

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

Katariina Kurina

PEREKONNA LONTMUDIL (*PROTERORHINUS* SMITT, 1900)
INVASIOON JA NATURALISEERUMINE VÄLJASPOOL
LOODUSLIKKU LEVILAT

Bakalaureusetöö

Juhendaja: kaasprofessor Lauri Saks

TARTU 2022

Perekonna lontmudil (*Proterorhinus* Smitt, 1900) invasioon ja naturaliseerumine väljaspool looduslikku levilat

Võõrliikide levimine on käesoleva sajandi üks suurimaid looduskaitsete probleeme. Avalikkuseni jõuab ohtralt lugusid nii Eestis invasiivsest ameerika naaritsast, lusitaania teeteost, kanada kuldvitsast kui ka ümarmudilast. Ent märkimisväärne osa teabest Eestis elavate võõrliikide kohta ja nende mõjust keskkonnale tavainimeseni ei jõua. Nii on Läänemeres juba üle saja võõrliigi, kellest kõiki oskavad nimetada ilmselt üksikud. Üks hiljutisemaid Läänemerre jõudnud võõrliike on ida-lontmudil (*Proterorhinus semipellucidus*), kes jõudis siia Ponto-Kaspia regioonist (st Must-, Kaspia- ja Aasovi meri) tõenäoliselt põhja-invasioonikoridori (Volga jõgikonna ja seotud kanalite) kaudu. Kuna tegu on Eestile täiesti uue kalaperekonna esindajaga, siis ei teata temast ja tema potentsiaalsest mõjust siin kuigi palju. Sellest lähtub ka käesoleva töö eesmärk: koondada teavet perekond lontmudila päritolu, areali, ökoloogia ja invasiooni kohta, et saada ülevaade uue võõrliigi potentsiaalse mõju kohta Läänemeres. Võib arvata, et väikestest mõõtmetest ja madalast konkurentsivõimest tingitult ei ole ida-lontmudila ökoloogiline mõju, võrreldes näiteks ümarmudilaga, Eesti vetes kuigi suur.

Märksõnad: Ponto-Kaspia regioon, võõrliigid, perekond lontmudil, ida-lontmudil

CERCS: B260 Hüdrobioloogia, mere-bioloogia, veeökoloogia, limnoloogia

Invasion and naturalization of genus tubenose goby (*Proterorhinus* Smitt, 1900) outside the native range

Dispersal of non-indigenous species is one of the major problems of nature conservation in the current century. Many stories about invasive species in Estonia, like American mink, Portuguese slug, Canadian goldenrod or round goby, reach the public eye. However, public does not have an idea of a considerable part of Estonian non-indigenous species neither their impact. There are over hundred non-indigenous species in the Baltic Sea, which only few researchers can list. One of the most recent new species in the Baltic Sea is eastern tubenose goby (*Proterorhinus semipellucidus*), which made it here from Ponto-Caspian region

(including the Black Sea, Caspian Sea, Azov Sea) probably through the northern invasion corridor (Volga basin and connective canals). Whereas it is a new fish species (and genus) for Estonia, there is not much knowledge of eastern tubenose goby or its impact. The aim of this thesis is to concentrate information about origin, distribution, ecology and invasion of tubenose gobies and to predict eastern tubenose goby's impact in the Baltic Sea. It can be expected that because of the small size and low competitiveness, eastern tubenose goby's ecological impact in Estonian waters is not as great as round goby's for example.

Key words: Ponto-Caspian region, non-indigenous species, genus tubenose gobies, eastern-tubenose goby

CERCS: B260 Hydrobiology, marine biology, aquatic ecology, limnology

Sisukord

1. Sissejuhatus	6
2. Materjal ja metoodika.....	7
3. Mustast merest Läänemerre: Ponto-Kaspia päritolu võõrliigid ja nende levimine Läänemeres	8
3.1. Ponto-Kaspia regioon kui võõrliikide asuala.....	8
3.2. Läänemeri kui võõrliikidele sobiv asuala	10
3.3. Ponto-Kaspia päritolu võõrliikide mõju väljaspool nende looduslikku levilat.....	12
4. Perekonna lontmudil (<i>Proterorhinus</i> Smitt, 1900) süstemaatika.....	14
4.1. Perekonna lontmudil paiknemine elurikkuse süsteemis	14
4.3. Perekonna lontmudil liikide morfoloogiline eristamine	18
5. Perekonna lontmudil areaal	21
5.1. Marmor-lontmudil (<i>Proterorhinus marmoratus</i> (Pallas, 1918))	21
5.2. Ida-lontmudil (<i>Proterorhinus semipellucidus</i> (Kessler, 1877)).....	22
5.3. Lääne-lontmudil (<i>Proterorhinus semilunaris</i> (Heckel, 1837)).....	23
6. Perekonna lontmudil bioloogia	25
6.1. Lontmudilate elutsükel	25
6.2. Lontmudilate elupaik ja toitumine	26
7. Perekonna lontmudil invasiooniajalugu	29
8. Perekonna lontmudil naturaliseerumine väljaspool looduslikku levilat	32
9. Lontmudilate potentsiaalne mõju invasioonialadel.....	36
10. Järeldused	39
Kokkuvõte	41
Summary.....	42

Tänuavaldused	43
Kasutatud materjalid.....	44
Lisad	56
Lisa 1.....	56

1. Sissejuhatus

Võõrliikide levimine on käesoleva sajandi üks suurimaid looduskaitseprobleeme (Ojaveer *et al.* 2011). Võõrliikideks nimetatakse inimese abil väljaspoole looduslikku levilat levinud liike, invasiivsed on aga need võõrliigid, kes ohustavad kohalikke liike, -elupaiku ja väljakujunenud kooslusi (Masing 1992). Nende sagenenud introduktsoonide taga on eelkõige transpordi intensiivistumine ja võimalike transporditeede avamine. Võõrliikide mõju kohalikule ökosüsteemile on aga sageli ettearvamatult ja raskesti hinnatav.

Oluline osa terve maailma veelistest võõrliikidest pärineb Ponto-Kaspia regioonist. Sealsete liikide edu levimises ja naturaliseerumises väljaspool looduslikku levilat on tõenäoliselt tingitud nende plastilisusest nii elupaiga, toiduobjektide kui ka veekogu keemiliste ja füüsiliste omaduste suhtes. Sellise plastilisuse tekkele aitab omakorda kaasa Ponto-Kaspia regiooni väga liigendatud ja tugeva magevee sissevoolu mõjuga rannikuala, kus leidub palju erinevaid ning kiirelt muutuvate omadustega vee-elupaiku. Ponto-Kaspia regioonist pärinevate võõrliikide sekka kuuluvad näiteks ka Läänemerd asustavad ümarmudil (*Neogobius melanostomus* Pallas, 1814), muutlik rändkarp (*Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771)) ja ida-lontmudil (*Proterorhinus semipellucidus* (Kessler, 1877)).

2020. aasta sügisel püüti Eesti vetest (Põhja-Eesti rannikult, Sillamäelt) esimesed lontmudilad, kes molekulaarsete analüüside põhjal (Truuverk *et al.* 2021) määrati liigiks *Proterorhinus nasalis* (De Filippi, 1863) ja kellele eesti keeles anti nimeks ida-lontmudil. Hilisemad lontmudilate süstemaatikad ja areaali puudutavad uuringud viitavad lontmudila *Proterorhinus semipellucidus* (Kessler, 1877) levikule Volga jõgikonnas (Zarei *et al.* 2021, 2022), mis seab kahtluse alla ka Soome lahes esinevate lontmudilate liigilise kuuluvuse. Eelnevast tulenevalt on hetkel otstarbekas eestikeelset nime ida-lontmudil seostada nii liikidega *P. nasalis* kui ka *P. semipellucidus*. Aasta pärast esmaleide toimunud uuringute põhjal võib arvata, et liik on siin naturaliseerunud. Hetkel on täheldatud ida-lontmudila levikut Eesti vetes Narva lahe kogu ulatuses. Kuna tegu on Eestile uue perekonna ja liigiga, siis ei ole teada tema ökoloogiast, bioloogiast, areaalist jms kuigi palju. Käesoleva töö eesmärk on anda ülevaade perekonnast lontmudil ning analüüsida nende potentsiaalset mõju Eesti rannikumere kooslustele.

2. Materjal ja metoodika

Käesoleva töö koostamisel on kasutatud peamiselt teadusartikleid, kuid ka raamatuid ja veebilehekülgi. Artikleid ja raamatuid otsiti peamiselt teadusportaalide ResearchGate, Academia.edu, SpringerLink ja Wiley Online Library kaudu. Materjale valiti vastavalt nende asjakohasusele. Veebilehekülgi lugedes keskenduti nende usaldusväärsusele, kasutades vaid teadusliku taustaga allikaid (nt HELCOM).

Originaaljooniste tegemisel kasutati tarkvarasid R (versioon 4.0.3), ArcGIS Pro (versioon 2.6) ja Adobe Photoshop (CS5 Extended). Valik tehti materjali tüübi ja ensearengu seisukohast. Joonised 8 ja 9 on tehtud paketiga Leaflet tarkvaras R, kasutades GBIF andmebaase. Joonised 1, 12 ja 14 aga ArcGIS Pro-s tööriistaga *create features* (vastavalt joonisele *polygon*, *line* või *point*). Adobe Photoshop-i kasutati jooniste 10 ja 12 tegemisel ning teiste autorite jooniste kohandamisel.

3. Mustast merest Läänemerre: Ponto-Kaspia päritolu võõrliigid ja nende levimine Läänemeres

Globaalne kliimamuutus avaldab muuhulgas mõju ka merede soolsusele (Durack *et al.* 2012). Nimelt ennustatakse 21. sajandi lõpuks terve Läänemere temperatuuri tõusu 2 °C ja soolsuse langemist 2 ‰ võrra. Need faktorid võivad aga oluliselt võimendada võõrliikide negatiivset mõju kohalike ökosüsteemide struktuurile ja stabiilsusele (Meier *et al.* 2012). Nii võib magestumine muuta Läänemere sobimatuks elupaigaks kohalikele, merelist keskkonda eelistavatele liikidele, misjärel võõrliigid hõivavad vabanenud nišid (Pauli *et al.* 2018). Olukorra tõsidust süvendab asjaolu, et bioloogilise invasiooni intensiivsus kasvab järjepidevalt ja eksponentsiaalselt (Seebens *et al.* 2017).

3.1. Ponto-Kaspia regioon kui võõrliikide asuala

Üks võõrliikide päritolu tulipunkte on Ponto-Kaspia regioon, st Aasovi meri, Must meri, Kaspia meri ja neisse suubuvad jõgikonnad (*e.g.* Copilaş-Ciocianu *et al.* 2021; Cuthbert *et al.* 2018). Selle piirkonna liigid on viimasel ajal jõudsalt asustanud nii Lääne- ja Põhjamere mage- ja riimveelisi (Pauli & Briski 2018) kui ka Suure järvistu mageveelisi elupaiku Põhja-Ameerikas (Kocovsky *et al.* 2011).

Ponto-Kaspia regiooni liikide intensiivne levik Euroopa eri piirkondadesse algas Bij de Vaate jt (2002) andmetel ühenduskanalite (Volga-Don 1952, Volga-Balti kanalid 1964, Rein-Main-Doonau 1992) loomisega, mis soodustasid invasioonikoridoride teket (vt invasioonikoridore joonistel 1 ja 12). Liikide levimise edukust tõendavad asjaolud, et juba 2000. aastaks oli Läänemerest leitud 16 Ponto-Kaspia päritoluga liiki ja 70% 1985. – 2000. aastal Suure järvistusse invadeerunud võõrliikidest olid Ponto-Kaspia regiooni endeemid (Reid & Orlova 2002). 2016. aastal olid 15% (42 liiki) kõikidest Põhja- ja Läänemere ning 12% (23 liiki) Suure järvistu ja St. Lawrence'i jõe teadaolevatest võõrliikidest Ponto-Kaspia päritolu (Casties *et al.* 2016). Summaarselt oli aga sama aasta seisuga 44% Põhja- ja Läänemere ning Suure järvistu ühistest võõrliikidest jõudnud sinna Ponto-Kaspia regioonist (Casties *et al.* 2016).

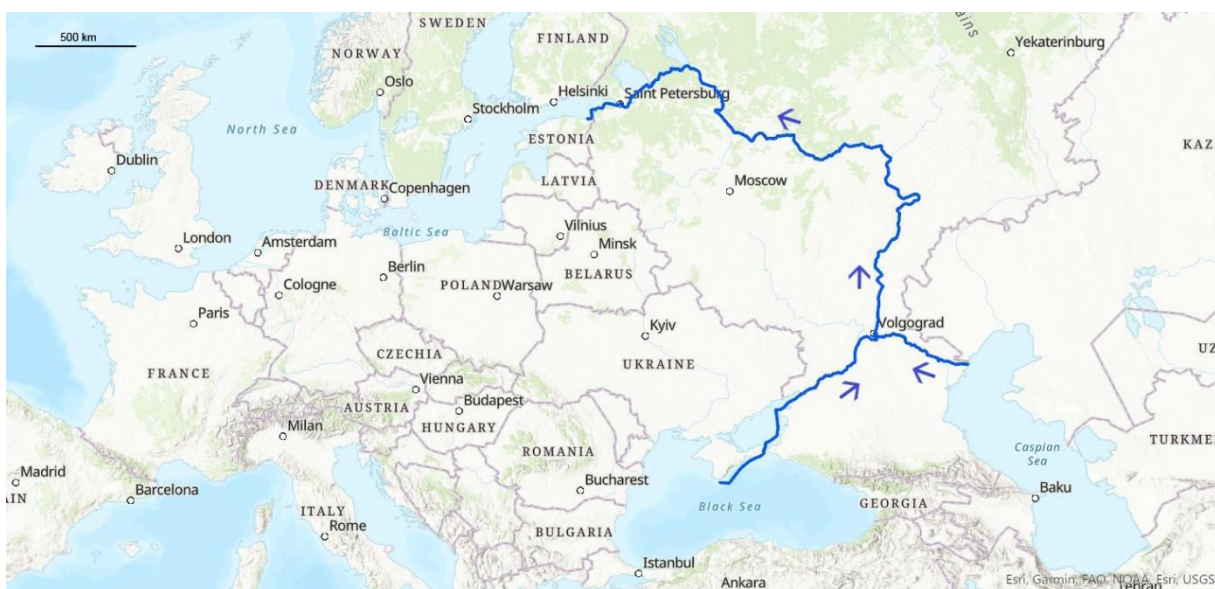
Niivõrd suur osakaal erinevate parasvöötme piirkondade vee võõrliikide seas näitab, et Ponto-Kaspia regiooni päritolu liigid on erakordselt edukad erinevate keskkonnatingimustega kohanemisel ja püsiasurkondade asustamisel.

Ponto-Kaspia regiooni liikidel on rohkelt kohastumusi, mis oluliselt soodustavad nende invasiooniedukust (Reid & Orlova 2002). Näiteks laialdasel invadeerumisel on oluline liigi paindlikus elupaigaomaduste suhtes. Nii võib Mustast merest pärit jõe-uusmudil (*Neogobius fluviatilis* (Pallas, 1814)) nii loodusliku areaali piires kui ka sellest väljaspool asustada liivasemaid kaldameresid, kuid ka kiirevoolulisi kruusase põhjaga jõgesid (Top *et al.* 2019). Iga sisseändaja ega sissetoodud võõrliik ei pruugi siiski püsiasurkonda moodustada. Naturaliseerumiseks on vajalik veel mitmete tingimuste sobivus uues elupaigas, nt piisav sobiva toidubaasi olemasolu. Seetõttu ei ole ka üllatav, et mitmed invasiivsed loomaliigid on toitumistüübilt generalistid (Geburzi & McCarthy 2018), nagu näiteks ka Ponto-Kaspia päritolu erinevaid elupaiku asustav ümarmudil. Ümarmudila võime valida toitu vastavalt kättesaadavusele on temalegi taganud laia leviku väljaspool looduslikku leviala (Brandner *et al.* 2013).

