

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

Kristiina Nurkse

HARRISE MUDAKRABI (*Rhithropanopeus harrisi*)
ÖKOLOOGIA JA ELUPAIK

Magistritöö

Juhendaja: *PhD* Merli Pärnoja

PhD Jonne Kotta

TARTU 2014

Sisukord

1. Sissejuhatus	4
2. Kirjanduse ülevaade	5
2.1 Harrise mudakrabi liigi iseloomustus	5
2.2 Harrise mudakrabi levik ja invasioon	8
2.3 Harrise mudakrabi elupaik ja invasiooniökoloogia	9
2 Materjal ja meetodika	12
3 Tulemused	15
4 Arutelu ja järeldused	19
Kokkuvõte	22
Summary	23
Tänuavaldused	25
Kasutatud kirjandus	26

1. Sissejuhatus

Viimastel sajanditel on intensiivistunud rahvusvaheline kaubandus ning sellega seoses ka suurte kaubalaevade liiklus. Riimveelised liigid on väga võimekad levima koos laevade ballastveega ja laevakeredele kinnitudes uutesse elupaikadesse, ületades nii looduslikul teel ületamatuid geograafilisi barjääre (Wolff 1999, Briski jt. 2012). Üle maailma on suurte sadamate ümbruses võõrliikide arvukus kasvavas trendis (Wolff 1999, Paavola jt. 2005) ning suur osa neist muutub uues ökosüsteemis invasiivseks (GISD 2005).

Suured liikumisvõimelised kiskjad moodustavad olulise osa mereökosüsteemist, kuna nad suudavad kontrollida madalamate toiduahela lülide arvukust ja levikut (Silliman jt. 2004). Selliste kiskjate seas on Harrise mudakrabi *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) üks kurikuulsaimaid invasiivseid liike globaalses mastaabis.

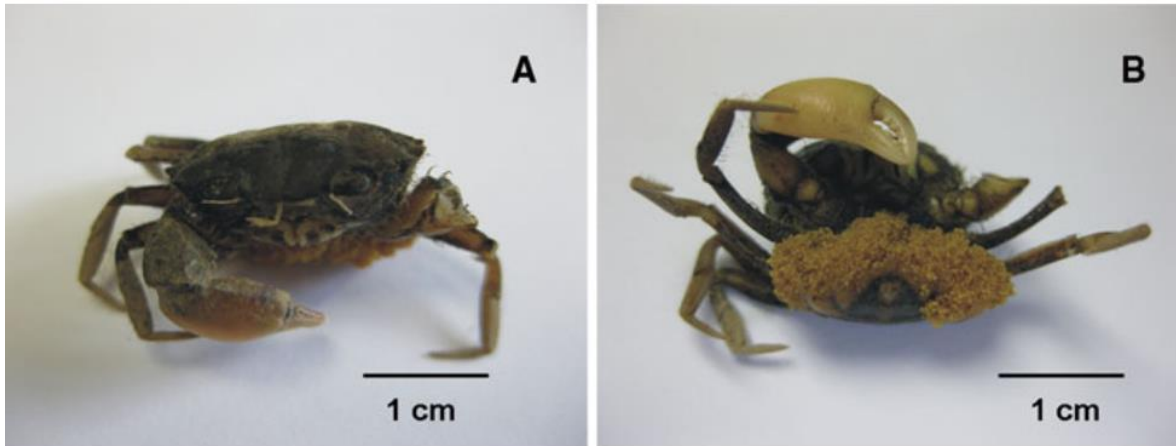
Tänapäevani on Läänemere põhjaosa rannikukooslustes ainult mõningad post-glatsiaalsed immigrandid ning mitmed ökoloogilised nišid ja funktsioonid ootavad veel täitmist. Enne Harrise mudakrabi saabumist, pole ükski krabiliik suutnud luua Läänemere elujõulist populatsiooni. Läänemere põhjaossa levivad ka Hiina villkäppkrabid (*Eriocheris sinensis* H. Milne Edwards, 1853) tänu oma võimekusele sooritada ulatuslikke rändeid (Herborg jt. 2003), kuid liik ei kujuta Läänemere ökosüsteemidele ohtu, tänu tema madalale arvukusele ja võimetusele paljuneda madala soolsusega vees (Ojaveer jt. 2007). Harrise mudakrabi saabumine tähendab Läänemere jaoks uue ökoloogilise funktsiooni täitmist, mille tagajärjed ökosüsteemi toimimisele on teadmata.

Antud magistritöö eesmärgiks on eksperimentaaluuringu käigus hinnata Harrise mudakrabi elupaigaasustamist ning selle sõltuvust mudakrabi toidueelistusest ja isendite asustustihedusest Eesti rannikumeres. Lähtuvalt eksperimentaaluuringust püstitati hüpoteesid, kas (1) olemasoleva toidu tüüp (väheliikuv või liikuv) määrab erinevate elupaigatüüpide asustamist ja kas (2) toidu olemasolu ja krabide tiheduse koosmõjud suurendavad või vähendavad mudakrabi esinemist erinevates elupaigatüüpides. Lisaks eeldati, et (1) krabid valivad aktiivselt elupaika, (2) suurenenud krabide tihedus sunnib väikemaid krabisid asustama vähem kvaliteetseid elupaiku ja (3) suurenenud toidu kättesaadavus suurendab madalama kvaliteediga elupaikade asustatust.

2. Kirjanduse ülevaade

2.1 Harrise mudakrabi liigi iseloomustus

Harrise mudakrabil (*Rhithropanopeus harrisi*) (Joonis 1) on olemas kõik omadused, et olla edukas invasiivne liik – ta on väike, omnivoorne, eurühaliinne ja hea paljunemisvõimega. Uuringud on näidanud, et viljastatud Harrise mudakrabi suudab ellu jääda laeva ballastvees ka ballastveevahetusega laevareisil (Briski jt. 2012).



Joonis 1. Ballastveest eraldatud mune kandev Harrise mudakrabi (*Rhithropanopeus harrisi*) (Briski jt. 2012).

