ja suhteliselt liigivaene meri. Samas on Läänemeri üsna eutrofeerunud. Eutrofeerumine mudakrabi ei mõjuta, kuna tal pole väga suurt hapnikuvajadust ning ta asustab häguse veega elupaiku. See ja ka teised faktid näitavad ilmekalt, miks on ta niivõrd hea levija ja suudab asustada elupaiksid üle maailma –ta on väga tolerantne väga mitmesuguste tingimuste suhtes.

### **Kokkuvõte**

Mudakrabi *Rhitropanopeus harrisii* on väga elujõuline ja laia tolerantsiga invasiivne võõrliik. Ta suudab väga hästi asustada erinevaid elupaiku, süüa erinevat toitu ja aklimatiseeruda erinevas keskkonnas. Mudakrabi on väga vastupidav liik, kellele pole keeruline kohaneda

muutuvate tingimustega. Ta suudab elada väga erinevatel soolsustel, seal hulgas ka riimvetes. Mudakrabi ei sega ka madalad temperatuurid või kivine merepõhi. Tema iseloom võimaldab tal efektiivselt teiste liikidega konkureerida. Mudakrabi suudab edukalt levida nii laevade abil kui ka eluskultuuride kaubanduse läbi, millele aitab kaasa tema kohastumus kanda mune kaasas. Tõenäoliselt lisaks oma senisele levilale, Euroopas Läänemeres, Vahemeres, Kaspia meres, Musta meres, Atlandi ookeani läänerannikul, Ameerika lääne- ja idarannikul ning Panama kanalis ja Jaapanis, laiendab ta oma elupaikasad tulevikus edasi.

Läänemeres ja Eesti vetes Pärnu lahes on mudakrabi suhteliselt uus liik ja tema osas on veel palju uurida ja avastada. Kindlasti tuleb tähelepanu pöörata mudakrabi lokaalsetele elutingimustele ja arengule ning tulevikule Läänemeres ning uurida tema eluviisi omamaks liigist head ülevaadet, mis aitab teha järeldusi, kas ta võib olla ohuks ökosüsteemile ja kas on vajalik tema levikut piirata. Praegu on näha, et ta pakub toidukonkurentsi kaladele, kuid üldiselt mudakrabi konkurentsisis suurt mõju ei avalda, kuna sarnaseid loomi on Läänemeres vähe, vaid hiina villkäppkrabi. Temast toituvad vaid mõned linnud, kuid ta ise sööb hulgaliselt karpe, mis nende asustustihedust vähendab. Samuti on tõenäoline, et mudakrabi kahjustab kalameeste võrke, kuid muud majanduslikku mõju Eesti vetes pole võimalik ennustada. Mudakrabi mõju Eesti vetes on vaja täiendavalt uurida.

## Summary

### Distribution and ecology of an invasive species, estuarine mud crab (*Rhitropanopeus harrisii*)

Estuarine mud crab *Rhitropanopeus harrisii* is a fairly viable invasive alien species with a wide tolerance range. It can inhabit different habitats very easily, eat different food and adapt to diverse environmental conditions. *R. harrisii* is a resistant species who experiences no difficulty in adjusting to changing environments. It is able to inhabit waters with various degrees of salinity, including brackish waters. The species can also tolerate low temperatures and rocky sea floor. Thanks to its characteristics, it is able to efficiently compete with other species. *R. harrisii* can successfully spread with ships and transport of various economic living cultures, which is supported by its ability to lay eggs. It is probable that in addition to its current established habitats in Europe, the Baltic Sea, the Mediterranean Sea, the Caspian Sea, the Black Sea, the West coast of the Atlantic Ocean, as well as the West and East coasts in America, Panama Canal and Japan, it is able to spread even further.