Veeorganismide invasiooni puhul on oluline meeles pidada ka veesoolsuse erinevustest tingitud takistusi. Paljudele Ponto-Kaspia regiooni liikidele on iseloomulik eurühaliinsus, mis võimaldab neil hakkama saada erineva soolsusega vetes (Cuthbert & Briski 2021). Nii võivad sellest piirkonnast pärinevad liigid ka vee soolsuse langemisega paremini hakkama saada kui näiteks Läänemerd looduslikult asustavad liigid (Paiva *et al.* 2018). Nimelt kui invasiivsete võõrliikide (näiteks *Pontogammarus maeoticus* (Sovinskij, 1894), *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939) kisklusmäär vee magestudes kasvab, siis kohalikel liikidel (näiteks *Gammarus salinus* Spooner, 1947) see langeb (Dickey *et al.* 2021).

Selliste kohastumuste peamise tekkepõhjusena pakkusid Reid ja Orlova (2002) välja liikide arenemise muutlikes keskkonnatingimustes. Ponto-Kaspia regioon on geoloogiliselt vana ja läbinud palju olulisi muutusi: mageveekogust (Sarmatia merest) kõrge soolsusega mereni (Tethyse mereni). Miljonite aastate jooksul on regiooni veekogude soolsus, veetase ja omavaheline ühendatus oluliselt varieerunud, mistõttu on seal kujunenud liigid kõrge keskkonna tolerantsiga. Paindlikus nii elupaiga substraadi, vee soolsuse ja -temperatuuri,

toiduobjektide kui ka paljude teiste tingimuste suhtes soodustab oluliselt Ponto-Kaspia päritolu liikide laialdast invadeerumist erinäolistesse ökosüsteemidesse.



Joonis 1. Põhja-invasioonikoridor liikide levikul Ponto-Kaspia regioonist Läänemerre. Nooled näitavad invasiooni suunda (originaal).

3.2. Läänemeri kui võõrliikidele sobiv asuala

Läänemeri kui pooleldi suletud ja vähese liikide arvuga ökosüsteem on võrdlemisi habras, mistõttu võib võõrliikide mõju siin osutuda küllaltki drastiliseks (Littfass 2019). Tegu ei ole aga sugugi uue probleemiga – võõrliigid on Läänemerre jõudnud juba aastasadu. Näiteks tutvustati 15. sajandil siia karpkala (*Cyprinus carpio*, L., 1758) (HELCOM 2022). Küll aga ei ole kõik uued liigid võõrliigid – paljud on jõudnud Läänemerre looduslikult, ilma inimese kaasabit. Sellist loomulikku levimist soodustab oluliselt viimase jääaja (70 000 – 10 000 a tagasi) ja nn väikese jääaja (14. sajand – 19. sajand) järgne kliimasoojenemine, mistõttu nihkuvad liikide areaalide piirid põhjasuunaliselt (Loodusveeb 2022). Kõik Läänemeres sedastatud Ponto-Kaspia päritolu võõrliigid Ojaveer jt (2011) ning HELCOM (2022) andmetel on toodud lisas 1. Võõrliigid jõuavad Läänemerre peamiselt kolme teguri – vesiviljeluse, laevanduse (Galil *et al.* 2014) ja jõgikondi ühendavate kanalite – tõttu (Holopainen *et al.*

2016). Kusjuures kaks viimast neist on peamised põhjused Ponto-Kaspia regiooni liikide siia jõudmisel (Holopainen *et al.* 2016).

Laevaliikluse intensiivistumine on oluliselt seotud jõgikondi ühendavate kanalite loomisega (Bij de Vaate *et al.* 2002). Võõrliigid, sh laevaliiklusega levivad, läbivad uude elupaika jõudmisel pudelikaela efekti (Blackburn *et al.* 2011), mille all mõistetakse asurkonna arvukuse olulist vähenemist mingi sündmuse tagajärjel. Antud kontekstis võib „sündmusteks“ pidada isendite ballastvette sattumist ja seal ellujäämist. „Pudelikaela“ läbinud asurkonnas jäävad ellu vaid vastupidavamad isendid, mis ühtlasi soodustab liigi edukat kohanemist uues keskkonnas (Blackburn *et al.* 2011).

Veekogusid ühendavate kanalite loomine hõlpsustab küll laevaliiklust, kuid samas soodustab märkimisväärselt võõrliikide invasioonikoridoride teket. Bij de Vaate kolleegidega (2002) on kirjeldanud kolme Ponto-Kaspia päritolu liigi invasiooni teekonda Euroopasse – lõuna-, kesk- ja põhja-invasioonikoridori (vt joonis 12). Kõikides invasioonikoridorides on oluline roll jõgikondi ühendavatel kanalitel. Invasioonikoridoridest ja kanalitest on täpsemalt kirjutatud 7. peatükis.

Võõrliigi naturaliseerumise edukus sõltub tugevalt kohalikest biootilistest ja abiootilistest teguritest (Roura-Pascual *et al.* 2011). Näiteks ümarmudilale muudab Läänemere sobivaks keskkonnaks piisavalt kõrged suvised rannikumere temperatuurid, kuid ka Läänemerele omane madal soolsus ja nõrk lainetus (Kotta *et al.* 2016). Madal liikide arvukus, mis on iseloomulik ka riimveelisele Läänemerele, tähendab aga ka väiksemat konkurentsi erinevatele ökoloogilistele nišsidele (Paavola *et al.* 2005).

Läänemeri on tuntud kõrge reostatuse poolest (ESRI 2022). Paljud võõrliigid on aga suurema reostatustaluvusega, mis tagab nende edu kohalike liikide ees (HELCOM 2022). Näiteks ei näi eutrofeerumine ümarmudila esinemise tõenäosust oluliselt mõjutavat (Kotta *et al.* 2016). Samas mõjutab eutrofeerumisega kaasnev toitainete, nt lämmastiku (N) ja fosfori (P), kontsentratsiooni ja primaarproduktiooni kasv ning hapniku sisalduse vähenemine oluliselt kohalikke kooslusi (Bonsdorff *et al.* 1997).

Nagu eelnevalt mainitud, siis Ponto-Kaspia regiooni tuntakse kui geoloogiliselt vana ja muutuva keskkonnaga piirkonda. Muutuv keskkond soodustab niši varieeruvust liigisiselt ja

annab seega tõuke liigitekkeks. Arvestades, et keskkonna muutused on pikaajalised, siis on ka kujunenud liikide nišid võrdlemisi varieeruvad. See on põhjustanud Ponto-Kaspia päritolu liikide plastilisuse keskkonna tingimuste suhtes. Läänemeri on seevastu aga geoloogiliselt võrdlemisi noor (alla 12 000 aasta vana), tunduvalt väiksema liigirikkuse, kuid Ponto-Kaspia regiooniga sarnaste oludega, mis teeb sellest invadeerumiseks sobiva sihtpunkti (Reid & Orlova 2002).

3.3. Ponto-Kaspia päritolu võõrliikide mõju väljaspool nende looduslikku levilat

Invasiivsete võõrliikide levimine ja seeläbi mõju natiivsetele ökosüsteemidele on üks suurimaid bioloogilise mitmekesisuse kadumise põhjustajaid maailmas (Emde *et al.* 2012). Sealjuures peetakse Ponto-Kaspia regiooni üheks oluliseimaks võõrliikide doonor-piirkonnaks (*e.g.* Copilaş-Ciocianu *et al.* 2021; Cuthbert *et al.* 2018). Edukate invadeerujatena iseloomustab selle piirkonna liike agressiivsus, kõrge kohastumis- ja sigimisvõime (Arbačiauskas *et al.* 2013), mis võib oluliselt kahjustada kohalikku ökosüsteemi ja majandust (Bax *et al.* 2008). Mõju ökosüsteemile võib avalduda nii toiduahelasse lülitumises, teiste võõrliikide introductseerimises kui ka abiootiliste tegurite muutmises.

Võõrliigi mõju kohalikule toiduahelale sõltub otseselt invadeeruja toitumisstrateegiatest ja valikulisusest toidu suhtes (Nurkse *et al.* 2016). Näiteks täheldati Ponto-Kaspia päritolu generalisti, ent peamiselt karpidest toituva, ümarmudila, invasiooni tagajärjel Gulborgsundi väina (Taani), et südakarplaste (*Cardiidae*) tihedus oli langenud 98% võrra (van Deurs *et al.* 2021). Samas on aga näidatud, et ümarmudil võib toituda ka teiste kalade marjast ja maimudest (Balshine *et al.* 2005). Selline lai varieeruvus toiduvalikus on võimaldanud ümarmudilal naturaliseeruda paljudes piirkondades nii Ameerikas kui ka Euroopas.

Otsene röövlus ei ole aga ainuke võõrliikide avaldatav mõju kohalikele toiduahelatele. Vähkide sekka kuuluvad lõhkjalalised ehk müsiidilised (*Mysidacea*) on paljude kalade primaarne toiduallikas, mistõttu on neid introductseeritud nii järvedesse kui ka reservuaaridesse (Borza 2014). Lõhkjalalised ise toituvad zooplanktonist, mistõttu võib nende invasioon

põhjustada toiduahela pikenemist ning seeläbi saasteainete akumulereerumist ja uute radade tekkimist parasiitide jaoks (Fink *et al.* 2012).

Võõrliikidel võib kohalikule ökosüsteemile olla ka kaudne mõju. Nii on näidatud, et lisaks biootilistele teguritele võivad Ponto-Kaspia päritolu võõrliigid oma elutegevusega avaldada mõju ka abiootilistele tingimustele (Ojaveer *et al.* 2002). Näiteks orgaanilist materjali filtreeriva muutliku rändkarbi invadeerumine Itaalia Como järve suurendas veekogu läbipaistvust kahelt meetrilt neljale ning vähendas sealset fosfori, nitraadi ja fosfaadi kontsentratsiooni (Binelli *et al.* 1997 Ojaveer *et al.* 2002 kaudu). Perekonna rändkarp (*Dreissena* Beneden, 1835) liigid on Läänemere rannikul tekitanud liivastele ja savistele pehmetele pinnastele kõvema substraadiga laiike (Olenin, Leppäkoski 1999 Ojaveer *et al.* 2002 kaudu). Muutused merepõhja substraadis võivad aga põhjustada selle sobimatust kohalikele liikidele.

Võõrliikide levimisega võib kaasneda ka uute parasiitide introductseerimine. Reini jões toitub invasiivne ümarmudil peamiselt samuti invasiivsest kirpvähilisest *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894). Viimasega koos levis Reini jõkke ka uus parasiitne kidakärssuss *Pomphorhynchus tereticollis* (Rudolphi, 1809) Meyer, 1932, kes nakatas ka kohalikku jõe-kirpvähki – *Gammarus pulex*'it (L., 1758). *G. pulex* organismis konkureeris *P. tereticollis* aga varasema parasiitse kidakärssussi *Pomphorhynchus laevis* 'ega (Müller, 1776). Parasiitide tugeva surve tõttu tõrjuti natiivne kirpvähk *G. pulex* aga Reini jõest välja. Kirpvähilised on mõlema parasiidi vaheperemehed, lõpp-peremeeste sekka kuuluvad näiteks kohalikud harilik pardkala (*Barbus barbus* (L., 1758)) ja turb (*Leuciscus cephalus* (L., 1758)), kelles parasiteerivad nüüd mõlemad kidakärssussid. Antud olukord võib viia kas mõlema parasiidi koos eksisteerimiseni Reini jões või kohaliku parasiidi välja tõrjumiseni (Emde *et al.* 2012). Kindlasti on mõlemal juhul oluline mõju ka peremeesliikide asurkondadele.

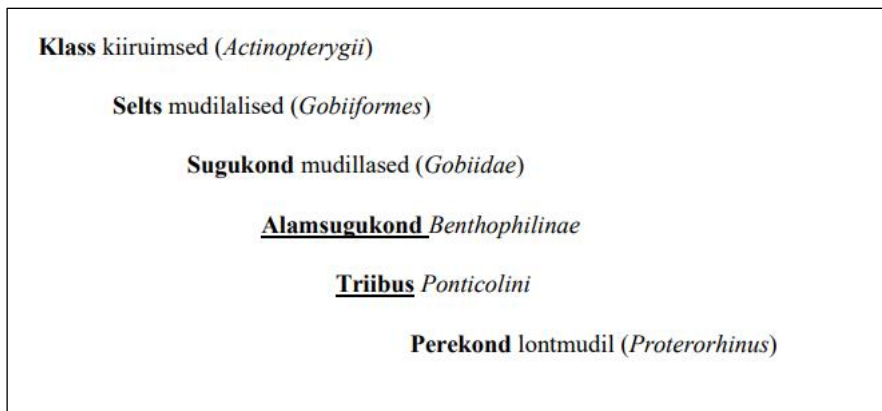
Võõrliikide sissetungi mõju majandusele võib avalduda nii olulistes kulutustes invasiooni ohjamisele, biosaaste kõrvaldamisele (Bax *et al.* 2008) kui ka kohalike kalavarude seisundi muutustes (Katsanevakis *et al.* 2014). 2011. aastal hinnati Suurbritannia kulutused magevee võõrliikide ohjamiseks 26,5 miljoni naelani (> 31 miljoni euron) aastas. Kuna võõrliikide invasiooni kiirus on kasvutrendis, siis tõusevad ilmselt ka kulutused vastavalt (Oreska & Aldridge 2011).

4. Perekonna lontmudil (*Proterorhinus* Smitt, 1900) süstemaatika

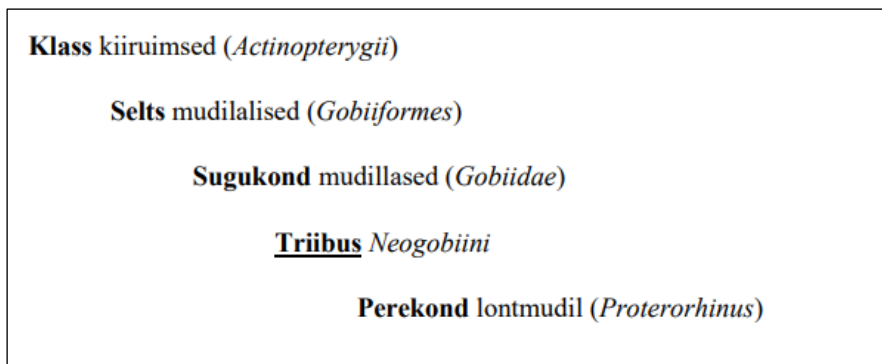
4.1. Perekonna lontmudil paiknemine elurikkuse süsteemis

Praegused teadmised kalade fülogeneesi kohta täienevad pidevalt ja seetõttu on käsitlus kalade süstemaatikast pidevas muutumises: erinevad autorid käsitlevad sugukondi ja alamsugukondi sageli erineva mahuga ning uurijate koolkondade vahel on tihti erisused. Lisaks täiustavad käesoleva sajandi alguses kasutuselevõetud molekulaarsed meetodid (e.g. Hebert *et al.* 2003) oluliselt varasemaid, peamiselt morfoloogilistel (ja vähesel määral ökoloogilistel) tunnustel põhinevaid, määranguid. Molekulaarsete tunnuste järjest jõulisem lisandumine süstemaatikasse võimaldab saada märksa tõepärasema pildi taksonite fülogeneesist. Samas kätkeb puudulike andmete interpreteerimine endas ka ohtusid ja võib (vähemalt ajutiselt) tekitada tähelepanuväärset segadust. Näiteks on alates 2009. aastast uuesti kasutusele võetud pikalt unustuses olnud mudillaste sugukonda kuuluv alamsugukond *Benthophilinae* Iljin 1927, mis hõlmab kolme triibust: *Neogobiini* (perekond *Neogobius*), *Ponticolini* (perekonnad *Babka*, *Mesogobius*, *Ponticola*, *Proterorhinus*) ja *Benthophilini* (perekonnad *Benthophilus*, *Casoisoma* jne) (Neilson & Stepien 2009a). Samas Stepien ja Tumeo (2006) on kirjeldanud perekonna lontmudil kuulumist triibusesse *Neogobiini* (vt joonised 2 ja 3), kus nende sõnutsi on 24 liiki 4 erinevast perekonnast (*Apollonia*, *Mesogobius*, *Neogobius*, *Proterorhinus*). Paraku põhjustab selline süstemaatiline vastuolu ebakõlasid paljude teadustööde vahel.