Tegemist on väikesekasvulise mudakrabi liigiga, kelle maksimaalne seljakilbi laius võib ulatuda 26 millimeetrini. Krabide keskmine suurus on erinevates populatsioonides erinev – Poolas Dead Vistula laguunis isastel $11,32 \pm 3,49$ mm (max 26,1 mm) ja emastel $10,76 \pm 2,43$ mm (max 19,3 mm) (Turoboyski 1973) ja Poolas Odra jõe estuaaris $16,81 \pm 3,98$ mm (max 22,9 mm) ja emastel $15,05 \pm 3,33$ mm (max 19,8 mm) (Czerniejewski 2009). Isased isendid on reeglina emastest suuremad. Krabi kasvab kestudes, alguses on kestumised tihedamad, kuid täiskasvanud isendid võivad kestuda üle aasta. Kestumiste järgi arvatud suurima krabi isendi vanus on 5 aastat (Turoboyski 1973). Enne kestumist eemaldub kaltsium vanast kestast (umbes 7 päeva enne) ja kest muutub helepruuniks ning hapraks (Joonis 2), mille järel on krabid vähem aktiivsemad ja varjulisema eluviisiga. Kogu kestumisprotsess võtab eeldatavasti aega 2 kuni 9 tundi ning peale kestumist kasvab krabi keha üks kuni neli tundi (Turoboyski 1973).

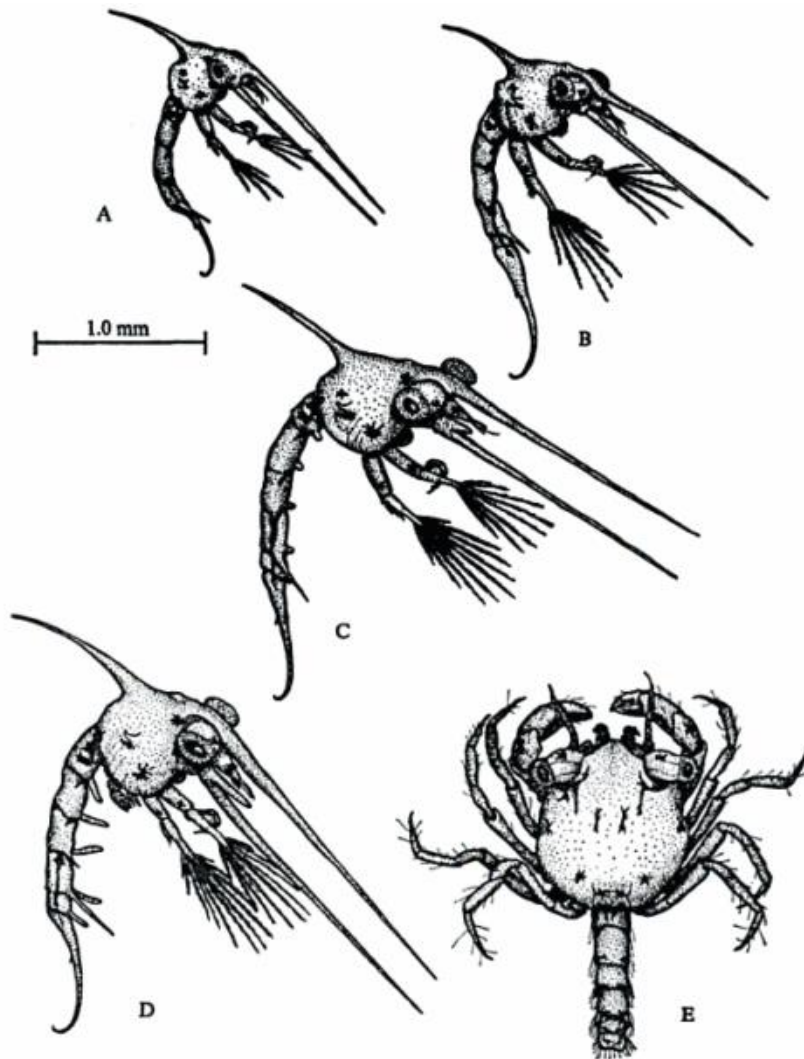


Joonis 2. Kestunud Harrise mudakrabi (vasakul) ja tühi kest (paremal).

Suguküpsuse saavutab mudakrabi varakult, teiseks sigimishooajaks, kui emane on saavutanud kolmandiku kogu kehasuurusest (Turoboyski 1973, Roche jt. 2007). Harrise mudakrabi võimeline produtseerima mitu kurna ühest kopulatsioonist (Morgan jt. 1983). Peale kopulatsiooni hakkab emane munema kolme kuni nelja päeva pärast. Munade väljutamisel kaevub krabi pehmesse pinnasesse ning moodustab enda ja liiva vahele kambri, mille abil kinnituvad munad paremini krabi kõhualuse tagaosale külge (Joonis 2). Munade arv varieerub suuresti 1280 ja 16000 muna vahel ja embrüode areng kestab keskmiselt 23 päeva (Turoboyski 1973). Vastsed koorduvad munadest üheaegselt ja ema aitab sellele kaasa pumbates oma kõhualust, signaal pumpamiseks tuled embrüotelt (Forward ja Lohmann 1983). Võrreldes teiste sama suurusega krabi liikidega on Harrise mudakrabi kopulatsiooni käigus saadud spermide ja nendest arenenud munade osakaal oluliselt kõrgem (Rodgers jt. 2011).