*R. harrisii* is a relatively new species in the Baltic Sea, and particularly in Estonian waters, in the Gulf of Pärnu. Thus, further exploration and research of this species are required. A particular focus should be on the local living conditions of this species, its evolution and future in the Baltic Sea. Thus, it is crucial to further investigate the species and its lifestyle, in order to be able to predict the impact the spreading of the mudcrab may have on the ecosystem; and decide on the necessity of limiting its spreading. Today, we may confirm that the species competes with fish for food, but the effect of this competition is not significant due to scarcity of similar organisms in the Baltic Sea, with Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) actually being the only species. Several birds feed on this species whereas the latter mainly feeds on seashells and decreases the density of their population. It is also probable that *R. harrisii* may damage fishermen's nets; however, there is no information on any other economic impact the species might have in Estonian waters. In conclusion, *R. harrisii* role in Estonian waters should be further studied.

## **Tänuavaldused**

Tänan eelkõige oma juhendajat Velda Lauringsoni ning Irina Koksharovat, kes aitas mul toimetada inglise keelset kokkuvõtet ja abistas mind keeruliste lausete tõlkimisega.

## Kasutatud kirjandus

- Bax N., Williamson A., Agüero M., Gonzalez E., Geeves W., 2003, Marine invasive alien species: a threat to global biodiversity. *Marine Policy* 27:313-323
- Birštein J. A., Vlastov B. V., Giljarov M. S., Zenkevits L. A., Ivanov A. V., Matekin O. V., Filatova Z. A., Akimuškin I. I., Beljajev G. M., Baranova Z. I., Vinogradova N. G., Zatsepin V. I. 1982, Loomade elu 2. Köide. Selgrootud II. Tallinn „Valgus“
- Bochert R., Zettler M. L., 2003, Long-Term Exposure of Several Marine Benthic Animals to Static Magnetic Fields. *Bioelectromagnetics* 25:498-502
- Briski E., Ghabooli S., Bailey S. A., MacIsaac H. J., 2012, Invasion risk posed by macroinvertebrates transported in ships' ballast tanks. *Biological Invasions* 14:1843-1850
- Cripe G. M., McKennedy Jr. C. L., Hoglund M. D., Harris P. S., 2002, Effects of fenoxycarb exposure on complete larval development of the xanthid crab, *Rhithropanopeus harrisi*. *Environmental Pollution* 125:295-299
- Czerniejewski P., 2009, Some aspects of population biology of the mud crab, *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) in the Odra estuary, Poland. *International Journal of Oceanography and Hydrobiology*, 38:49-62
- Fitzgerald T.P., Forward Jr. R. B., Tankersley R. A., 1998, Metamorphosis of the estuarine crab *Rhithropanopeus harrisi*: effect of water type and adult odor. *Marine ecology progress series* 165:217-223
- Forward jr. R. B., 2009, Larval Biology of the Crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould): A Synthesis. *Biol. Bull.* 216:243-256
- Forward Jr. R. B., Bourla M. H., 2008, Entrainment of the larval release rhythm of the crab *Rhithropanopeus harrisi* (Brachyura: Xanthidae) by cycles in hydrostatic pressure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 357:128-133
- Fowler A. E., Forsström T., von Numers M., Vesakoski O., 2013, The North American mud crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) in newly colonized Northern Baltic Sea: distribution and ecology. *Aquatic Invasions* 8:89-96

- Gonçalves F., Ribeiro R., Soares A. M. V. M. Soares, 2003, Comparison between two lunar situations on emission and larval transport of decapod larvae in the Mondego estuary (Portugal). *Acta Oecologica* 24:S183-S190
- Hegele-Drywa J., Normant M., 2009, Feeding ecology of the American crab *Rhithropanopeus harrisi* (Crustacea, Decapoda) in the coastal waters of the Baltic Sea. *Oceanologia* 51:361-375
- Hulathduwa Y. D., Stickle W. B., Aronhime B., Brown K. M., 2011, Differences in refuge use are related to predation risk in estuarine crabs. *Journal of Shellfish Research* 30:949-956
- Kam Y., Schlöder C., Roche D. G., Torchin M. E., 2011, The Iraqi crab, *Elamenopsis kemp* in the Panama Canal: distribution, abundance and interactions with the exotic North American crab, *Rhithropanopeus harrisi*. *Aquatic Invasions* 6:339-345
- Kotta J., Ojaveer H., 2012, Rapid establishment of the alien crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) in the Gulf of Riga. *Estonian Journal of Ecology* 61:293-298
- Kruse I., Hare M. P., Hines A. H., 2011, Genetic relationships of the marine invasive crab parasite *Loxothylacus panopaei*: an analysis of DNA sequence variation, host specificity, and distributional range. *Biological Invasions* 14:701-715
- Mack R. N., Simberloff D., Lonsdale W. M., Evans H., Clout M., Bazzaz F. A., 2000, Biotic Invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10:689-710
- Milke L. M., Kennedy V. S., 2001, Mud crabs (Xanthidae) in Chesapeake Bay: claw characteristics and predation on epifaunal bivalves. *Invertebrate Biology* 120:67-77
- Normant M., Gibowicz M., 2007, Salinity induced changes in haemolymph osmolality and total metabolic rate of the mud crab *Rhithropanopeus harrisi* Gould, 1841 from Baltic coastal waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 355:145-152
- Petersen C., 2005, Range expansion in the northeast Pacific by an estuary mud crab – a molecular study. *Biological Invasions* 8:565-576