Üldtunnustatud taksonoomiline süsteem (Fricke *et al.* 2022) sedastab aga, et perekond *Proterorhinus* kuulub sugukonda mudillased (*Gobiidae* Cuvier, 1816), seltsi mudilalised (*Gobiiformes* Günther, 1880), klassi kiiruimsed (*Actinoperygii* Klein, 1885) (vt joonis 4).



Joonis 2. Perekonna lontmudil süstemaatika Neilson & Stepien (2009a) andmetel.



Joonis 3. Perekonna lontmudil süstemaatika Stepien & Tumeo (2006) andmetel.

4.2. Lontmudilate perekonnasisene süstemaatika ja nomenklatuur

Isendite taksonoomilise kuuluvuse korrektne määramine on oluline nii nende ökoloogia ja bioloogia uurimiseks kui ka vastavate asurkondade arvukuse ja ohustatuse hindamiseks. Võõrliikide puhul on isendite täpne määramine aga vajalik ennustamiseks nende invadeerumiskäitumist ja potentsiaalset mõju kohalikule ökosüsteemile (Neilson & Stepien 2009b). Sageli võib aga keskkonda ilmunud uute taksonite süstemaatiline määratlemine kujuneda üllatavalt keeruliseks ja selline on olukord ka lontmudilatega (Neilson & Stepien

2009a). Perekond lontmudila liikide morfoloogia on võrdlemisi kattuv ja varieeruv, mis ei võimalda liike väliste tunnuste põhjal piisava täpsusega määrata (Neilson & Stepien 2009b).

19. sajandi lõpuks oli perekonnas lontmudil kirjeldatud kokku 4 merelist- ja 3 mageveelist liiki (Neilson & Stepien 2009b). 1900. aastal käsitles Smitt esmakordselt taksonit lontmudil (perekond *Proterorhinus*) kui perekonna mudil (*Gobius* L., 1758) alam perekonda. Aastaid hiljem eraldas Berg (1916 Neilson & Stepien 2009a kaudu) *Proterorhinus*'e omaette perekonnaks ning 1949. aastal sünonümiseeris ta kõik perekonda kuuluvad taksonid (v.a *Proterorhinus semipellucidus*'e) liigiga marmor-lontmudil (*Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814)) (Berg 1949 Neilson & Stepien 2009a kaudu).

Käesoleva sajandi taksonoomilised uuringud põhinevad peamiselt molekulaarsetel analüüsidel. Mitokondriaalse DNA tsütokroom b (edaspidi cyt b) geeni sekventsil põhinev uuring (Stepien & Tumeo 2006) näitas, et marmor-lontmudil hõlmab endas siiski vähemalt kaht erinevat liiki. Musta mere mereline liik säilitas nime *Proterorhinus marmoratus*. Doonaus, Dnepris, teistes Euraasia mageveekogudes ja ka Suures järvistus elutsevale mageveelisele liigile taastati nimi *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837) (Stepien & Tumeo 2006). Mõned aastad hiljem, analüüsides lisaks cyt b järjestusele ka mitokondriaalse tsütokroom a oksüdaasi alamühikut I (edaspidi COI), tuuma geeni RAG1 ja morfoloogilisi karakteristikuid leiti, et perekonnas esineb kaks liini, mis lahkesid teineteisest ca 4,3 – 3,82 miljonit aastat tagasi. Esimene liin kätkeb merelist ja riimveelist elupaika nõudvat Mustas meres elavat *P. marmoratus*'t, teine liin aga mageveelisi liike: natiivselt Musta merd asustavat *P. semilunaris*'t ja Kaspia meres ning Volga jõgikonnas elavat *P. semipellucidus*'t (Neilson & Stepien 2009b). Arvestades Musta mere soolsuse suurt varieeruvust nii regionaalselt (nt 0 ‰ jõgedes kuni 18,2 ‰ Donuzlavi järves) (Manilo 2009 Sorokin *et al.* 2011 kaudu) kui ka sesoonselt (nt Chornaya jõe suudmes 9,72 ‰ kuni 18,32 ‰) (Ivanov 2006 Sorokin *et al.* 2011 kaudu), on leitud, et perekonna lontmudil liikide merelisteks ja mageveelisteks jagamine on ennatlik (Sorokin *et al.* 2011). Sorokin jt (2011) pakkusid välja kahe eurühaliinse liigi esinemist Mustas meres cyt b järjestuste analüüsi põhjal. Musta mere loodeosa lontmudilat tunnistatakse kui *P. semilunaris*'t, kirdeosa oma aga kui *P. marmoratus*'t. Peetakse tõenäoliseks ka kolmanda geneetilise liini (*P. nasalis* ja *P. semipellucidus* kui tema sünonüüm) esinemist Kaspia ja Aasovi jõgikondades.

P. nasalis’t ja *P. semipellucidus*’t käsitleti ligi kümme aastat sünonüümidenä. Selle aja jooksul leiti ka Läänemeres esimesed lontmudilad, kes molekulaarsetel andmetel määrati liigiks *P. nasalis* – ida-lontmudil (Truuverk *et al.* 2021). Seevastu Zarei kolleegidega (2021, 2022) määrasid Aasovi meres, Kaspia mere põhjaosas ja Volga jõgikonnas leviva liigi molekulaarsete andmete põhjal *P. semipellucidus*’eks, Kaspia mere lõunaosa endeemi aga *P. nasalis*’eks. See hüpotees ei kätke endas aga *P. nasalis*’e molekulaarselt kinnitatud esinemist Läänemeres (Truuverk *et al.* 2021), põhjustades seeläbi arusaamatusi liigi levimisteedekonnas. Kalade süstemaatika autoriteet- Eschmeyeri kataloog (Fricke *et al.* 2022) – tunnistab hetkel Zarei jt tööd, kuid mainib ka *P. nasalis*’t kui Läänemere võõrliiki (vt joonis 5).

2007. aastal kirjeldasid Freyhof ja Naseka Chornaya jõest Krimmi poolsaarel morfoloogiliste tunnuste põhjal uue endeemse liigi – krimmi lontmudila (*Proterorhinus tataricus* Freyhof, Naseka, 2007). Hilisemad molekulaarsed andmed ei näi aga kinnitavat krimmi lontmudila kui iseseisva liigi olemasolu ning sageli samastatakse teda marmor-lontmudilaga (Sorokin *et al.* 2011). Samas Eschmeyeri kataloogi (Fricke *et al.* 2022) järgi peetakse krimmi lontmudilat siiski valiidselt liigiks.

Klass kiiruismsed (<i>Actinopterygii</i>)
Selts mudilalised (<i>Gobiiformes</i>)
Sugukond mudillased (<i>Gobiidae</i>)
Perekond lontmudil (<i>Proterorhinus</i>)
Liik marmor-lontmudil (<i>Proterorhinus marmoratus</i>)
Liik lääne-lontmudil (<i>Proterorhinus semilunaris</i>)
Liik ida-lontmudil (<i>Proterorhinus semipellucidus</i>)
Liik <i>Proterorhinus nasalis</i>
Liik krimmi lontmudil (<i>Proterorhinus tataricus</i>)

Joonis 4. Perekonna lontmudil süstemaatika Eschmeyeri kataloogi andmetel (Fricke *et al.* 2022).

Arvestades eelpool mainitud kiireid muutusi perekond lontmudila süstemaatikas, on kasutusel erinevaid liigihüpoteese. Antud töös käsitletakse liike üldiselt nii nagu neid artiklites on mainitud, spekulatsioonide määrangute tõesuse tõenäosuse üle. Perekonna liike näeb joonistelt 5, 6 ja 7. Täpsustused liiginimes või nende sünonüümsuses on toodud vajaduspõhiselt.

4.3.Perekonna lontmudil liikide morfoloogiline eristamine

Lontmudilate silmatorkavaim erinevus teistest mudilatest on väljaulatuvad ninasõõrmed (vt lontmudilate ninamikke joonistel 5 – 7), millest tuleneb nii nende eesti- kui ka ladinakeelne nimi. Lontmudilate liigimäärangul ei peeta morfoloogilisi tunnuseid üldiselt tänapäeval piisavaks (Neilson & Stepien 2009b; Slynko *et al.* 2013), ent siiski on liikide vahel mõningased erinevused. Slynko kolleegidega (2013) on leidnud, et mere- ja mageveeliinide selja- ja pärakuuimede kiirte arvu erinevus on statistiliselt usaldusväärne. Kui mereliinil on keskmiselt 14 pärakuuime- ja 16 teise seljauime kiirt, siis mageveeliinil on vastavalt 13 ja 15 kiirt (ümardatud täisarvuni).

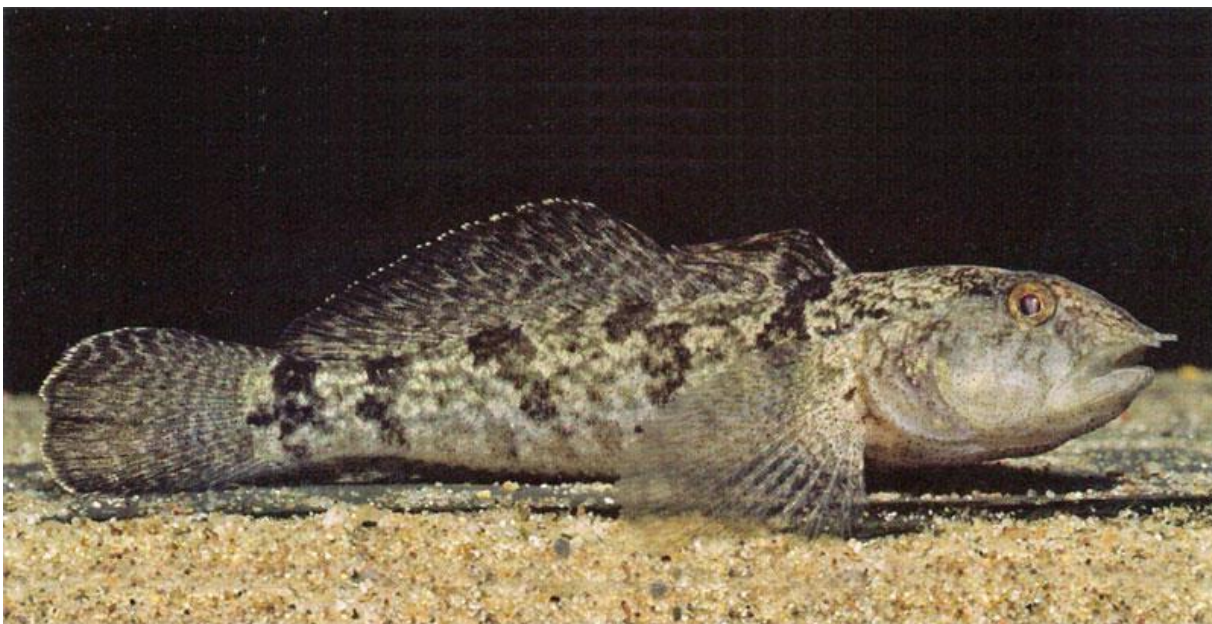
Kottelat ja Freyhof (2007) andmete põhjal võib aga öelda, et perekonna lontmudil liigisisene morfoloogiline varieeruvus on siiski võrdlemisi suur. Kuna peamised erinevused antud perekonna liikide vahel seisnevad tunnuste väärtuste varieeruvuse ulatuses, siis võivad morfoloogilised erisused tulla kasuks äärmuslike tunnustega isendite määramisel. Ometi ei tasuks sellele tugineda. Perekonna lontmudil liikide mõõtmed on toodud tabelis 1.

Tabel 1. Perekonna lontmudil liikide morfoloogilised tunnused Kottelat ja Freyhof (2007), Froese ja Pauly (2020)*, Sivkov ja Prodanov (2022)** andmetel. SL = *standard length* ehk kala pikkus ninamikust saba alguseni, HL = *head length* ehk pikkus ninamikust lõpusekaane lõpuni, ED = *eye diameter* ehk silma diameeter. Kottelat ja Freyhof (2007) on käsitlenud ida-lontmudilat kui *P. nasalis*’t.

	SL	HL	ED	Pärakuuime kiirte arv	Küljejoone soomused
Ida- lontmudil	≤ 90 mm	29 – 31 % SL-st	16 – 21 % HL-st	14 – 16	43 – 49
Lääne- lontmudil	≤ 90 mm	28 – 31 % SL-st	20 - 28 % HL-st	13 – 15 (16)	41 – 47
Marmor- lontmudil	≤ 110 mm *	24 – 28 % SL-st	18 – 20 % HL-st**	15 – 17	43 – 45



Joonis 5. Marmor-lontmudil. Foto: Lubomir Hlasek



Joonis 6. Lääne-lontmudil. Foto: Kottelat & Freyhof (2007)



Joonis 7. Ida-lontmudil. Foto: Katariina Kurina

5. Perekonna lontmudil areaal

Nii nagu lontmudilate süstemaatikas on ka nende levikus ja levikumustrites palju ebaselgust (Manilo 2020; Patzner *et al.* 2011). Oma roll on siin süstemaatika erinevatel koolkondadel, kuid samuti on olulisel kohal ka nende liikide vähene uuritus (Manilo 2020). Kahtlemata on aga tegu edukate invadeerujatega. Põhjuseid on ilmselt palju, nende seas nii Ponto-Kaspia regiooni liikide eurühaliinsus (Pauli & Briski 2018; vt ptk 1.1.) kui ka suur levikukiirus (Semenchenko *et al.* 2011).

5.1. Marmor-lontmudil (*Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1918))

Marmor-lontmudil (vt joonis 5) on Ponto-Kaspia areaaliga liik (Stepien & Tumeo 2006), kes asustab Egeuse merd, Musta merd, Aasovi merd (Patzner *et al.* 2011), Kaspia merd ning nimetatud merealadesse suubuvaid jõgikondi (Froese & Pauly 2020). Manilo (2020) andmetel on Mustas meres liik levinud eelkõige mereala loodeosa rannikumeres, sh Doonau deltas, Doonau ja Grygorivsky suudme vahelises rannikumeres ning Zmiinõi saare ümbruses (vt joonis 8).

Läänemerest püüti marmor-lontmudilateks määratud kalu esmakordselt 2007. aastal Soome lahe idaosast (Antsulevich 2007). Kuna vee soolsus selles piirkonnas on liigile sobiv, moodustus esmaleiu järgselt sinna ka nimetatud liigi püsiasurkond (Uspenskiy 2020). Mainitud leiud määrati liigiks marmor-lontmudil morfoloogiliste tunnuste põhjal, mis antud perekonna puhul võivad samas olla ekslikud (Neilson & Stepien 2009b). Esimene geneetiline analüüs Läänemere lontmudilatele tõendas aga ida-lontmudila populatsiooni olemasolu Läänemeres (Truuverk *et al.* 2021: käsitletud kui *P. nasalis*). Eelnevast tulenevalt võivad varasemad Läänemerest püütud lontmudilate määrangud olla ebatäpsed ja nende põhjal tehtud järeldused eksitavad.

Esimesed lontmudila leiud Suurest järvistust määrati samuti liiki marmor-lontmudil (Jude *et al.* 1992), molekulaarsed andmed kinnitavad aga hoopis lääne-lontmudila invasiooni

(Kocovsky *et al.* 2011) (vt joonis 9). See on hea näide sellest, kuidas ebatäpsused süstemaatikas ja määrangutes võivad põhjustada segadust ka liikide leviku hindamisel.