Mudakrabil on neli zoea staadiumit (Joonis 3, A-D) ja üks megalopa staadium (Joonis 3, E) (Costlow Jr ja Bookhout 1971). Kõik staadiumid on planktilised, mis suurendab liigi levimise efektiivsust. Vastsed läbivad kõik arengujärgud estuaaride madala soolsusega osades. Isegi tugevate loodete mõjualas suudavad zoead tänu endogeensetele signaalidele ja valguse intensiivsuse muutustele teostada vertikaalseid rändeid veesambas (Diel Vertical Migration) ja läbi selle jääda samasse piirkonda, vältides zoea staadiumis horisontaalset rännet (Cronin 1982, Cronin ja Forward 1983). Megalopa staadium levib horisontaalse rändega uude elupaika, settib veesambast välja ja välise signaalide olemasolul, näiteks keemilised signaalid taimestikult, biokilelt ja potentsiaalsetelt saakloomadelt, läbib

metamorfoosi juveniilikaks (Forward jt. 2001). Mittesobilike signaalide olemasolu, näiteks hüpoksia, ammoonium, ekstreemne soolsus, ekstreemne temperatuur ja kiskjate lõhnad, võib metamorfoosi toimumist edasi lükata (Forward jt. 2001).



Joonis 3. Harrise mudakrabi zoea (A, B, C, D) ja megalopa staadium (E) (Costlow Jr ja Bookhout 1971).

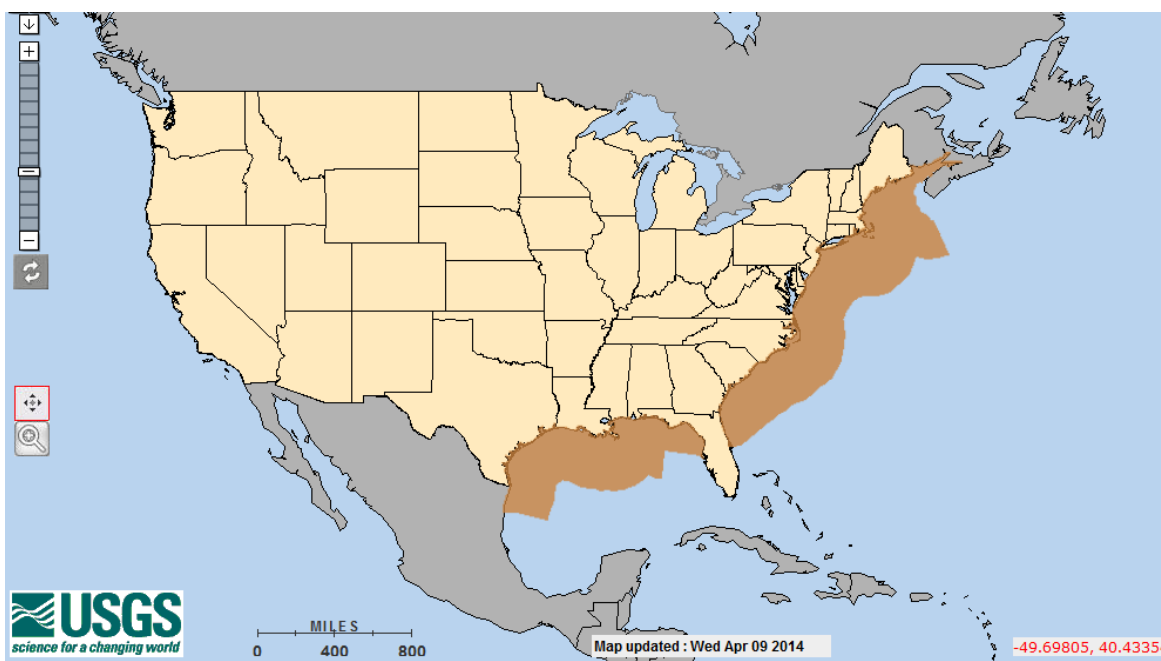
Toitumistüübilt on tegemist omnivoorse kiskjaga, kes toitub nii taimsest kui ka loomsest materjalist ja ka detriidist. Elukoha liigirikkusel on oluline roll krabide toitumises, mida liigirikkam, seda mitmekesisemalt krabi toitub (Hegele-Drywa ja Normant 2009).

Looduslikus levialas toitub Harrise mudakrabi põhiliselt austrite karpide peal kasvavatest selgrootutest, näiteks tõruvähid *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854), juveniilsetest karpidest ja detriidist (Newell jt. 2007). Poola rannikuvetes läbi viidud erinevate uuringute põhjal toitub krabi osadel aladel põhiliselt detriidist, osadel aladel rohkem loomsest materjalist (Hegele-Drywa ja Normant 2009). Krabide magudest on leitud limuste Mollusca (põhiliselt sööda rannakarp (*Mytilus trossulus* Gould, 1850) ja muutlik rändkarp

(*Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771)), teiste selgrootute (tavaline harjasliimukas (*Hediste diversicolor* (O.F. Müller, 1776)), aerjalgsed Copepoda, käsijalgsed Amphipoda) ja taimede (põhiliselt rohevetikad *Cladophora* sp. ja *Ulva* sp.) jäänuseid (Czerniejewski ja Rybczyk 2008, Hegele-Drywa ja Normant 2009).

2.2 Harrise mudakrabi levik ja invasioon

Harrise mudakrabi looduslik leviala hõlmab Atlandi ookeani loodeosa, Kanada rannikuvettest kuni Mehhiko rannikuveteni (Williams 1984, Projecto-Garcia jt. 2009) (Joonis 4).



Joonis 4. Harrise mudakrabi (*Rhithropanopeus harrisi*) looduslik leviala (pruun) (<http://nas2.er.usgs.gov/>).

Tänapäeval on Harrise mudakrabi edukalt levinud üle maailma mitmetesse riimveekogudesse, rannikumeredesse, estuaaridesse ja siseveekogudesse. Harrise mudakrabi levikuala hõlmab nüüdseks Põhja-Ameerika läänerannikut, Panama kanalit, Venetsueelat, Euroopat, Lähis-Ida piirkonda ja Jaapanit (Iseda jt. 2007, Brockerhoff ja McLay 2011). Liiki peetakse Austraalia rannikualadel üheks potentsiaalselt kõige ohtlikumaks invasiivseks liigiks (Hayes ja Sliwa 2003). Suurimate asustatud siseveekogude alla kuuluvad Kaspia meri, Must meri ja Aasovi meri (Zaitsev ja Ozturk 2001) ja hiljuti ka suurem osa Läänemerest (Kotta ja Ojaveer 2012, Fowler jt. 2013).