- Petrescu A.-M., Krapal A.-M., Popa O. P., Iorgu E. I., Popa L. O., 2010, Xenodiversity of decapod species (Crustacea: Decapoda: Reptantia) from the Romanian waters. *Travaux du Museum National d'Histoire Naturelle „Grigore Antipa“* 53:91-101
- Projecto-Garcia J., Cabral H., Schubart C. D., 2009, High regional differentiation in a North American crab species throughout its native range and invaded European waters: a phylogeographic analysis. *Biological Invasions* 12:253-263
- Roche D. G., Torchin M. E., 2007, Established population of the North American Harris mud crab, *Rhithropanopeus harrisi* (Gould 1841) (Crustacea: Brachyura: Xanthidae) in the Panama Canal. *Aquatic Invasions* 2:155-161
- Roche D. G., Torchin M. E., Leung B., Binning S. A., 2008, Localized invasion of the North American Harris mud crab, *Rhithropanopeus harrisi*, in the Panama Canal: implications for eradication and Spread. *Biological Invasions* 11:983-993
- Rodgers P. J., Reaka M. L., Hines A. H., 2011, A comparative analysis of sperm storage and mating strategies in five species of brachyuran crabs. *Marine Biology* 158:1733–1742
- Ruiz G. M., Hines A. H., Posey M. H., 1993, Shallow water as a refuge habitat for fish and crustaceans in non-vegetated estuaries: an example from Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series* 99:1-16
- Tavares M., 2011, Alien Decapod Crustaceans in the Southwestern Atlantic Ocean
- Tolley S. G., Brosious B. M., Evans J. T., III, Nelson J. L., Haynes L. H., Smith L. K., Burghart S. E., Peebles E. B., 2012, Freshwater inflow effects on larval fish and crab settlement onto oyster reefs. *Journal of Shellfish Research* 31:895-908

## Internetiallikad

Internet 1 -

<http://www.nobanis.org/MarineIdkey/Crabs%20and%20lobsters/RhithropanopeusHarrisi.htm>, 15.04.2014

Internet 2 - <http://invasions.si.edu/nemesis/browseDB/SpeciesSummary.jsp?TSN=98790>

27.04.2014

Internet 3 - <http://www.issg.org/database/species/ecology.asp?si=1217&fr=> 15.04.2014

Internet 4 - <http://www.issg.org/database/species/ecology.asp?si=1217&fr=1&sts=&lang=EN>  
15.05.2014

Internet 5 -

<http://www.envir.ee/orb.aw/class=file/action=preview/id=1169271/voorliigid+vees+veeb.pdf>

21.05.2014

Internet 6 - <http://www.envir.ee/89801> 21.05.2014

Internet 7 –

<http://www.envir.ee/orb.aw/class=file/action=preview/id=1170275/Vee+v%F5%F5rliikide+k%E4siraamat.pdf> 21.05.2014

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

Mina, Camilla Kastein,

*(autori nimi)*

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Invasiivse võõrliigi mudakrabi (*Rhitropanopeus harrisi*) levik ja ökoloogia“,

*(lõputöö pealkiri)*

mille juhendaja on Velda Lauringson,

*(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, **21.05.2014**