5.2. Ida-lontmudil (*Proterorhinus semipellucidus* (Kessler, 1877))

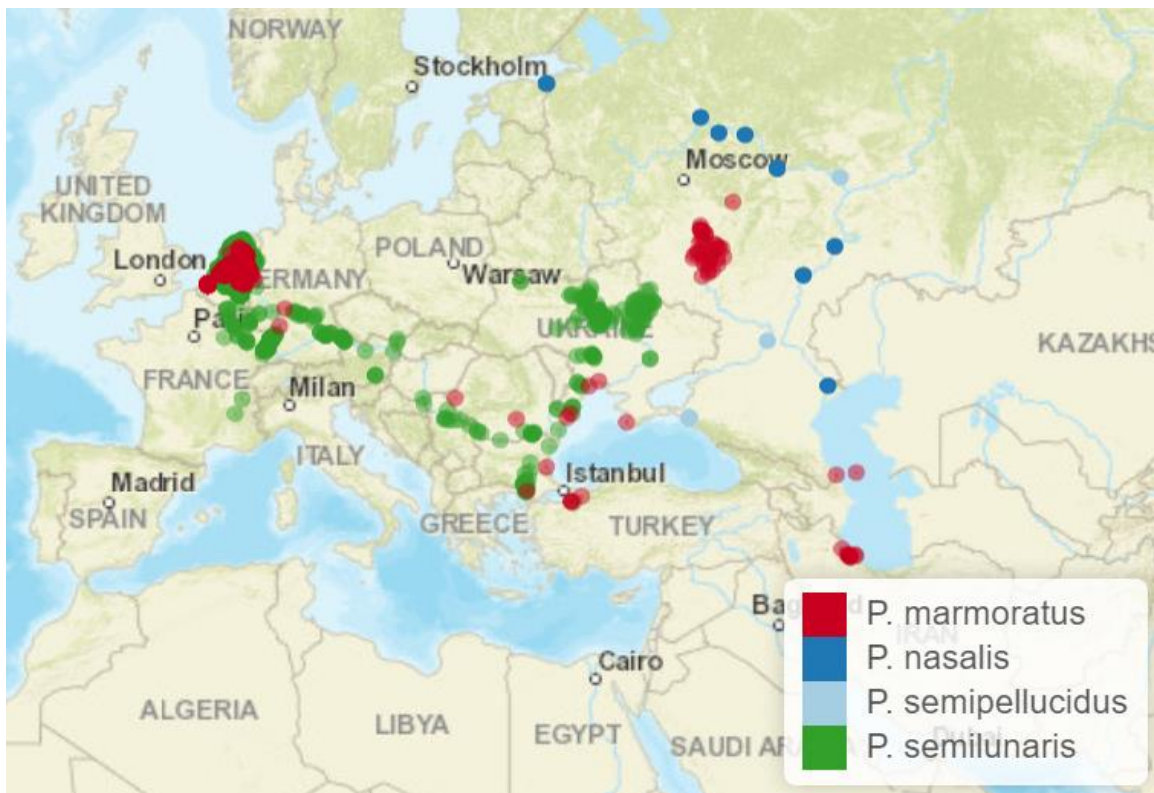
Kui veel alles hiljuti käsitleti *P. semipellucidus*'t ja *P. nasalis*'t kui sünonüüme, siis värsked uuringud heidavad sellele uut valgust. Zarei jt (2021, 2022) mainivad *P. nasalis*'t kui Kaspia mere lõunaosa endeemi, *P. semipellucidus*'t aga kui Aasovi meres, Kaspia mere põhjaosas ja Volga jõgikonnas levivat lontmudilat. Käesoleva töö autor peab võimalikuks, et Zarei jt (2021, 2022) kirjeldatud Lõuna-Kaspiat asustav liik (= *P. nasalis sensu* Zarei *et al.*) on pigem selle piirkonna endeem ning üks perekonna krüptilistest (ja ehk veel seni kirjeldamata) liikidest.

Manilo (2020) on käsitlenud Aasovi (sh Molochny suudme, Obitochna ja Berdianski lähedasi ning Svyashi järve) ja Kaspia mere lontmudilaid kui liiki *P. nasalis*. Samuti määrati esimesed Läänemere lontmudila leiud *P. nasalis*'teks (Truuverk *et al.* 2021).

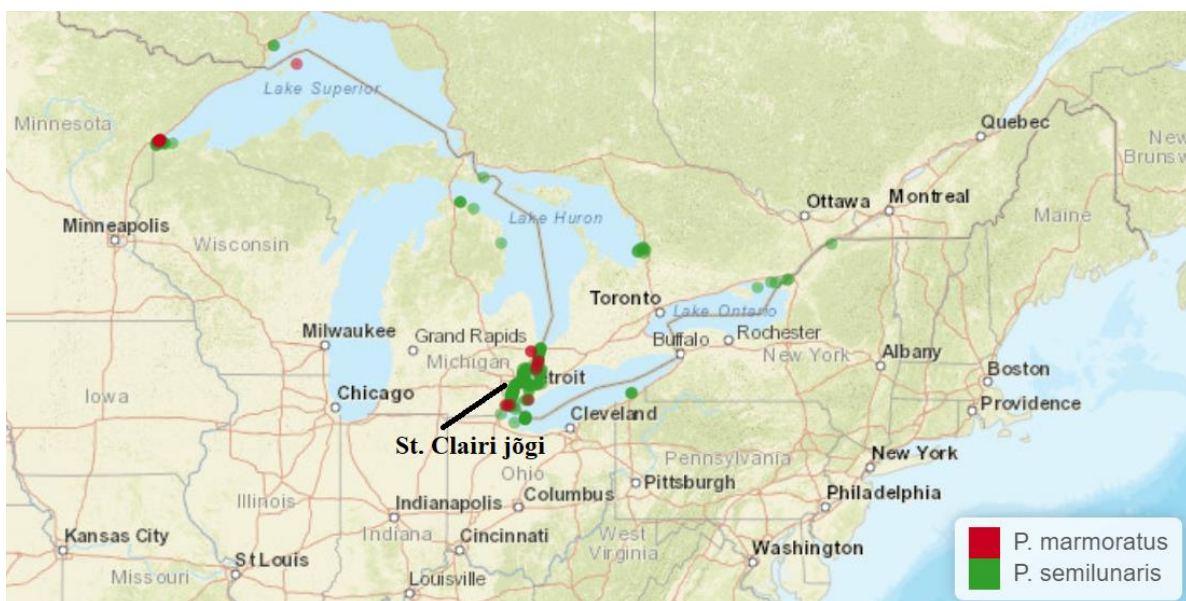
Proterorhinus semipellucidus (Kessler, 1877) on kirjeldatud Kaspia mere kaguosas Astrabadi lahte suubuvast Kasaru jõest (Iraan) ühe isendi põhjal (Froese & Pauly 2020). Leidub geneetilisi analüüse, mis viitavad, et erinevus *P. nasalis*'est on liiga väike, et eristada teda kui eraldi liiki, mistõttu ongi neid pikalt käsitletud sünonüümsetena (Neilson & Stepien 2009b). Teisalt tunnustavad osad autorid *P. semipellucidus*'t eraldiseisvana ja kirjeldavad teda kui võõrliiki Kaspia meres, Aasovi meres ja Läänemeres (Kvach *et al.* 2021) (vt joonis 8).

5.3. Lääne-lontmudil (*Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837))

Lääne-lontmudila (vt joonis 6) looduslik leviala asub Musta mere rannikuvetes ja sinna voolavates jõgedes (Manilo 2020), Egeuse mere põhja osas ja Marmara mere jõgikondades (Kvach *et al.* 2021). Jõgedes on liik looduslikult levinud Dnepri suudmes (kuni Trubizhi jõeni), Dnestri ja Lõuna-Bugi jõe kesk- ja alamjooksul, Doonau deltas (Kvach *et al.* 2021). Musta mere läänekaldal elab lääne-lontmudil Bulgaariale kuuluvates Kamchiya, Ropotamo, Veleka ja Rezovska jõgedes (Vassilev *et al.* 2012). Idakaldal asustab liik aga Gruusias asuvat Rioni jõgikonda, sh Paleastomi ja Inkiti järvesid (Smirnov 1986 Kvach 2021 kaudu). Teda on leitud ka Marytsia- ja Struma jõgedest, mis voolavad Egeuse mere idaossa (Froese & Pauly 2020). Lääne-lontmudil on Musta mere jõgede kaudu jõudsalt oma leviala laiendanud, asustades nüüdseks nii Lõuna-Saksamaa, Ungari, Tšehhi, Slovakkia, Poola, Austria kui ka Lääne- ja Põhjamere jõgikondi (Froese & Pauly 2020; Kvach *et al.* 2021). Põhja-Ameerikast püüti liiki esimest korda 1990. aastal St. Clairi jõest (Jude *et al.* 1992), hiljem on isendeid leitud pea kõikidest Suure järvistu järvedest (Kvach *et al.* 2021) (vt joonis 8 ja 9).



Joonis 8. Perekonna lontmudil levik Euroopas (originaal). Andmed: GBIF, Truuverk *et al.* 2021



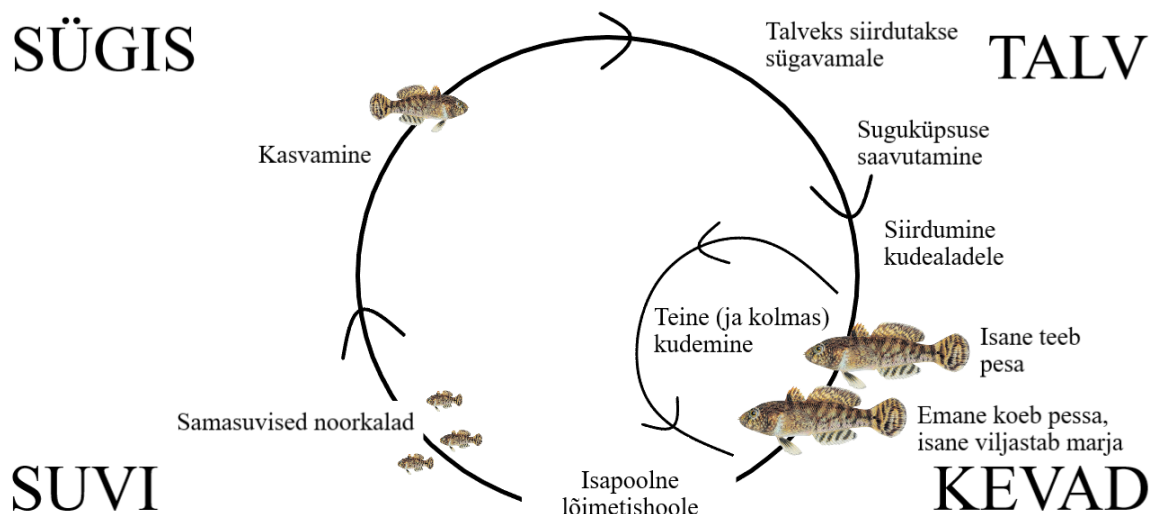
Joonis 9. Perekonna lontmudil levik Põhja-Ameerikas (originaal). Andmed: GBIF (2021). Tänaseks on kinnitatud, et teisi liike peale *P. semilunaris*'e Põhja-Ameerikas ei esine (Kocovsky *et al.* 2011).

6. Perekonna lontmudil bioloogia

Perekond lontmudil esindab bioloogia poolest üsna tüüpilist mudillast. Lontmudilate bioloogias märkimisväärseid erinevusi ei esine, mistõttu kirjeldatakse siin terve perekonna elutsükli ning biotoobi- ja toidueelistusi. Seejuures on tähelepanuväärne, et suurem osa perekonna bioloogia teadmistest pärinevad invasiooni käsitlevatest uuringutest. Loomade ökoloogia invasiivses ja natiivses areaalis võib aga erineda.

6.1. Lontmudilate elutsükkel

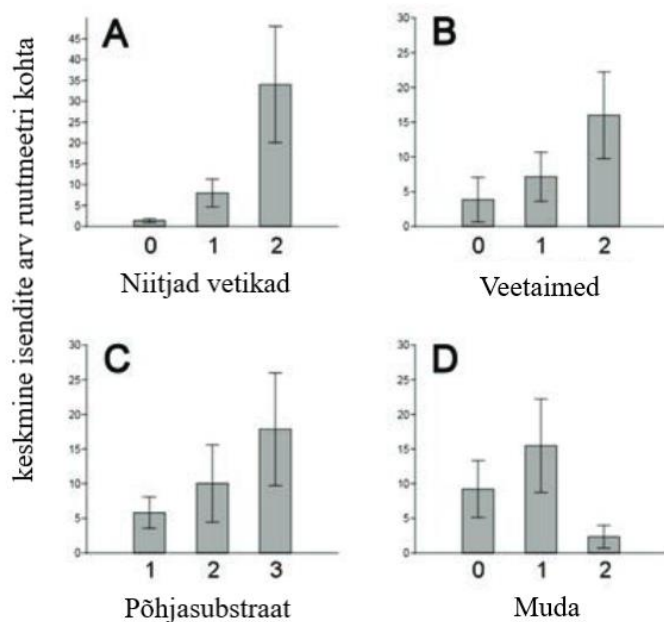
Varakevadel veetemperatuuri tõustes (vt joonis 10) ujuvad lontmudilad talvitumisaladelt, veekogu sügavamatest osadest, madalamasse kaldavette (Valová *et al.* 2015). Isased kalad jõuavad tõenäoliselt asurkonna soojaveeperioodi elupaika veidi enne emaseid, et sigimiseks sobivad territooriumid hõivata (Moskal'kova 1996 Grabowska *et al.* 2019 kaudu). Emane koeb isase varem ette valmistatud kivide vahelisse pessa, isane viljastab marja ja jääb hauet valvama (Valová *et al.* 2015). Kusjuures isapoolne lõimetishoole tõstab märkimisväärselt haude ellujäämust (Grabowska *et al.* 2019). Kudemisperiood kestab nii natiivses kui invasiivses areaalis aprillist juunini (Valová *et al.* 2015). Koetakse 2 – 3 korda hooaja jooksul ning esimesed noorkalad on kudepiirkondades märgatavad juba juulis (Grabowska *et al.* 2019). Hilissügisel siirduvad lontmudilad taas sügavamatele talvitusaladele, kus talve jooksul saavutavad ühesuvised kalad suguküpsuse (Valová *et al.* 2015). Kõigile lontmudila liikidele on iseloomulik suguküpsuse saavutamine juba esimesel eluaastal (Grabowska *et al.* 2019; Valová *et al.* 2015), mis tähendab, et kevadel ujuvad kaldavette sigima ka alles eelmisel aastal koorunud, ühesuvised kalad. Lontmudilate maksimaalne eluiga invasiivses areaalis on umbes kaks, natiivses aga neli aastat (Harka & Farkas 2006 Valova *et al.* 2015 kaudu). Sealjuures emaste eluiga on arvukate kudemiste tõttu sageli veidi lühem (Valová *et al.* 2015).



Joonis 10. Lontmudilate elutsükkel (originaal).

6.2. Lontmudilate elupaik ja toitumine

Lontmudilate liigid on elukoha ja toidu suhtes võrdlemisi paindlikud. Neid võib leida nii mere-, riim- kui ka mageveest, sh järvedest, paisuvetest, turbarabadest, kanalitest, ojadest, jõgedest ja nende suudmealadest (Ondračková *et al.* 2019). Eelistatult asustab lontmudil elupaiku, mis on kaitstud suurema tuule ja lainetuse eest, kus on rohkelt veetaimestikku ning mille põhi on vähemalt veidi kivine ja liivane (Kocovsky *et al.* 2011). Invasiivses areaalis (Soome lahe idaosa näitel) on Uspenskiy (2020) täheldanud positiivset korrelatsiooni lontmudila asurkonna tiheduse ning makrofütide ja niitjate rohevetikate esinemissageduse vahel. Samuti leiti, et lontmudilate arvukus oli positiivselt seotud kivide ning negatiivselt pehme põhjasubstraadi esinemisega proovipunktis (vt joonis 11). Samas, kui vetikate vähesus näib perekonna liikide levimist takistavat (Kocovsky *et al.* 2011), siis põhjasubstraat nii olulist rolli ilmselt ei mängi (Uspenskiy 2020). Lontmudilale sobivaimad tingimused on madalas vees sõltuvalt piirkonnast 1 – 2 m sügavusel (Kocovsky *et al.* 2011).



Joonis 11. Keskmine marmor-lontmudila tihedus sõltuvalt (A) niitjate vetikate rohkusest (0 – puuduvad, 1 – esinevad vähesel määral, 2 – rohked), (B) makrofüütide esinemisest (0 – puuduvad, 1 – esineb veealune taimeistik, 2 – esineb pilliroogu), (C) põhjasubstraadist (1 – liiv ja erineva suurusega kruus, 2 – kivid, 3 – kivide ja liivaga põhi), (D) muda (0 – puudub, 1 – vähesel määral, 2 – rohke). Kohandatud Uspenskiy 2020 andmetel.