Esialgne levik Põhja-Ameerika kirderannikult Euroopasse toimus 19. sajandi alguses tahtmatult koos elusate austrite transpordiga Hollandisse rajatud austrifarmidesse, kust leiti

Harrise mudakrabi esmakordselt 1874. aastal (Adema 1991, Wolff 2005). Euroopa mudakrabi populatsioonidele on arvatavasti alguse pannud mitu järjestikust invasiooni Põhja-Ameerikast Hollandi ja Hispaania rannikule (Projecto-Garcia jt. 2009). Haplotüüpide analüüsi järgi pärinevad ülejäänud Euroopa populatsioonid Hollandi ja Hispaania populatsioonidest ning on levinud Euroopa siseselt põhiliselt laevade ballastveega ja laevakere pealiskasvuga (Projecto-Garcia jt. 2009, Fowler jt. 2013). Läänemeres on üheks võimalikuks levikuteeks ka planktiliste vastsete levik hoovustega (Fowler jt. 2013).

Läänemerre jõudis Harrise mudakrabi 1936. aastal, kui teda leiti esmakordselt Kieli kanali lähistelt (Buitendijk ja Holthuis 1949). Alates 1950. aastast, kui liiki registreeriti esmakordselt Poolas (Demel 1953), on hakanud liigi arvukus suurenema Läänemere lõunaosas (Czerniejewski 2009). Harrise mudakrabi on levinud mööda rannikut üle Läänemere. Läänemere põhjaosast leiti krabi esmakordselt Soome vetest 2009. aastal (Fowler jt. 2013) ja Eesti vetest 2011. aastal Pärnu lahest (Kotta ja Ojaveer 2012). Hetkel on Eesti rannikumeres Harrise mudakrabi levikualaks Pärnu laht ja Kihnu saare rannikumeri.

2.3 Harrise mudakrabi elupaik ja invasiooniökoloogia

Harrise mudakrabi (*Rhithropanopeus harrisi*) on eurühaliinne mudakrabi liik, kes talub soolsust kuni 41 PSU-d. Välitööde käigus tehtud vaatlused näitasid, et liik talub Eestis ka magedat vett, kuid noorjärke ei ole magevees täheldatud. Paljunemine on häiritud, kui soolsus jääb alla 0,5 PSU-d (Costlow jt. 1966, Turoboyski 1973, Boyle jt. 2010). Liik talub laia temperatuuri vahemikku (0°C - 27°C). Kui temperatuur langeb alla viie soojakraadi, siis krabi migreerub sügavamasse vette, kaevub põhjasettesse ja talvitub. Kevadel, kui temperatuur tõuseb kümne kraadini, muutub krabi jälle aktiivseks ja hakkab ohjeldamatult sööma (Turoboyski 1973).

Elujõulise populatsiooni rajamiseks uues ökosüsteemis peab liik leidma sobiva ökoloogilise niši, kas sees- või väljaspool liigi evolutsioonilisi piire. Madal liigirikkus on üks teguritest, mis tõstab võõrliikide edukust elujõulise populatsiooni loomisel (Wolff 1973, Wolff 1999, Paavola jt. 2005). Antud teguri tähtsus on eriti suur noore Läänemere jaoks, kus võõrliikide osakaal on tõusvas trendis ja rannikumerd asustavad ainult käputäis kohalikke liike (Segerstråle 1957, Ojaveer jt. 2011).

Võõrliigid võivad mõjutada uusi ökosüsteeme erinevalt (Goodenough 2010). Harrise mudakrabi puhul on täheldatud nii negatiivseid kui ka positiivseid mõjusid. Kirjeldatud on tugevat konkurentsi täiskasvanud krabide ja kohalike põhjatoiduliste kalaliikide vahel kirpvähiliste Amphipoda pärast ning krabi vastsete ja zooplanktoni konkurentsi fütoplanktoni ja detriidi pärast (Zaitsev ja Ozturk 2001). Positiivse mõjuna on kirjeldatud Harrise mudakrabi tähtsust kalade toiduobjektina (Zaitsev ja Ozturk 2001).

Hetkel puuduvad Läänemeres krabi arvukust piiravad tegurid. Puuduvad looduslikus areaalis levinud kastreeriv ektoparasiit *Loxothylacus panopaei* (Gissler, 1884) (Alvarez jt. 1995) ja suuremad krabiliigid. Osades Läänemere piirkondades on leitud kohalike röövkalade (angerjas (*Anguilla Anguilla* (Linnaeus, 1758)), lest (*Platichthys flesus*), ahven (*Perca fluviatilis*), merihärg (*Myoxocephalus quadricornis*), särg (*Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758)), koha (*Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758)) ja kormorani (*Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758)) magudest Harrise mudakrabi jäänuseid (Turoboyski 1973, Hegele-Drywa ja Normant 2009, Fowler jt. 2013). Selliste leiuandmete juhuslikkus viitab, et kisklussurve mudakrabi populatsiooni suurust ja levikut oluliselt mõjutav tegur.

Sobivate elupaikade olemasolu kontrollib krabi populatsioonide arvukust. Oma looduslikus levialas eelistab Harrise mudakrabi elupaigana virgiinia hiidaustri (*Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791)) välju (Cohen ja Carlton 1995, Milke ja Kennedy 2001, Newell jt. 2007). Suured karbid pakuvad varjupaika suuremate krabide eest ja ühtlasi mitmekülgselt toidulauda (Newell jt. 2007). Uues ökosüsteemis, kus krabi peab valima teissuguste elupaigatüüpide vahel ning puudub tugev kisklussurve, võivad Harrise mudakrabi elupaigavalikut kontrollida teised tegurid. Hiljuti asustatud Põhja-Ameerika läänerranniku piirkonnas ei eelista mudakrabi mudaseid elupaiku ja enamus isendeid leiti puidukõdu pealt ja kivide alt (Petersen 2006, Roche jt. 2007). Kisklussurve ja konkurentsi puudumine võib Läänemeres võimaldada koloniseerida piirkondi, kus varjupaikasid on tunduvalt vähem kui looduslikus levialas. Liiki on isegi nimetatud Läänemere põhjaosas oma elupaigavalikus oportunistlikuks, kuna liiki on leitud kõigist võimalikest elupaikadest (Fowler jt. 2013). Sellest hoolimata suureneb liigisisene konkurents koos populatsiooni tihedusega, tänu millele väiksema konkurentsivõimega krabid on sunnitud migreerima vähem eelistatud elupaikadesse. Üks faktoritest, mille järgi krabi hindab elupaiga kvaliteeti, on toidu kättesaadavus. Omnivoorse toitumisstrateegia puhul tagab mitmekülgne toitumine parima kasvu ja konditsiooni (Buck jt. 2003). Mudakrabil peaks esinema suurem

afiinsus mitmekülgset toitumist võimaldavate elupaikade suhtes. Väiksed kiirelt liikuvad vähilised (näiteks kirpvähilised *Gammarus* sp.) on madala energeetilise väärtusega, mida alandab veelgi toiduotsinguks ja seedimiseks kulutatud lisaenergia. Samas sisaldavad nad kõrges kontsentratsioonis mineraale ja kaltsiumit, mis on krabile asendamatud (Hegele-Drywa ja Normant 2009). Elupaigakvaliteeti võib tõsta ka lihtsustatud toiduotsingud antud elupaigas. Selleks, et hinnata nii krabide populatsiooni tiheduse kui ka toidukättesaadavuse mõju krabi elupaigavalikule on vajalik viia läbi teemakohaseid eksperimentaaluuringuid.

2 Materjal ja meetodika

Eksperimentaaluuringud viidi läbi Saaremaa lõunarannikul Liivi lahe põhjaosas (58°22.10' N 22°58.69' E) 2013. aasta juulis. Üldises plaanis on piirkonna põhjareljeef tasane, kerge kallakuga sügavamate alade poole. Lahe põhjas paljastub õhuke kiht kergelt mudast liiva, koos suuremate ja väiksemate kividega ning suuremate kivirahnudega. Valdavalt varieerub sügavus ühe ja nelja meetri vahel. Liivi lahte suubub magevesi suurelt valgalalt, mistõttu on ala vähenenud soolsusega (4,0 – 6,5 PSU) ja suurenenud toitainete kontsentratsioonidega (Kotta jt. 2008). Käesolevas uuringus loodi katse jaoks looduslike tingimustega sarnased tingimused akvaariumitesse.

Harrise mudakrabi (*Rhithropanopeus harrisii*) isendid (24tk) koguti Pärnu lahest kolme meetri sügavuselt. Katses kasutatud suurima krabi seljakilbi laius oli 17,94 mm ja väikseima krabi seljakilbi laius 7,21 mm. Isendite keskmine seljakilbi laius oli 13,43 mm. Kogutud isenditest olid alla 20% emased. Isendite seljakilpidele kinnitati liimiga FDX-B 'Skinny' PIT individuaalsete ID-dega märgised. Kõik eksperimendis kasutatud makrovetikad ja loomad koguti katsepaiga lähedusest. Kirpvähilised *Gammarus* sp. ja vesikingad (*Theodoxus fluviatilis* (Linnaeus, 1758)) koguti hariliku põisadru (*Fucus vesiculosus* Linnaeus, 1753) tallust raputades. Hariliku põisadru ja karevetikaga *Cladophora glomerata* (Linnaeus) Kützing, 1843 kaetud kivid koguti katsepaiga lähiümbrusest.

Eksperimendi läbiviimiseks kasutati kahteteist 44 liitrist akvaariumi (põhjapindlaga 0,15 m²), mis täideti umbes kahe sentimeetri paksuse kihi kergelt mudase liivaga (edaspidi liiv) ja 3/5 ulatuses lähiümbruse mereveega. Vetikatega ja vetikata kivid jaotati üle akvaariumite ühtlaselt. Katses eristati kahtekümmend detailset elupaika (Tabel 1), millest eristati ja kasutati analüüsiks nelja üldist elupaika – põisadruga kivi, karevetikaga kivi, taimestikuta kivi ja liiv. Nelja elupaiga katvused akvaariumites kattusid Kõiguste lahe looduslike tingimustega (Kotta jt. 2008). Liiva (45%) ja põisadruga kivi (25%) katvused ületasid teiste elupaiga katvusi, kumbki 15%.

Katses kasutati kolme krabide tihedust: madal (üks krabi akvaariumi kohta), mõõdukas (kaks krabi akvaariumi kohta) ja kõrge (neli krabi akvaariumi kohta). Kasutati kolme toitumise tüüpi: toiduta, väheliikuva toiduga (teod) ja liikuva toiduga (kirpvähilised) (Tabel 2). Katsetingimustes ei olnud toiduhulk limiteeriv faktor. Krabid paigutati juhuslikult akvaariumitesse ja nende asukoht fikseeriti iga kahe tunni tagant 72 tundi tunni

jooksul, kasutades seljakilbile kinnitatud kiipi ja kaasaskantavat FDX/HDX lugerit. Enne statistilisi analüüse jagati leitud asustustihedused läbi krabide arvuga akvaariumis. Statistilises analüüsis kasutati pideva muutujana krabide esinemisprotsenti erinevates elupaikatüüpides ja krabide seljakilbi laiust (mm).

Tabel 1. Eksperimendis eristatud detailsete elupaikade jaotus üldistesse elupaikadesse.