Lontmudilad on toidu suhtes võrdlemisi paindlikud ning võivad vajadusel ühelt toiduobjektilt teisele üle minna (Ondračková *et al.* 2019). Ilmselt on see ka põhjuseks, miks nende toitumises on leitud piirkonndlikke erisusi. Näiteks Suures järvistus sööb invasiivne lääne-lontmudil vähilaadseid, ühepäevikuliste (*Ephemeroptera*), ehmesiivaliste (*Trichoptera*) ning kahetiivaliste (*Diptera*) vastseid ning harva kalamaime (French & Jude 2001). Samas Doonau jões (Bulgaaria osas) on selle kalaliigi peamine toiduallikas surusääsklaste (*Chironomidae*) vastsed, mida täiendavad kirpvähilised (*Ostracoda*), ehmesiivaliste (*Trichoptera*) ja ühepäevikuliste (*Ephemeroptera*) vastsed ning aerjalalised (*Copepoda*) (Adámek *et al.* 2007). Kiskjana ei kujuta lontmudil kohalikele kaladele ja nende marjale ilmselt suurt ohtu, kuid kindlasti võivad lontmudilad olla ise toiduks põhjalähedase eluviisiga kaladele (Vašek *et al.* 2014). Samas võivad lontmudilad konkureerida teise väikesemõõduliste kaladega elupaiga

pärast (Kocovsky *et al.* 2011). Seega on tõenäoline, et lontmudilate mõju toidukonkurendina, võrreldes näiteks üarmudilaga, võib teatud elupaikades olla võrdlemisi vähetähtis. Samas tuleb meeles pidada, et bioloogiliste invasioonide mõju võib sageli olla kaudsem kui otsese toidukonkurentsi või kiskluse ilmnemine võõrliigi ja kohaliku elustiku vahel.

7. Perekonna lontmudil invasiooniajalugu

Võrreldes teiste Ponto-Kaspia mudilatega iseloomustab lontmudilaid suhteliselt kiire levik (Semenchenko *et al.* 2011). Esimest korda täheldati lontmudilaid väljaspool looduslikku areaali 1965. aastal Doonau Austria osast (Ahnelt 1988), tänaseks on tegu aga Euroopas laialt levinud perekonnaga. Samas käsitleti 2006. aastani kõiki lontmudilaid ühe liigina (vt ptk 4), see aga seab kahtluse alla mitmed sellele eelnevad esmaleidude määrangud, mida ei ole hiljem molekulaarsete analüüsidega kontrollitud. Selguse huvides ei ole siiski käesolevas peatükis spekulieritud määrangutäpsuse tõenäosuse üle, vaid teave lontmudilate esinemisest on ära toodud vastavalt esialgsetele määrangutele (või hilisematele täpsustustele).

Võõrliikide, sh lontmudilate, invasiooniökoloogia seisukohast on Läänemerega üllatavalt hästi võrreldav magedaveeline Suure järvistu süsteem Põhja-Ameerikas. Wellandi kanali avamisega Kanadas Põhja-Ameerikas 1900. aastate keskel avati ka võõrliikide teekond Suure järvistusse (Holeck *et al.* 2004) ning 2019. aastaks asustas Suurt järvistut juba 188 võõrliiki (Sturtevant *et al.* 2019). Lääne-lontmudilat (esmase määrangu järgi marmor-lontmudilat) leiti esmakordselt Suurest järvistust 1990. aastal, täpsemalt St. Clairi jõest, mis ühendab Huroni ja Erie järvi (vt joonis 9), kuhu ta jõudis tõenäoliselt laevade ballastvetega (Jude *et al.* 1992). Uus võõrliik laiendas oma areaali Suures järvistus jõudsalt kõikidesse järvedesse. Lääne-lontmudila areaali laienemisel Suures järvistus peetakse tõenäoliseks rajajaefekti esinemist, sest järvedest on leitud vaid cyt b haplotüüp 4 esindajaid (Kocovsky *et al.* 2011; Neilson & Stepien 2009b). Rajajaefektist tingitud madal geneetiline mitmekesisus võib aga ohustada populatsiooni elujõulisust. Seega võib oletada, et kui St. Clairi emapopulatsioonist järvedesse isendeid ei lisandu, siis on pikas perspektiivis Suure järvistu lääne-lontmudila asurkond geneetiliselt vaesuv.

Ponto-Kaspia regiooni päritolu liikide invadeerumist Lääne-Euroopasse on seni seostatud (Bij de Vaate *et al.* 2002) eelkõige levimisega mööda lõuna-invasioonikoridori (vt joonis 12). Nimetatud rändetee olulisim osa on Rein-Main-Doonau kanal (Saksamaa), mille avamine 1992. aastal võimaldas võõrliikidel, sh lontmudilal, jõuda Lääne-Euroopa vesikondadesse (Landwüst 2006). Samas leiti lontmudilaid Tšehhist esmakordselt 1994. aastal Nové Mlýny veehoidlast, kuhu see võõrliik tõenäoliselt elusöödana introductseeriti. Need kalad määrati

marmor-lontmudilateks (Prášek & Jurajda 2005). Samuti määrati marmor-lontmudilateks esmaleiud Slovakkias asuvast Morava jõest (1996. a) ja Tšehhi-Austria-Slovakkia piirijõest Dyjest (1998. a) (Prášek & Jurajda 2005). Seevastu 1997. aastal leiti Rein-Main-Doonau kanalist vett saavast Lohbachi jõest Saksamaal kalad, kes määrati lääne-lontmudilateks (Landwüst 2006). Sellele järgnes lontmudilate kiire invasioon Saksamaa Maini jõkke (1999. a) (Kottelat & Freyhof 2007; Schadt 2000). 2002. aastaks olid lontmudilad jõudnud aga juba Hollandisse (Kottelat & Freyhof 2007) ning 2007 leiti neid esmakordselt Reini jõe Prantsusmaale kuuluvast osast (Manné & Poulet 2008).



Joonis 12. Ponto-Kaspia regiooni võõrliikide invasioonikoridorid. Punasega on märgitud lõuna-, rohelisega kesk- ja sinisega põhja-invasioonikoridor ning vastavalt mainitud lontmudilate esmaleiud (originaal).

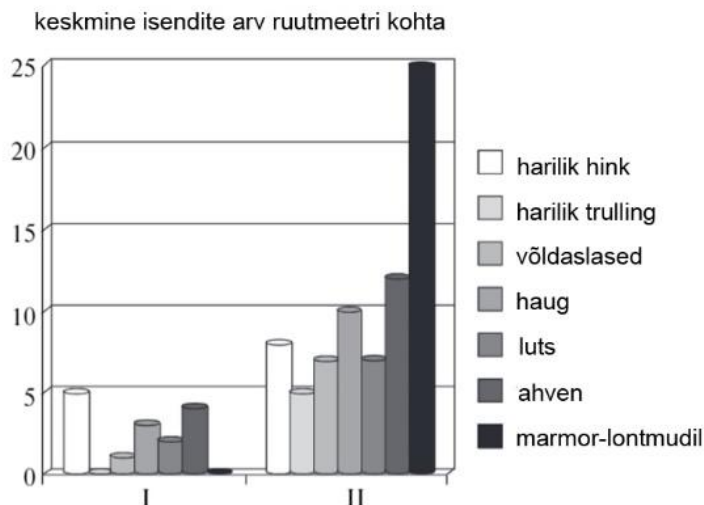
Lääne-lontmudil (esmase määrangu järgi marmor-lontmudil) jõudis Valgevene Prõpjatsi jõkke 2007. aastal tõenäoliselt Dniepri jõe Ukraina osa kaudu. Arvatakse, et liik jõudis sinna laevatamise teel Kiievi veehoidlast (Rizevsky 2007). 2008. aastaks oli lääne-lontmudil jõudnud Wisla jõkke Poolas, kuhu levimine toimus oletatavasti Prõpjats-Bug kanali kaudu. Huvitav on aga asjaolu, et 2007. aastal teda Bugi jõest ei leitud (Grabowska *et al.* 2008). Lääne-lontmudila levik Valgevenes ja Poolas vastab kesk-invasioonikoridorile (vt joonis 12), mille kohaselt toimub edasine levik Poolast lääne suunas (Bij de Vaate *et al.* 2002).

Kuigi lontmudilate levik põhja-invasioonikoridori kaudu leidis kinnitust märksa varem kui lõuna-invasioonikoridoril, on sellele lontmudilate levikusuunale suhteliselt vähem tähelepanu pööratud. Nimelt täheldati marmor-lontmudila areaali laienemist Volga suudmest ülesvoolu esmakordselt juba 1982. aastal, kui teda püüti Saratovi veehoidlast (Elanov *et al.* 1998 Slynko 2010 kaudu). Järgmised andmed lontmudila levikust põhja-invasioonikoridoril ilmnevad pea 20 aastat hiljem, kui liiki täheldati Cheboksary veehoidlas 2001. aastal (Kelvakina *et al.* 2008 Slynko 2010 kaudu). Rõbinski veehoidlasse jõudis marmor-lontmudil 2002. aastaks (Slynko 2010). Edasine invasioon viis liigi Soome lahe idaossa Neeva lahte (Antsulevich 2007). Põhja-invasioonikoridoril levivaid lontmudilaid on seni alati kirjeldatud marmor-lontmudilatena. 2021. aasta molekulaarsed analüüsid kinnitasid aga Soome lahe ida-lontmudila asurkonna olemasolu (Truuverk *et al.* 2021).

8. Perekonna lontmudil naturaliseerumine väljaspool looduslikku levilat

Uues keskkonnas peab invadeeruv liik edukaks kohanemiseks, püsimiseks, sigimiseks ja edasiseks levimiseks ületama mitmeid takistusi, milleks kõik ei ole suutelised (Blackburn *et al.* 2011). Võõrliigi asurkonda, kes on aga võimeline uues keskkonnas iseseisvalt edukalt sigima, nimetatakse naturaliseerunuks (Masing 1992). Naturaliseerumine on oluline aspekt hindamaks nii võõrliigi mõju uue elupaiga ökosüsteemile kui ka potentsiaalset invasiooni leviala. Võib arvata, et kiiresti ja edukalt iseseisvalt taastootva asurkonnani jõudnud liigil on potentsiaali ka edasi levida. Paraku on naturaliseerumise kestvust raske hinnata, sest invadeerumise täpse aja määramine on keeruline ning võõrliigi esmane märkamine sageli ajalise lõtkuga. Võõrliigid, kes püsivad asurkonda luua ei suuda võivad aga jääda sageli üldse märkamata.

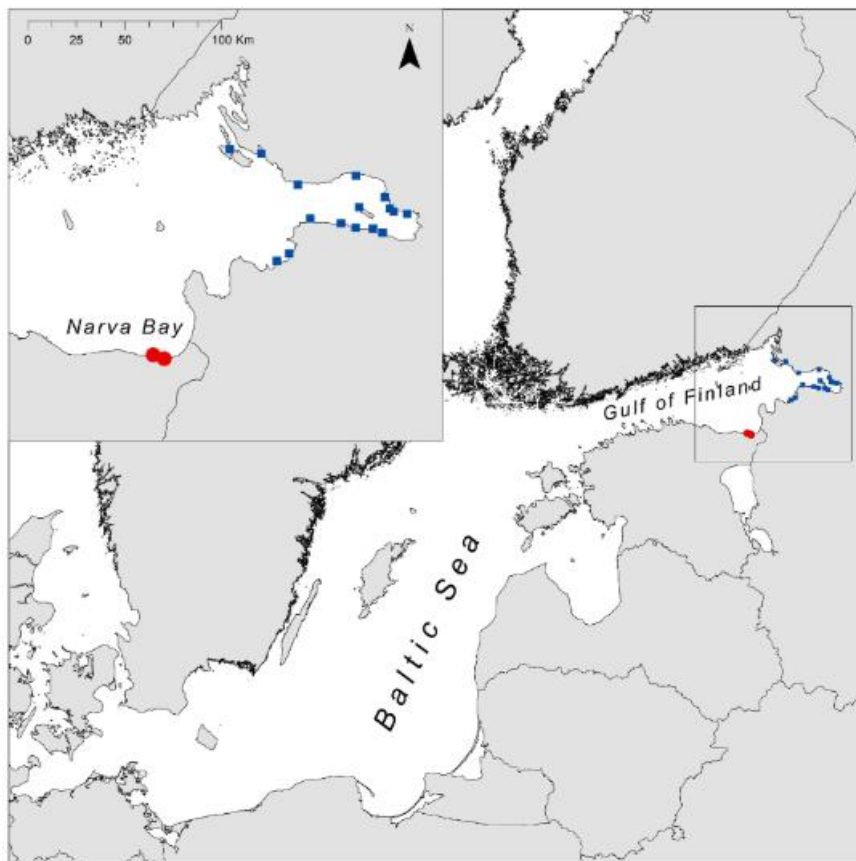
1982. aastal täheldati marmor-lontmudila esinemist Saraatovi veehoidlas, mis oli liigi esimene registreeritud leid Volga suudmest ülesvoolu (Elanoy *et al.* 1998 Slynko 2010 kaudu). Lontmudilate levikut piki põhja-invasioonikoridori põhjendatakse noorjärkude sattumisega laevade ballastvette ning ballastvee väljapumpamisega liigi jaoks uues keskkonnas (Uspenskiy 2020). Rõbinski veehoidlast (vt joonis 15) leiti lontmudilaid esmakordselt 2002. aastal. Populatsiooni vanuselise struktuuri ja dünaamika alusel arvatakse, et naturaliseerumine toimus seal vahemikus 2002 – 2004 (Slynko 2010). Seetõttu, eeldusel, et marmor-lontmudilat märgati tema invadeerumisega samal aastal, võib naturaliseerumise pikkuseks lugeda kuni kaks aastat. 2005. aastal oli populatsiooni tihedus 25 isendit ruutmeetri kohta, moodustades ca 40% kõigist uuritud piirkonna kaladest. Ent võrreldes liigirikkust ja -arvukust lontmudila eelses ja järgses Rõbinski veehoidlas tunnistati, et nähtavat negatiivset mõju kohalikule ökosüsteemile uuel liigil ei olnud. Vastupidi, hinnati (Slynko 2010), et marmor-lontmudil hoopis täiendas kohalikku kalakooslust (vt joonis 13). Ometi võib esialgsel hinnangul ka väga väikese mõjuga võõrliikide pikaajaline mõju olla prognoosimatu ning vajab kindlasti edasist seiret ja uuringuid, selgitamaks võõrliigi akumulatiivset mõju kohalikule ökosüsteemile.



Joonis 13. Muutused kalade koosluses Rõbinski veehoidlas enne (I) ja pärast (II) marmor-lontmudila invasiooni. Kohandatud Slynko (2010) andmetel.

Neeva lahest (vt joonis 15) kirjeldati marmor-lontmudil esimest korda 2006. aastal (Uspenskiy 2020). Uspenskiy (2020) jätab liigi määramisel endale eksimisruumi, tõdedes, et marmor-lontmudilat seostatakse rohkem mereliste ja riimveeliste elupaikadega ning et edasised molekulaarsed analüüsid on tingimata vajalikud. Hiljutised molekulaarsed uuringud kinnitavadki hoopis ida-lontmudila invadeerumist Soome lahte (vt joonis 14), mis seab kahtluse alla varasemate Soome lahe idaosa ja ka Rõbinski veehoidla lontmudilate morfoloogilistel tunnustel põhinevad määrangud (Truuverk *et al.* 2021). Siiski pakuti kohe pärast lontmudilate esmaleidu Neeva lahest välja (Antsulevich 2007), et invasioon toimus põhja-invasioonikoridori kaudu. Kuna aga marmor-lontmudila loomulikku levimist Rõbinski veehoidlast ülesvoolu pole dokumenteeritud (Slynko & Tereshchenko 2014), siis on tõenäoline, et lontmudilad jõudsid Neeva suudmesse ilmselt taas laevade ballastvetega (Uspenskiy 2020). Kõrge noorkalade arvukus ja erinevas suuruses täiskasvanud näitavad seda, et lontmudilad on leidnud endale sobivad tingimused toitumiseks ja kudemiseks (Uspenskiy 2020). 35% püükidest oli tegu väga arvuka või rohke, 38% aga keskmise arvukusega liigiga. Marmor-lontmudilat on leitud ka sealsete ahvenate (*Perca fluviatilis* L., 1758) maosisude uurimisel, mis viitab, et liik on lülitunud kohalikus toiduahelas olulisele kohale. Marmor-lontmudila asurkonda Soome lahe idaosas peetakse iseseisvalt taastootvaks alates 2011.

aastast. Seega on liik viie aastaga naturaliseerunud ning edasi ennustatakse liigi levimist lääne suunas (vt joonis 14). Lontmudila maimud võivad triivida vees prügi ja vetikate abil (Galanin 2012 Uspenskiy 2020 kaudu), mis soodustab oluliselt areaali laiendamist.



Joonis 14. Lontmudilate leiud Läänemerest Truuverk jt (2021) andmetel. Punased ringid tähistavad ida-lontmudilaid (molekulaarne määrang: Truuverk *et al.* 2021), sinised ruudud marmor-lontmudilaid (morfoloogiline määrang: Uspenskiy 2020).

Lääne-lontmudila invasioon Euroopast Suurde järvistusse (vt joonis 15) toimus tõenäoliselt 1990ndatel taaskord laevade ballastvetega. Lontmudilate arvukus ja erinevate pikkusrühmade esinemine leiupaikades viitasid, et tõenäoliselt sattus püükidesse mitme erineva kohordi kalu ja seetõttu eeldati, et leitud asurkonda võib pidada naturaliseerunuks (Kocovsky *et al.* 2011). Dyje jõest (Tšehhi, Austria, Slovakkia), mis on näha joonisel 15, leiti esimesed suguküpsed

lääne-lontmudilad 1999. aastal. 2000. aastaks jõudis liigi arvukus kõrgpunkti, vähenedes ja stabiliseerudes hiljem 2 – 3 aasta jooksul (Janáč *et al.* 2012). Stabiilne populatsioon viitab aga ka siin mõne aastaga naturaliseerunud asurkonnale.



Joonis 15. Neeva laht, Rõbinski veehoidla, Dyje jõgi, Suur järvistu (originaal).

9. Lontmudilate potentsiaalne mõju invasioonialadel

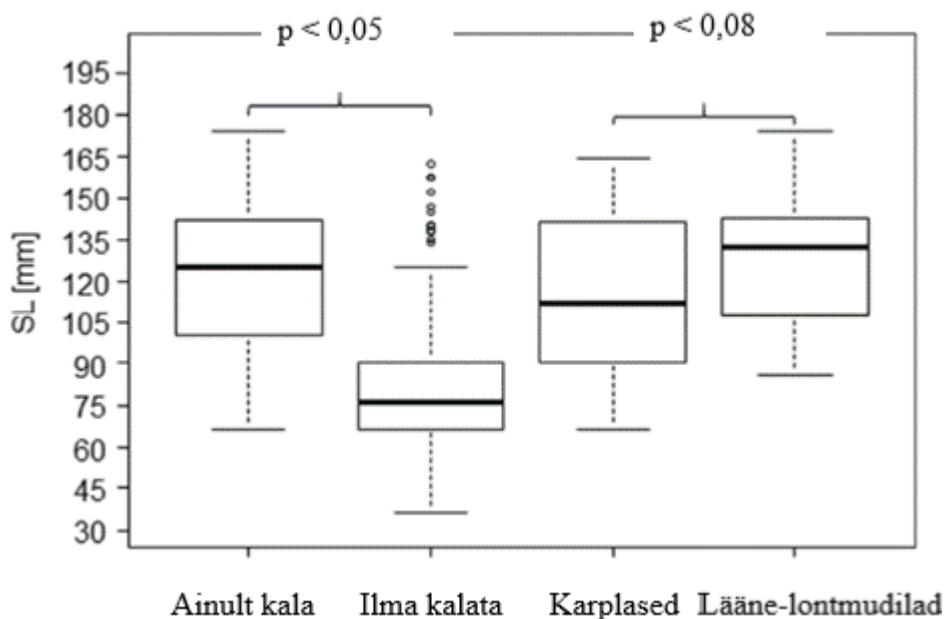
Võõrliigi mõju uues ökosüsteemis sõltub peamiselt tema arvukusest, troofilistest suhetest kohalike liikidega ja elupaigast. Perekonda lontmudil kuuluvate liikide mõju võib, olenevalt piirkonnast, kujuneda küllaltki märkimisväärses. Näiteks on lontmudilad arvukad või dominantsed liigid paljudes kooslustes väljaspool nende looduslikku levilat (*e.g.* Dawson *et al.* 2020; Slynko 2010). Lontmudilatele iseloomulik opportunistlik toitumine on omane kõige invasiivsematele võõrliikidele ning ka elupaigaeelistuses on täheldatud lontmudilate konkureerimist kohalike liikidega (Sakai *et al.* 2001). Sellegipoolest jäävad lontmudilad leviku kiiruse, arvukuse ja kisklusmäära poolest nii invasiivses kui ka natiivses keskkonnas alla mitmetele teistele võõrliikidele, nt ümarmudilale (Kocovsky *et al.* 2011).

Lontmudilad elutsevad madalas, eelistuslikult taimestikurohkes rannikuvees, mis on mitmete liikide toitumis- ja sigimisala (Dawson *et al.* 2020). Sellest tulenevalt võib tekkida konkurents kohalike liikidega. Näiteks on Suures järvistus täheldatud konkurentsi elupaiga ja sigimiskohtade suhtes lontmudila ning erinevate perekonna pärisdarter (*Etheostoma Rafinesque*, 1819) liikide vahel (Kocovsky *et al.* 2011). Samas võivad lontmudilad uues keskkonnas kujuneda ka ise atraktiivseks saakobjektiks, muutes seeläbi välja kujunenud toiduahelate struktuuri. Nõnda on välja pakutud, et lontmudilate lisandumine madala rannikuvee toiduahelasse võib suurendada selle veeala atraktiivsust röövkalade jaoks (Všetičková *et al.* 2018).

Lontmudilad on toitumistüübilt generalistid ning võivad vajadusel toituda väga erinevatest toiduobjektidest (Ondračková *et al.* 2019). Lisaks sellele, et vähene valivus toiduobjektide osas tagab lontmudilaile invasiooniedukuse võib plastilisus toiduobjektide valikul viia toidukonkurentsi tekkele võrdlemisi suure osaga kohalikest loomaliikidest. Näiteks on Suures järvistus täheldatud lontmudila toiduobjektide kattumist paljude kohalike pärisdarteri, karedarteri (*Percina Haldeman*, 1842), sõgesäga (*Noturus Rafinesque*, 1818) ja võlda (*Cottus L.*, 1758) liikidega. Toidukonkurentsi subjektiks on peamiselt selgrootud (Kocovsky *et al.* 2011). Seega võib lontmudilate arvukas esinemine mõjutada märkimisväärselt väga erineva toitumistüübiga kalaliikide asurkondi. Erinevalt aga mõnest väga suure ökoloogilise mõjuga võõrliigist, nt ümarmudilast, ei ole lontmudila toidus kalamari kuigi oluline (Vašek *et al.*

2014). Sellegipoolest on leitud, et kohati söövad lontmudilad siiski ümarmudila marja ja maima (French & Jude 2001). Nii lontmudilad kui ka ümarmudil on paljudes kooslustes üksteisega konkureerivad liigid, mistõttu võiks oletada, et mõlema võõrliigi esinemine samas koosluses viib summaarselt ökoloogilise mõju vähenemiseni. Siiski on täheldatud, et kohalikule ökosüsteemile on laastavaim nimetatud liikide kooseksisteerimine. Nimelt on leitud, et üksnes lääne-lontmudila introduksioon Dyje jõkke vähendas selgrootute tihedust 15% võrra, ent kui koosluses esines ka ümarmudilaid, siis langes selgrootute tihedus lausa 36% (Mikl *et al.* 2017). Kusjuures lontmudila invasioon võib põhjustada ka kohalike saakloomadest selgrootute kehasuuruse muutust. Uuringud on näidanud, et rõngusside (*Annelida*), vähilaadsete (*Crustacea*) ja ehimestiivaliste (*Trichoptera*) kehasuurus võib lontmudila invasiooni tõttu väheneda, kiililistel (*Odonata*) aga suurenda (Mikl *et al.* 2017).

Ka lontmudila kui saaklooma toiduahelasse lülitumine võib omada laiemat mõju ökosüsteemile. Lontmudilad põhjustavad muutusi toiduahela struktuuris, mis võib viia muutusteni nii kohalike kiskjate kasvus (Hensler & Jude 2007) kui ka füsioloogilises konditsioonis (Crane *et al.* 2015). Nimelt võib muidu peamiselt selgrootutest toituv ahven võimalusel süüa toitvamaid lontmudilaid (vt joonis 16). Lülitumine kalatoidule põhjustab aga kehasuuruse tõusu ning kõrgeenenud energiavajadust, mistõttu lontmudilate puudusel hakatakse sööma ka teisi kohalikke väiksemaid kalu (Všetičková *et al.* 2018).



Joonis 16. Ahvena kehasuuruse sõltuvus kalatoidust. SL = *standard length* ehk kala pikkus ninamikust saba alguseni. Kohandatud Všetičková *et al.* 2018 andmetel.

Economidis (1995) andmetel on lontmudilad mõnes oma natiivses asualas inimese põhjustatud elupaiga muutuste tõttu ohustatud. Näiteks on lääne-lontmudil Kreekas seadusega kaitsealune liik. Kehvad tingimused natiivses areaalis võib olla aga üks levikut soodustavatest aspektidest. IUCN (2022) andmetel on nii marmor-lontmudil, lääne-lontmudil kui ka *Proterorhinus nasalis* soodsas seisundis (LC – *least concern*). Kusjuures selle kohaselt kuulub krimmi lontmudil kategooriasse „kriitiliselt ohustatud“ (CR – *critically endangered*).

10. Järeldused

Molekulaarsete meetodite täienemine võimaldab luua süstemaatikasse korda ja selgust. Nii on perekonna lontmudil süstemaatika viimase 20 aasta jooksul märkimisväärselt muutunud. Kiirete muutustega kaasneb aga paratamatult omajagu segadust – liikide *P. nasalis* ja *P. semipellucidus* eristamine ning areaalide määratlemine on paraku siiani ebaselge ja vastuoluline teema. Selliste süstemaatiliste segaduste vältimist toetaks kindlasti tugev rahvusvaheline koostöö. Kindlasti vajab lontmudilate süstemaatika ja sellest tulenevalt ka levik edasist uurimist, selgitamaks näiteks liigipiire *P. nasalis*'e ja *P. semipellucidus*'e vahel ning interpreteerimaks perekonna võimalikku varjatud liigirikkust.

Süstemaatilise segaduse tõttu on ka lontmudila liikide levikus ebaselgusi. Näiteks on paljud lontmudilate esmaleiud määratud kõigepealt marmor-lontmudilateks, hilisemate molekulaarsete andmete põhjal aga lääne-lontmudilateks. Üldiselt on leitud, et kuigi tegu on jõudsalt areaali laiendava perekonnaga, mille liigid võivad mõjutada erinevaid kooslusi, siis ei ole lontmudilate mõju kohalikule ökosüsteemile nii suur kui näiteks ümarmudilal. Sellegipoolest on oluline uurida lontmudilate lülitumist ökosüsteemidesse väljaspool looduslikku levilat, sh Eestis.

Tõenäoliselt pärinevad Eesti lontmudilad Neeva lahe asurkonnast, kuhu jõuti põhja-invasioonikoridori kaudu. Eesti vetes on hetkel teada ida-lontmudila esinemine kogu Narva lahe ulatuses, kuid võib arvata et levik lääne suunas jätkub (Saks *et al. pers. comm.*). Lontmudilad (sh ida-lontmudil) eelistavad kiviklibuse-kruusase põhja ning vetikatega elupaiku. Arvestades aga Eesti rannikule iseloomulikku kiviklibust põhja ning eutrofeerumisega sagenevaid vetikate õitsenguid, võib oletada, et keskkond on uuele liigile sobiv.

Tõenäoliselt ei ole ida-lontmudila mõju Läänemeres nii drastiline kui on olnud ümarmudilal. Väikeste mõõtmete tõttu ei toitu ta üldiselt kaladest ega ka nende marjast. Lisaks ei iseloomusta ida-lontmudilat ümarmudilale omane agressiivsus konkurentsiks kohalike liikidega. Sellegipoolest ei tasu tema mõju alahinnata. Arvestades lontmudilate kõrget sigivust, võib ta siiski kujutada nii toidu- kui ka elupaiga konkurentsi meie sarnaste nišsidega

liikidele. Selline oht võib avaneda näiteks kruusast ja kivist põhja ning surusääsklaste ja ühepäevikuliste vastseid eelistavale võldale (*Cottus gobio* L., 1758) (Kalapeedia 2014).

Kui ida-lontmudil lülitub toiduahelasse saakloomana (nt ahvena toiduobjektina) ja röövkalad eelistavad uut liiki endistele saakloomadele, siis võib kisklussurve viimaste asurkondadele väheneda ning see võib, vähemalt teoreetiliselt, seniste saakloomade arvukust tõsta. Juhul kui tõusnud arvukusega populatsioonide seas on liike, kes jagavad nišše ida-lontmudilaga, siis võiva nad konkurentsi kaudu lontmudilate arvukust veelgi vähendada või lausa välja tõrjuda. Vähenenud röövlus võib aga juhtida endise saaklooma ökolõksu, kus arvukus küll esialgu tõuseb, ent ressursside nappuse tõttu seejärel järsult langeb.

Arvestades teoreetilist levimistrajektoori Ponto-Kaspia regioonist Läänemerre, siis kuuluvad Eesti põhjaranniku, Neeva lahe ja Rõbinski veehoidla lontmudilad ilmselt kõik samasse liiki. Läänemere asurkonna molekulaarsed uuringud kinnitavad ida-lontmudila levikut (Truuverk *et al.* 2021). Venemaa uuringute põhjal võib aga öelda, et olulist negatiivset mõju siinsel lontmudilal esialgu veel ei ole. Rõbinski veehoidlas tõdeti hoopis, et lontmudil tõstis nii liigikui ka isendirikkust. Seetõttu ei ole ilmselt karme tõrjemeetmeid Eestis koheselt vaja rakendada. Siiski on vajalikud iga-aastased seired ning hinnangud kohaliku ökosüsteemi mõjule.

Kokkuvõte

Ponto-Kaspia regioon on üks võõrliikide päritolu tulipunkte. Sealsete liikide invadeerumise edukuse taga on palju põhjuseid, sh jõgikondi ühendavate kanalite avamine, mis on oluliselt kaasa aidanud invasioonikoridoride kujunemisele. Lisaks hõlbustab Ponto-Kaspia regiooni liikide levimist ja naturaliseerumist neile iseloomulik plastilisus nii keskkonna kui ka toidu suhtes. Sellised tunnused on omased invasiivseimatele võõrliikidele, kes võivad märkimisväärselt ohustada kohalikku ökosüsteemi, mõjutades nii abiootilisi kui ka biotilisi tegureid.

Suur osa Läänemere võõrliikidest pärineb Ponto-Kaspia regioonist. Madal liikide arvukus, eutrofeeruv ja riimveeline keskkond Läänemeres on Ponto-Kaspia regiooni liikidele soodsad tingimused. Läänemeri on aga pooleldi suletud süsteem, mistõttu ka väiksemad mõjutused võivad mõjuda küllaltki drastiliselt.