Number	Detailne elupaik	Üldine elupaik
1	Põisadru taime peal	Põisadruga kivi
2	Põisadru taime all liival	Põisadruga kivi
3	Põisadru taime all liivas	Põisadruga kivi
4	Põisadru kivi peal	Põisadruga kivi
5	Põisadru kivi all	Põisadruga kivi
6	Põisadru kivi ääres	Põisadruga kivi
7	Liiva peal põisadru kivi lähedal	Liiv
8	Liiva all põisadru kivi lähedal	Liiv
9	Karevetikaga kivi peal	Karevetikaga kivi
10	Karevetikaga kivi all	Karevetikaga kivi
11	Rohevetika kivi ääres	Karevetikaga kivi
12	Liiva peal karevetikaga kivi lähedal	Liiv
13	Liiva all karevetikaga kivi lähedal	Liiv
14	Taimestikuta kivi peal	Taimestikuta kivi
15	Taimestikuta kivi all	Taimestikuta kivi
16	Taimestikuta kivi ääres	Taimestikuta kivi
17	Liiva peal taimestikuta kivi lähedal	Liiv
18	Liiva all taimestikuta kivi lähedal	Liiv
19	Liiva peal	Liiv
20	Liiva all	Liiv

Tabeli 2. Eksperimendi töötlused – uuritud faktorid ja faktorite tasemed.

Töötluse nr.	Krabi tihedus	Toit
1	1	Ilma toiduta
2	2	Ilma toiduta
3	4	Ilma toiduta
4	1	Väheliikuv toit
5	2	Väheliikuv toit
6	4	Väheliikuv toit
7	1	Liikuv toit
8	2	Liikuv toit
9	4	Liikuv toit

Selleks, et määrata, kuidas krabi levik sõltub erinevatest keskkonnatingimustest, kasutati võimendatud regressioonipuu meetodit (Boosted Regression Trees – BRT). Loodud mudelid võimaldasid tuvastada, kuidas olulisemad faktorid nii eraldi kui ka koosmõjus kujundavad elupaikade asustamist mudakrabi poolt. Uudne ennustusvõimeline

modelleerimistehnika (BRT) kombineerib masinõppe ja statistilise modelleerimise voorused. BRT ei eelda eelnevat andmestiku transformeerimist ega ekstreemumite eemaldamist ning suudab kasutada mudelis keerukaid mittelineaarseid seoseid. Ökoloogia vaatenurgast on olulisim mudeli võimekus käsitleda automaatselt koosmõjusid ennustatavate väärtuste vahel. Tänu oma edukale ennustusvõimele kasutatakse BRT-d ökoloogias aina rohkem (Elith jt. 2008, Kotta jt. 2013).

BRT mudelid on võimelised kasutama erinevaid tüüpe ennustatavaid muutujaid ja nende ennustusvõime ületab enamikke traditsioonilisi modelleerimistehnoloogiasid. BRT arendab korduvalt suurt komplekti juhuslikust andmestiku osast konstrueeritud väikseid regressioonipuid. Iga järjestikune puu ennustab jääkväärtused eelnevast regressioonipuust, järkjärgult võimendades mudeli üldist ennustusvõimet. Vaatamata BRT mudelite keerukusele on mudeli tulemustest võimalik kergelt aru saada (Elith jt. 2008).

BRT mudeli seadistamisel määratleti õppimise määr ja puu keerukuse aste. Mudeli õppimise määr määrab iga järjestikuse puu osakaalu lõplikku mudelisse, kui mudel töötleb läbi erinevaid interaktsioone. Puu keerukuse aste fikseerib selle, kas arvesse võetakse ainult peamõjud (puu keerukus = 1) või kaasatakse ka koosmõjud (puu keerukus > 1). Lõpptulemusena õppimise määra ja puu keerukuse aste määravad lõpliku mudeli puude koguarvu. Mõlema mudeli jaoks kasutati õppimise määra 0,01 ja interaktsioonide sügavust 5. Mudeli võimekust hinnati ristvalideerimise abil (Hastie jt. 2009). Juhuslik 20% andmetest valiti mudeli täpsuse testimiseks. BRT modelleerimine teostati kasutades R-i tarkvaras gbm paketti (RDC Team 2013).

Lisaks BRT mudelile hinnati elupaigatüübi, toidu kättesaadavuse ja krabide asustustiheduse mõju mudakrabide elupaiga asustamisele dispersioonanalüüsi abil (ANOVA), Dispersioonanalüüs viidi läbi Statistica 7 tarkvaraprogrammi abil.

Dispersioonanalüüs võimaldas demonstreerida erinevate faktorite tasemete erinevusi graafiliselt. Erinevate manipulatsioonide tasemete statistilisi erinevuste uurimiseks kasutati Dispersioonanalüüsi Post-hoc Bonnferroni teste.

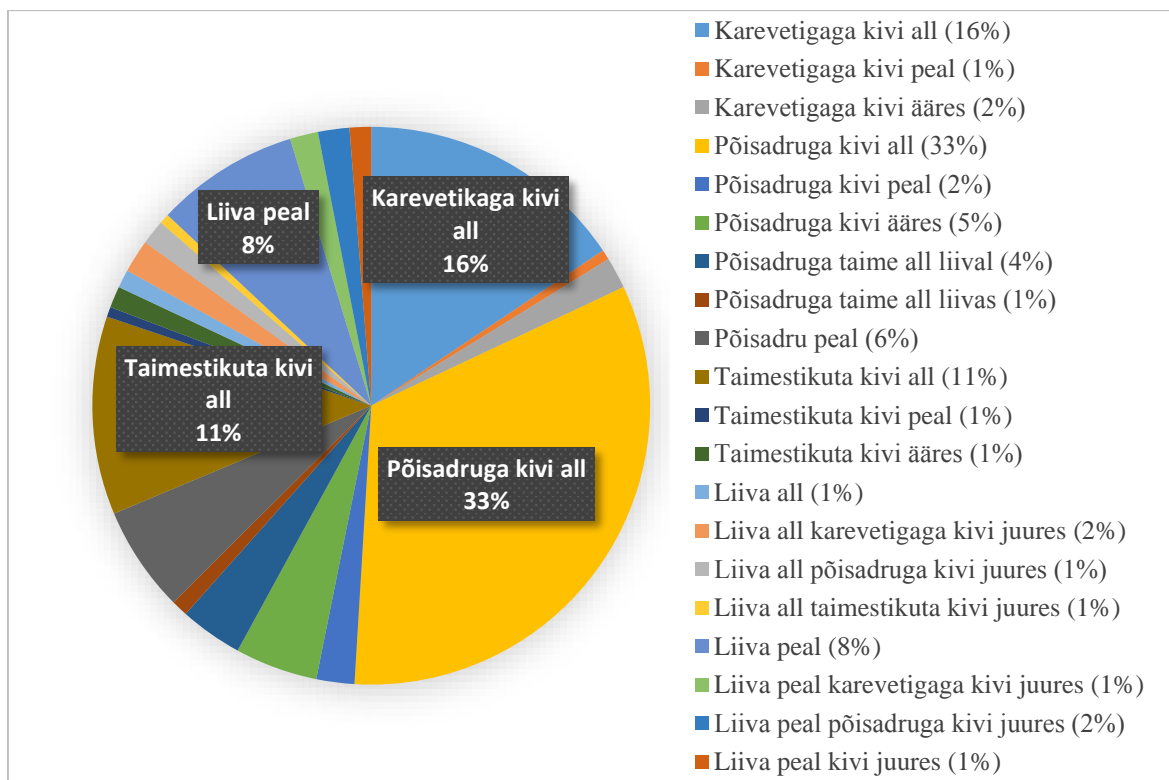
3 Tulemused

BRT mudel kirjeldas 99,8 % krabide elupaiga asustatuse koguvarieeruvusest.

Elupaigatüübi, toidu olemasolu ja krabide asustatuse koosmõju oli kõige olulisem varieeruvuse komponent ning faktori tasemete erinevused kirjeldasid 95,4% elupaiga asustatusest. Kõik teised interaktsioonid ja ka faktorite eraldi mõjud kirjeldasid elupaiga asustatuse varieeruvusest vaid marginaalse osa. Sarnaselt kirjeldas interaktsioon elupaigatüübi, toidu olemasolu ja krabide tiheduse vahel põhilise osa (97,9%) varieeruvusest krabide suurusest ja kokkuvõttes pea 100% varieeruvusest krabi seljakilbi laiusest.

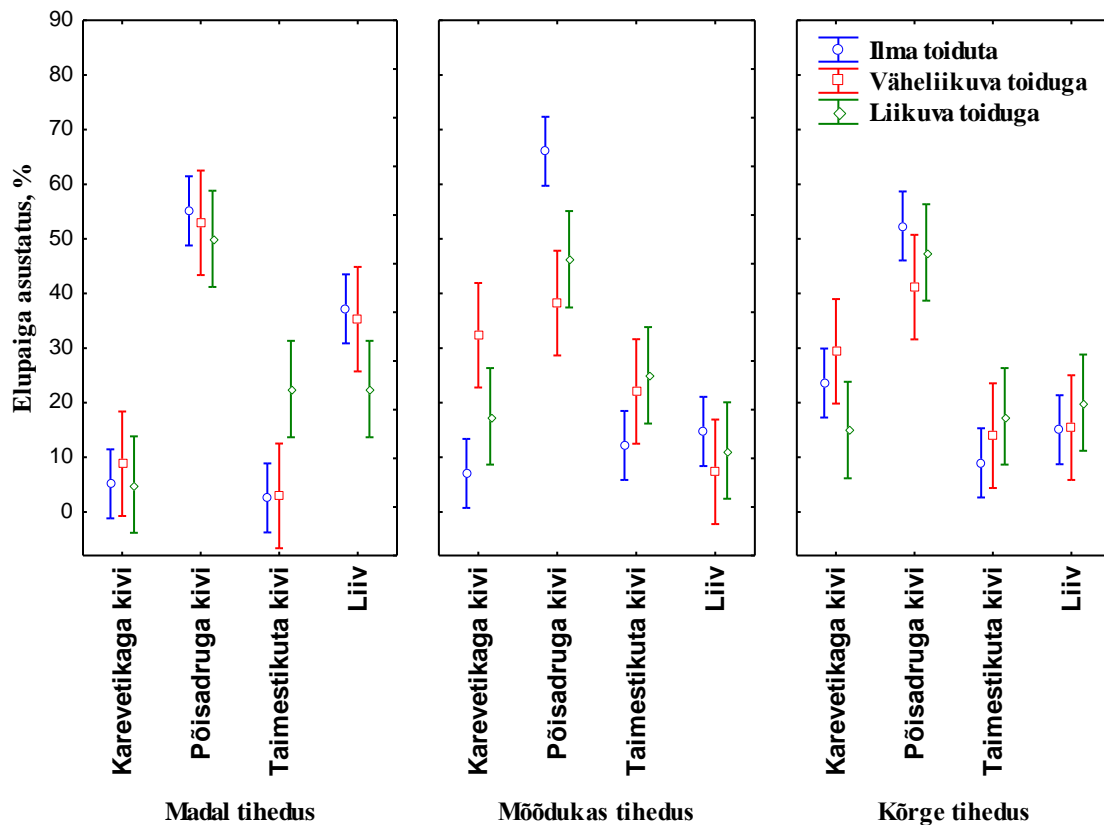
Dispersioonianalüüsi tulemused toetasid BRT mudelist saadud tulemusi. Elupaiga asustatuse analüüsis olid statistiliselt olulised elupaigatüübi faktori individuaalne mõju ($F_{3,1788}=139,96$; $p<0,001$) ja kõik interaktsioonid peale toidu olemasolu ja tiheduse koosmõju ($p_{\text{toit*tihedus*elupaik}}<0,001$, $F_{12,1788}=2,97$; $p_{\text{toit*elupaik}}<0,001$, $F_{6,1788}=8,92$; $p_{\text{tihedus*elupaik}}<0,001$, $F_{3,1788}=12,2$). Krabide seljakilbi laiuse analüüsis tulid statistiliselt oluliseks elupaigatüübi ($F_{3,1788}=127,85$, $p<0,001$) ja tiheduse ($F_{2,1788}=106,03$, $p<0,001$) individuaalsed mõjud ja kõik interaktsioonid peale toidu olemasolu ja tiheduse koosmõju ($p_{\text{toit*tihedus*elupaik}}<0,001$, $F_{12,1788}=2,47$; $p_{\text{toit*elupaik}}<0,001$, $F_{6,1788}=11,04$; $p_{\text{tihedus*elupaik}}<0,001$, $F_{3,1788}=11,2$). Seega allpool välja toodud tulemuste puhul on BRT mudelist saadud tulemused lisatud ainult dispersioonianalüüsi tulemustest oluliselt lahknevate tulemuste puhul. Post-hoc Bonnferroni testi p-väärtused toidutüübi, elupaigatüübi ja krabide tiheduse koosmõju kohta on esitatud sulgudes juhul, kui on statistiliselt olulised.