Ponto-Kaspia päritolu perekond lontmudil (*Proterorhinus*) on võrdlemisi ebaselge süstemaatika ja areaaliga. Põhjuseks on pidevalt muutuvad liigihüpoteesid, mistõttu on paralleelselt kasutusel mitmeid käsitusviise. Küll on aga teada, et vähemalt üks liik antud perekonnast – lääne-lontmudil (*P. semilunaris*) – on alates 1990ndatest järjepidevalt oma areaali laiendanud. Nimetatud liik võib muuta kohalikku toiduahelat ja pakkuda otsest toidu – ning elupaiga konkurentsi teistele kalaliikidele. Paljudes kooslustes on tegu rohke või isegi dominantse liigiga.

Läänemere uus võõrliik ida-lontmudil (*P. semipellucidus*) ei kujuta endast ilmselt esialgu märkimisväärselt ohtu. Kuigi tema elutsükel on võrdlemisi sarnane teiste (sh invasiivsete) mudilatega, siis ei iseloomusta ida-lontmudilat agressiivsus konkurentsis kohalike liikidega. Lisaks on tegu võrdlemisi väikese mudilaga, kes ei toitu teistest kaladest. Andmeid liigi bioloogiast Läänemere kontekstis on väga vähe, seetõttu on oluline seirete jätkamine ning tema mõju ökosüsteemile jälgimine ja analüüsimine.

Summary

Ponto-Caspian region is considered as a hotspot of invasive species' origin. There are many reasons behind the success of Ponto-Caspian invaders, including opening of the waterway canals, which have contributed to Ponto-Caspian invasion corridors. In addition, high tolerance for environment and food objects are few of the main drivers for successful distribution and naturalization of the Ponto-Caspian species. These characteristics also describe the most invasive non-indigenous species. Non-indigenous species may considerably affect local ecosystem, by both biotic and abiotic characteristics.

A great proportion of non-indigenous species in the Baltic Sea originates from the Ponto-Caspian region. Low species richness, eutrophication and brackish water in the Baltic Sea are advantageous conditions for the Ponto-Caspian species. Unfortunately, the Baltic Sea is semi-enclosed system and even minor influences may cause major changes.

Tubenose gobies (*Proterorhinus* spp.), originated from the Ponto Caspian region, have their systematics and distribution rather scattered. The main cause is constantly changing species hypotheses, which is why there are different hypotheses used at the same time. However, at least one species of the genus – western tubenose goby – has consistently extended its distribution since the 1990's. Named species may alter local food web and compete for food and habitat with native species. In many communities, the western tubenose goby has become an abundant or even dominant species.

Eastern tubenose goby as a new species in the Baltic Sea, probably does not hold a considerable threat. Even though its life cycle is relatively similar to the other (including invasive) gobies, eastern tubenose gobies are not so aggressive as competitors. In addition, it is quite a small goby, which is why it does not feed on other fishes. Nonetheless, it is relevant to continue monitoring and analysing the impact of tubenose gobies on the ecosystem.

Tänuavaldused

Autor tänab südamest juhendajat Lauri Saksa ning teisi Tartu Ülikooli Eesti Mereinstituudi kalabioloogia labori liikmeid innustava koostöö eest. Mainimata ei saa jätta teisigi toetajaid – perekonda ja kursusekaaslast. Aitäh!

Kasutatud materjalid

Käesoleva töö kirjanduse loend ja viitamine vastab ajakirja Zootaxa nõuetele.

- Adámek, Z., Andreji, J. & Gallardo, J.M. (2007) Food Habits of Four Bottom-Dwelling Gobiid Species at the Confluence of the Danube and Hron Rivers (South Slovakia). *International Review of Hydrobiology* 92, 554–563.
<https://doi.org/10.1002/iroh.200510998>
- Ahnelt, H. (1988) Zum Vorkommen der Marmorierten Grundel (*Proterorhinus marmoratus* (Pallas), Pisces: Gobiidae) in Österreich. *Annalen des Naturhistorischen, Museums in Wien* 90, 31–42.
- Antsulevich, A. (2007) First records of the tubenose goby *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) in the Baltic Sea. *Aquatic Invasions* 2, 468–470.
<https://doi.org/10.3391/ai.2007.2.4.23>
- Arbačiauskas, K., Lesutienė, J. & Gasiūnaitė, Z.R. (2013) Feeding strategies and elemental composition in Ponto-Caspian peracaridans from contrasting environments: can stoichiometric plasticity promote invasion success? *Freshwater Biology* 58, 1052–1068.
<https://doi.org/10.1111/fwb.12108>
- Balshine, S., Verma, A., Chant, V. & Theysmeyer, T. (2005) Competitive Interactions between Round Gobies and Logperch. *Journal of Great Lakes Research* 31, 68–77.
[https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(05\)70238-0](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(05)70238-0)
- Bax, N., Carlton, J.T., Mathews-Amos, A., Haedrich, R.L., Howarth, F.G., Purcell, J.E., Rieser, A. & Gray, A. (2008) The Control of Biological Invasions in the World's Oceans. *Conservation Biology* 15, 1234–1246. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2001.99487.x>
- 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.
<https://doi.org/10.1139/f02-098>

- Blackburn, T.M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J.T., Duncan, R.P., Jarošík, V., Wilson, J.R.U. & Richardson, D.M. (2011) A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 26, 333–339.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>
- Bonsdorff, E., Blomqvist, E.M., Mattila, J. & Norkko, A. (1997) Coastal eutrophication: Causes, consequences and perspectives in the Archipelago areas of the northern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44, 63–72. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(97\)80008-X](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(97)80008-X)
- Borza, P. (2014) Life history of invasive Ponto-Caspian mysids (Crustacea: Mysida): A comparative study. *Limnologica* 44, 9–17. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2013.06.001>
- Brandner, J., Auerswald, K., Cerwenka, A.F., Schliwen, U.K. & Geist, J. (2013) Comparative feeding ecology of invasive Ponto-Caspian gobies. *Hydrobiologia* 703, 113–131. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1349-9>
- Casties, I., Seebens, H. & Briski, E. (2016) Importance of geographic origin for invasion success: A case study of the North and Baltic Seas versus the Great Lakes-St. Lawrence River region. *Ecology and Evolution* 6. <https://doi.org/10.1002/ece3.2528>
- Copilaş-Ciocianu, D., Sidorov, D.A. & Šidagytė-Copilas, E. (2021) Global distribution and diversity of alien Ponto-Caspian amphipods. *bioRxiv*.
- Crane, D.P., Farrell, J.M., Einhouse, D.W., Lantry, J.R. & Markham, J.L. (2015) Trends in body condition of native piscivores following invasion of Lakes Erie and Ontario by the round goby. *Freshwater Biology* 60, 111–124. <https://doi.org/10.1111/fwb.12473>
- Cuthbert, R.N. & Briski, E. (2021) Temperature, not salinity, drives impact of an emerging invasive species. *Science of The Total Environment* 780.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146640>
- Cuthbert, R.N., Dick, J.T.A. & Callaghan, A. (2018) Interspecific variation, habitat complexity and ovipositional responses modulate the efficacy of cyclopoid copepods in disease vector control. *Biological Control* 121.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.02.012>

- Dawson, B., Peterson, G., Hrabik, T. & Hoffman, J. (2020) Dietary niche and growth rate of the nonnative tubenose goby (*Proterorhinus semilunaris*) in the Lake Superior basin. *Journal of Great Lakes Research* 46, 1358–1368.
<https://doi.org/10.1016/j.jglr.2020.07.014>
- van Deurs, M., Moran, N.P., Plet-Hansen, K.S., Dinesen, G.E., Azour, F., Carl, H., Moller, P.R. & Behrens, J.W. (2021) Impacts of the invasive round goby (*Neogobius melanostomus*) on benthic invertebrate fauna: a case study from the Baltic Sea. *NeoBiota* 68, 19–30.
- Dickey, J.W.E., Cuthbert, R.N., Steffen, G.T., Dick, J.T.A. & Briski, E. (2021) Sea freshening may drive the ecological impacts of emerging and existing invasive non-native species. *Diversity and Distributions* 27. <https://doi.org/10.1111/ddi.13178>
- Durack, P.J., Wijffels, S.E. & Matear, R.J. (2012) Ocean Salinities Reveal Strong Global Water Cycle Intensification During 1950 to 2000. *Science* 336.
<https://doi.org/10.1126/science.1212222>
- Economidis, P.S. (1995) Endangered freshwater fishes of Greece. *Biological Conservation* 72, 201–211. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(94\)00083-3](https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)00083-3)
- Emde, S., Rueckert, S., Palm, H.W. & Klimpel, S. (2012) Invasive Ponto-Caspian Amphipods and Fish Increase the Distribution Range of the Acanthocephalan *Pomphorhynchus tereticollis* in the River Rhine. *PLoS ONE* 7, e53218.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053218>
- ESRI (2022) HELCOM Powers Up Baltic Sea Map Service. Available from:
<https://www.esri.com/news/arcnews/spring12articles/helcom-powers-up-baltic-sea-map-service.html> (January 29, 2022)
- Fink, P., Kottsieper, A., Heynen, M. & Borchertding, J. (2012) Selective zooplanktivory of an invasive Ponto-Caspian mysid and possible consequences for the zooplankton community structure of invaded habitats. *Aquatic Sciences* 74, 191–202.
<https://doi.org/10.1007/s00027-011-0210-y>

- French, J.R.P. & Jude, D.J. (2001) Diets and Diet Overlap of Nonindigenous Gobies and Small Benthic Native Fishes Co-inhabiting the St. Clair River, Michigan. *Journal of Great Lakes Research* 27, 300–311. [https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(01\)70645-4](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(01)70645-4)
- Freyhof, J. & Naseka, A. (2007) *Proterorhinus tataricus*, a new tubenose goby from Crimea, Ukraine (Teleostei: Gobiidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 18, 325–334.
- Fricke, R., Eschmeyer, W. & van der Laan, R. (eds) (2022) Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. Available from: <https://www.researchgate.net/deref/http%3A%2F%2Fresearcharchive.calacademy.org%2Fresearch%2Fichthyology%2Fcatalog%2Ffishcatmain.asp> (May 9, 2022)
- Froese, R. & Pauly, D. (eds) (2020) FishBase. World Wide Web electronic publication. Available from: www.fishbase.org (June 2, 2021)
- Galil, B.S., Marchini, A., Occhipinti-Ambrogi, A., Minchin, D., Narščius, A., Ojaveer, H. & Olenin, S. (2014) International arrivals: widespread bioinvasions in European Seas. *Ethology Ecology & Evolution* 26, 152–171. <https://doi.org/10.1080/03949370.2014.897651>
- Geburzi, J.C. & McCarthy, M.L. (2018) How Do They Do It? – Understanding the Success of Marine Invasive Species. In: *YOUMARES 8 – Oceans Across Boundaries: Learning from each other*. Springer International Publishing, Cham, pp. 109–124.
- Grabowska, J., Błońska, D., Marszał, L. & Przybylski, M. (2019) Reproductive traits of the established population of invasive western tubenose goby, *Proterorhinus semilunaris* (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae), in the Vistula River, Poland. *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 49, 355–364. <https://doi.org/10.3750/AIEP/02642>
- Grabowska, J., Pietraszewski, D. & Ondračková, M. (2008) Tubenose goby *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) has joined three other Ponto-Caspian gobies in the Vistula River (Poland). *Aquatic Invasions* 3, 261–265. <https://doi.org/10.3391/ai.2008.3.2.20>
- Hebert, P.D.N., Cywinska, A., Ball, S.L. & deWaard, J.R. (2003) Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270, 313–321. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2218>

HELCOM (2022) Alien species. Available from:

http://archive.iwlearn.net/helcom.fi/environment2/biodiv/alien/en_GB/alienspecies/index.html (January 29, 2022)

Hensler, S.R. & Jude, D.J. (2007) Diel Vertical Migration of Round Goby Larvae in the Great Lakes. *Journal of Great Lakes Research* 33, 295–302. [https://doi.org/10.3394/0380-1330\(2007\)33\[295:dvmorg\]2.0.co;2](https://doi.org/10.3394/0380-1330(2007)33[295:dvmorg]2.0.co;2)

Holeck, K., Mills, E.L., MacIsaac, H.J., Dochoda, M.R., Colautti, R.I. & Ricciardi, A. (2004) Bridging Troubled Waters: Biological Invasions, Transoceanic Shipping, and the Laurentian Great Lakes. *BioScience* 54, 919–929.

Holopainen, R., Lehtiniemi, M., Meier, H.E.M., Albertsson, J., Gorokhova, E., Kotta, J. & Viitasalo, M. (2016) Impacts of changing climate on the non-indigenous invertebrates in the northern Baltic Sea by end of the twenty-first century. *Biological Invasions* 18, 3015–3032. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1197-z>

IUCN (2022) IUCN Red List of Threatened Species. Available from:

<https://www.iucnredlist.org/search?query=Halichoerus%20grypus%20&searchType=species> (March 17, 2022)

Janáč, M., Valová, Z. & Jurajda, P. (2012) Range expansion and habitat preferences of non-native 0+ tubenose goby (*Proterorhinus semilunaris*) in two lowland rivers in the Danube basin. *Fundamental and Applied Limnology* 181, 73–85. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2012/0321>

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, 588–604. <https://doi.org/10.1139/f92-047>

Kalapeedia (2014) Völdas (*Cottus gobio*). Available from:

<https://www.kalapeedia.ee/3820.html> (May 9, 2022)

Katsanevakis, S., Wallentinus, I., Zenetos, A., Leppäkoski, E., Çınar, M.E., Öztürk, B., Grabowski, M., Golani, D. & Cardoso, A.C. (2014) Impacts of invasive alien marine

- species on ecosystem services and biodiversity: a pan-European review. *Aquatic Invasions* 9, 391–423. <https://doi.org/10.3391/ai.2014.9.4.01>
- Kocovsky, P.M., Tallman, J.A., Jude, D.J., Murphy, D.M., Brown, J.E. & Stepien, C.A. (2011) Expansion of tubenose gobies *Proterorhinus semilunaris* into western Lake Erie and potential effects on native species. *Biological Invasions* 13, 2775–2784. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9962-5>
- Kotta, J., Nurkse, K., Puntila, R. & Ojaveer, H. (2016) Shipping and natural environmental conditions determine the distribution of the invasive non-indigenous round goby *Neogobius melanostomus* in a regional sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 169, 15–24. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.11.029>
- Kottelat, M. & Freyhof, J. (2007) *Handbook of European freshwater fishes*. Kottelat M. and Freyhof J., Cornol, Switzerland and Berlin, Germany, 646–646 pp.
- Kvach, Y., Zamorov, V. & Pupins, M. (2021) *Review of Invasive Ponto-Caspian Gobiids: Current Range and History of Expansion*. Daugavpils University Academic Press “Saule,” 92 p.
- von Landwüst, C. (2006) Expansion of *Proterorhinus marmoratus* (Teleostei, Gobiidae) into the River Moselle (Germany). *Folia Zool.* 5, 107–111.
- Littfass, D. (2019) Open access government. Available from: <https://www.openaccessgovernment.org/aliens-in-the-baltic/67537/> (January 29, 2022)
- Loodusveeb (2022) Liikide looduslik levimine. Available from: <https://loodusveeb.ee/et/themes/liigid-ja-nende-levik/liikide-looduslik-levimine> (May 9, 2022)
- Manilo, L. (2020) The current composition of the family Gobiidae Cuvier, 1816 (Actinopterygii) in waters of Ukraine with comments on species distributions. *GEO&BIO* 2020, 65–84. <https://doi.org/10.15407/gb1908>
- Manné, S. & Poulet, N. (2008) First record of the western tubenose goby *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837) in France. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 03. <https://doi.org/10.1051/kmae:2008009>

- Masing, V. (1992) *Ökoloogialeksikon*. Eesti Entsüklopeediakirjastus, Tallinn, 1–319 pp.
- Meier, H.E.M., Hordoir, R., Andersson, H.C., Dieterich, C., Eilola, K., Gustafsson, B.G., Höglund, A. & Schimanke, S. (2012) Modeling the combined impact of changing climate and changing nutrient loads on the Baltic Sea environment in an ensemble of transient simulations for 1961–2099. *Climate Dynamics* 39. <https://doi.org/10.1007/s00382-012-1339-7>
- Mikl, L., Adámek, Z., Všeticková, L., Janáč, M., Roche, K., Šlapanský, L. & Jurajda, P. (2017) Response of benthic macroinvertebrate assemblages to round (*Neogobius melanostomus*, Pallas 1814) and tubenose (*Proterorhinus semilunaris*, Heckel 1837) goby predation pressure. *Hydrobiologia* 785, 219–232. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2927-z>
- Neilson, M.E. & Stepien, C.A. (2009a) Escape from the Ponto-Caspian: Evolution and biogeography of an endemic goby species flock (Benthophilinae: Gobiidae: Teleostei). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 52, 84–102. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.12.023>
- Neilson, M.E. & Stepien, C.A. (2009b) Evolution and phylogeography of the tubenose goby genus *Proterorhinus* (Gobiidae: Teleostei): evidence for new cryptic species. *Biological Journal of the Linnean Society* 96, 664–684. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01135.x>
- Nurkse, K., Kotta, J., Orav-Kotta, H. & Ojaveer, H. (2016) A successful non-native predator, round goby, in the Baltic Sea: generalist feeding strategy, diverse diet and high prey consumption. *Hydrobiologia* 777, 271–281. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2795-6>
- Ojaveer, H., Eek, L. & Kotta, J. (2011) *Vee võõrliikide käsiraamat*. Tartu, 28–29 pp.
- Ojaveer, H., Leppäkoski, E., Olenin, S. & Ricciardi, A. (2002) Ecological Impact of Ponto-Caspian Invaders in the Baltic Sea, European Inland Waters and the Great Lakes: An Inter-Ecosystem Comparison. In: *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 412–425.

- Ondračková, M., Všeticková, L., Adámek, Z., Kopeček, L. & Jurajda, P. (2019) Ecological plasticity of tubenose goby, a small invader in South Moravian waters. *Hydrobiologia* 829, 217–235. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3833-3>
- Oreska, M.P.J. & Aldridge, D.C. (2011) Estimating the financial costs of freshwater invasive species in Great Britain: a standardized approach to invasive species costing. *Biological Invasions* 13, 305–319. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9807-7>
- Paavola, M., Olenin, S. & Leppäkoski, E. (2005) Are invasive species most successful in habitats of low native species richness across European brackish water seas? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64, 738–750. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.03.021>
- Paiva, F., Barco, A., Chen, Y., Mirzajani, A., Chan, F.T., Lauringson, V., Baltazar-Soares, M., Zhan, A., Bailey, S.A., Javidpour, J. & Briski, E. (2018) Is salinity an obstacle for biological invasions? *Global Change Biology* 24. <https://doi.org/10.1111/gcb.14049>
- Patzner, R.A., van Tassell, J.L., Kovačić, M. & Kapoor, B.G. (2011) *The Biology of Gobies*. Science Publishers, 685 p.
- Pauli, N.-C. & Briski, E. (2018) Euryhalinity of Ponto-Caspian invaders in their native and introduced regions. *Aquatic Invasions* 13, 439–447. <https://doi.org/10.3391/ai.2018.13.4.02>
- Pauli, N.-C., Paiva, F. & Briski, E. (2018) Are Ponto-Caspian species able to cross salinity barriers? A case study of the gammarid *Pontogammarus maeoticus*. *Ecology and Evolution* 8. <https://doi.org/10.1002/ece3.4461>
- Prášek, V. & Jurajda, P. (2005) Expansion of *Proterorhinus marmoratus* in the Morava River basin (Czech Republic, Danube R. watershed). *Folia Zool.* 54, 189–192.
- Reid, D.F. & Orlova, M.I. (2002) Geological and evolutionary underpinnings for the success of Ponto-Caspian species invasions in the Baltic Sea and North American Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59. <https://doi.org/10.1139/f02-099>
- Rizevsky, V. (2007) First record of the invasive Ponto-Caspian tubenose goby *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) from the River Pripyat, Belarus. *Aquatic Invasions* 2, 275–277. <https://doi.org/10.3391/ai.2007.2.3.15>

- Roura-Pascual, N., Hui, C., Ikeda, T., Leday, G., Richardson, D.M., Carpintero, S., Espadaler, X., Gómez, C., Guénard, B., Hartley, S., Krushelnicky, P., Lester, P.J., McGeoch, M.A., Menke, S.B., Pedersen, J.S., Pitt, J.P.W., Reyes, J., Sanders, N.J., Suarez, A. v., Touyama, Y., Ward, D., Ward, P.S. & Worner, S.P. (2011) Relative roles of climatic suitability and anthropogenic influence in determining the pattern of spread in a global invader. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 220–225.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1011723108>
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C., McCauley, D.E., O’Neil, P., Parker, I.M., Thompson, J.N. & Weller, S.G. (2001) The Population Biology of Invasive Species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32, 305–332.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114037>
- Schadt, J. (2000) Neue Fischart im Main entdeckt: Marmorierte Grundel (*Proterorhinus marmoratus*). *Fischer Teichwirt* 51, 217–218.
- Seebens, H., Blackburn, T.M., Dyer, E.E., Genovesi, P., Hulme, P.E., Jeschke, J.M., Pagad, S., Pyšek, P., Winter, M., Arianoutsou, M., Bacher, S., Blasius, B., Brundu, G., Capinha, C., Celesti-Grapow, L., Dawson, W., Dullinger, S., Fuentes, N., Jäger, H., Kartesz, J., Kenis, M., Kreft, H., Kühn, I., Lenzner, B., Liebhold, A., Mosena, A., Moser, D., Nishino, M., Pearman, D., Pergl, J., Rabitsch, W., Rojas-Sandoval, J., Roques, A., Rorke, S., Rossinelli, S., Roy, H.E., Scalera, R., Schindler, S., Štajerová, K., Tokarska-Guzik, B., van Kleunen, M., Walker, K., Weigelt, P., Yamanaka, T. & Essl, F. (2017) No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications* 8.
<https://doi.org/10.1038/ncomms14435>
- Semenchenko, V., Grabowska, J., Grabowski, M., Rizevsky, V. & Pluta, M. (2011) Non-native fish in Belarusian and Polish areas of the European central invasion corridor. *Oceanological and Hydrobiological Studies* 40, 57–67. <https://doi.org/10.2478/s13545-011-0007-6>
- Sivkov, Y. & Prodanov, K. (2022) *Proterorhinus marmoratus*. Available from: <http://old.lefo.ro/iwlearn/bsein/redbook/txt/proteror.htm?%20PISCES> (March 26, 2022)

- Slynko, Yu. v. (2010) Naturalization of tubenose goby *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) (Pisces: Perciformes: Gobiidae) in the Rybinsk water reservoir. *Russian Journal of Biological Invasions* 1, 26–29. <https://doi.org/10.1134/S2075111710010066>
- Slynko, Yu. v., Borovikova, E.A. & Gurovskii, A.N. (2013) Phylogeography and origin of freshwater populations of tubenose gobies of genus *Proterorhinus* (Gobiidae: Pisces) in Ponto-Caspian Basin. *Russian Journal of Genetics* 49, 1144–1154. <https://doi.org/10.1134/S1022795413110057>
- Slynko, Yu. v. & Tereshchenko, V.G. (2014) *Freshwater fishes of the Ponto-Caspian Basin (diversity, faunogenesis, population dynamics, adaptation mechanisms)*. Polygraf-plus, Moscow, 1–328 pp.
- Sorokin, P.A., Medvedev, D.A., Vasil'ev, V.P. & Vasil'eva, E.D. (2011) Further studies of mitochondrial genome variability in Ponto-Caspian <i>Proterorhinus</i> species (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae) and their taxonomic implications. *Acta Ichthyologica Et Piscatoria* 41, 95–104. <https://doi.org/10.3750/AIP2011.41.2.04>
- Stepien, C.A. & Tumeo, M.A. (2006) Invasion Genetics of Ponto-Caspian Gobies in the Great Lakes: A “Cryptic” Species, Absence of Founder Effects, and Comparative Risk Analysis. *Biological Invasions* 8, 61–78. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-0237-x>
- Sturtevant, R.A., Mason, D.M., Rutherford, E.S., Elgin, A., Lower, E. & Martinez, F. (2019) Recent history of nonindigenous species in the Laurentian Great Lakes; An update to Mills et al., 1993 (25 years later). *Journal of Great Lakes Research* 45, 1011–1035. <https://doi.org/10.1016/J.JGLR.2019.09.002>
- Top, N., Karakuş, U., Tepeköy, E.G., Britton, J.R. & Tarkan, A.S. (2019) Plasticity in habitat use of two native Ponto-Caspian gobies, *Proterorhinus semilunaris* and *Neogobius fluviatilis* : implications for invasive populations. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, 40. <https://doi.org/10.1051/kmae/2019031>
- Truuverk, A., Taal, I., Eschbaum, R., Albert, A., Verliin, A., Kurina, K. & Saks, L. (2021) Molecular analysis reveals the invasion of eastern tubenose goby *Proterorhinus nasalis*

- De Filippi, 1863 (Perciformes: Gobiidae) into the Baltic Sea. *BioInvasions Records* 10, 701–709. <https://doi.org/10.3391/bir.2021.10.3.20>
- Uspenskiy, A.A. (2020) Distribution and population characteristics of the invasive tubenose goby *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) in the eastern Gulf of Finland. *Proceedings of the Zoological Institute RAS* 324, 459–475. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2020.324.4.459>
- Valová, Z., Konečná, M., Janáč, M. & Jurajda, P. (2015) Population and reproductive characteristics of a non-native western tubenose goby (*Proterorhinus semilunaris*) population unaffected by gobiid competitors. *Aquatic Invasions* 10, 57–68. <https://doi.org/10.3391/ai.2015.10.1.06>
- Vášek, M., Všeticková, L., Roche, K. & Jurajda, P. (2014) Diet of two invading gobiid species (*Proterorhinus semilunaris* and *Neogobius melanostomus*) during the breeding and hatching season: No field evidence of extensive predation on fish eggs and fry. *Limnologica* 46, 31–36. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2013.11.003>
- Vassilev, M., Apostolou, A., Velkov, B., Dobrev, D. & Zarev, V. (2012) *Atlas of the Gobies (Gobiidae) in Bulgaria*. Institute of Biodiversity and Ecosystem Research, Bulgarian Academy of Sciences, Sofia, 115 p.
- Všeticková, L., Mikl, L., Adámek, Z., Prášek, V., Roche, K. & Jurajda, P. (2018) The diet of reservoir perch before, during and after establishment of non-native tubenose goby. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, 4. <https://doi.org/10.1051/kmae/2017052>
- Zarei, F., Esmaeili, H.R., Schliewen, U.K. & Abbasi, K. (2022) Taxonomic diversity and distribution of the genus *Proterorhinus* (Teleostei: Gobiidae) in the Caucasus biodiversity hotspot with conservation implications. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 32, 129–138. <https://doi.org/10.1002/aqc.3728>
- Zarei, F., Esmaeili, H.R., Schliewen, U.K., Abbasi, K. & Sayyadzadeh, G. (2021) Mitochondrial phylogeny, diversity, and ichthyogeography of gobies (Teleostei: Gobiidae) from the oldest and deepest Caspian sub-basin and tracing source and spread

pattern of an introduced *Rhinogobius* species at the tricontinental crossroad.
Hydrobiologia 848, 1267–1293. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04521-0>

Jooniste 8 ja 9 andmestikud:

P. marmoratus:

GBIF.org (24. juuni 2021) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.4w258d>

P. nasalis:

GBIF.org (24. juuni 2021) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.m6kr3x>

P. semilunaris:

GBIF.org (24. juuni 2021) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.vakk84>

P. semipellucidus:

GBIF.org (24. juuni 2021) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.cpkfha>

Lisad

Lisa 1.

Tabel 2. Ponto-Kaspia päritolu võõrliigid Läänemeres. Rõhutatud kirjas liikide esinemist on täheldatud ka Eesti vetes. *Esmaleid Eesti vetest ei pruugi kattuda. ** Esimesed molekulaarsed andmed, mis kinnitasid esinemist Läänemeres (Truuverk *et al.* 2021). Andmed: HELCOM (2022), Ojaveer *et al.* (2011). Eestikeelsed liiginimed, kui need on olemas, on esitatud ainult Eestist leitud liikidele.

Liik		Selts (S)/Klass (K)	Esmaleid	Leviku põhjus
<i>Cyprinus carpio</i>	karpkala	karpkalalised (S)	1400ndad*	introduktatsioon
<i>Cordylophora caspia</i>	järvetõlvik	hüdraloomad (K)	1800ndad*	laevaliiklus
<i>Dreissena polymorpha</i>	muutlik rändkarp	karbid (K)	1800ndad*	laevaliiklus
<i>Lithoglyphus naticoides</i>		teod (K)	1900ndad	laevaliiklus
<i>Potamothenix heuscheri</i>		vöösed (K)	1910ndad	laevaliiklus
<i>Cheliocorophium curvispinum</i>		kirpvähilised (S)	1920ndad*	laevaliiklus
<i>Acipenser ruthenus</i>	sterlet	tuuralised (S)	1948*	introduktatsioon
<i>Hemimysis anomala</i>		müsiidilised (S)	1962*	introduktatsioon
<i>Limnomysis benedeni</i>		müsiidilised (S)	1962	introduktatsioon

<i>Obessogammarus crassus</i>		kirpvähilised (S)	1962	introduksioon
<i>Paramysis lacustris</i>		müsiidilised (S)	1962*	introduksioon
<i>Pontogammarus robustoides</i>		kirpvähilised (S)	1962*	introduksioon
<i>Acipenser gueldenstaedtii</i>	vene tuur	tuuralised (S)	1962*	introduksioon
<i>Huso huso</i>	beluuga	tuuralised (S)	1962*	introduksioon
<i>Chaetogammarus</i> <i>warpachowskyi</i>		kirpvähilised (S)	1964	introduksioon
<i>Chaetogammarus</i> <i>ischnus</i>		kirpvähilised (S)	1964	introduksioon
<i>Orchestia cavimana</i>		kirpvähilised (S)	1970ndad	laevaliiklus
<i>Paranais frici</i>		vöösed (K)	1970ndad	laevaliiklus
<i>Potamothenix bedoti</i>		vöösed (K)	1980ndad	teadmata
<i>Potamothenix moldaviensis</i>		vöösed (K)	1980ndad	laevaliiklus
<i>Potamothenix vejdoskyi</i>		vöösed (K)	1980ndad	laevaliiklus
<i>Neogobius melanostomus</i>	ümarmudil	mudilalised (S)	1990*	laevaliiklus
<i>Cercopagis pengoi</i>	sabaloom	lõpusjalgsed (K)	1992*	laevaliiklus
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>		kirpvähilised (S)	1997	introduksioon
<i>Dikerogammarus villosus</i>		kirpvähilised (S)	1999	introduksioon
<i>Maeotias marginata</i>		hüdraloomad (K)	1999	laevaliiklus

<i>Acipenser stellatus</i>		tuuralised (S)	1999	introduksioon
<i>Evadne anonyx</i>		lõpusjalgsed (K)	2000*	laevaliiklus
<i>Cornigerius maeoticus</i>		lõpusjalgsed (K)	2003	laevaliiklus
<i>Dreissena bugensis</i>		karbid (K)	2004	laevaliiklus
<i>Jaera sarsi</i>		kakandilised (S)	2004	teadmata
<i>Stenocuma graciloides</i>		põnguskilbilised (S)	2004	laevaliiklus
<i>Proterorhinus semipellucidus</i>	ida-lontmudil	mudilalised (S)	2020**	
<i>Potamothrix bavaricus</i>		vöösed (K)	teadmata	laevaliiklus
<i>Astacus leptodactylus</i>		kümnejalalised (S)	teadmata	teadmata
<i>Neogobius kessleri</i>		mudilalised (S)	teadmata	teadmata
<i>Psammoryctides moravicus</i>		vöösed (K)	teadmata	laevaliiklus
<i>Tubifex newaensis</i>		vöösed (K)	teadmata	laevaliiklus

Lihthitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Katariina Kurina,

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

“Perekonna lontmudil (*Proterorhinus* Smitt, 1900) invasioon ja naturaliseerumine väljaspool looduslikku levilat”,

mille juhendaja on kaasprofessor Lauri Saks,

reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.

2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihthitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Katariina Kurina

25.05.2022