Harrise mudakrabi (*Rhithropanopeus harrisi*) asustas peamiselt kivisemaid elupaiku võrreldes pehme põhja elupaigaga. Krabid asustasid kõige rohkem põisadruga (*Fucus vesiculosus*) kaetud kivi elupaika (keskmise asustatus 52%) võrreldes teiste elupaikade asustatusega – liiva elupaik (20%), karevetikaga *Cladophora glomerata* kivi (15%) ja taimestikuta kivi (13%). Detailsetest elupaikadest oli kõige rohkem asustatud põisadruga kivi alune (Joonis 5).



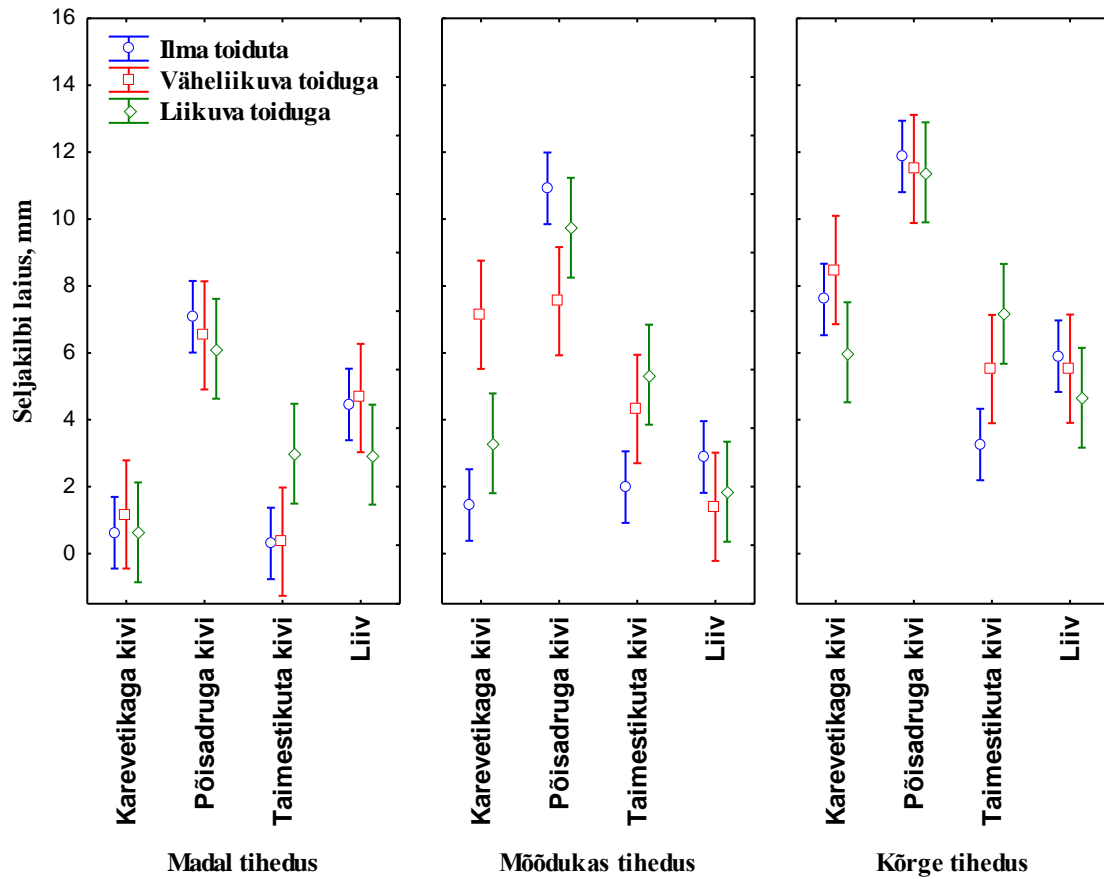
Joonis 5. Detailsete elupaikade asustatus.

Elupaiga asustatust mõjutasid oluliselt elupaigatüübi, krabi tiheduse ja toidu olemasolu individuaalsed ja koosmõjud. Toidu olemasolu mõjutas elupaiga asustatust ainult madala ja mõõduka krabi tiheduse korral. Täpsemalt, madala krabide tiheduse korral suurenes taimestikuta kivi elupaiga asustamine liikuva toidu olemasolu korral (oluline BRT mudelis, kuid mitte oluline Dispersioonianalüüsis). Mõõduka krabide tiheduse korral vähenes väheliikva toidu olemasolul põisadruga kivi elupaiga asustamine ($p < 0,001$) ja suurenes karevetigaga kivi elupaiga asustamine ($p < 0,001$). BRT mudelis vähendas nii väheliikva kui ka liikuva toidu olemasolu põisadruga kivi elupaiga asustamist. Kõigel krabide tiheduse korral ei olnud ei toidu olemasolul ega toidu tüübil mõju krabide elupaigaasustusele. Üldiselt sundis kasvav krabide tihedus krabisid asustama madalama kvaliteediga elupaiku vähendamaks isendite vahelist agressiivset käitumist (Joonis 6).



Joonis 6. Keskmine (\pm SE) Harrise mudakrabi elupaiga asustatus (%) uuritud elupaikades, erinevate krabide tiheduste ja toidutüüpide korral.

Krabi isendite suurus mõjutas mudakrabide elupaigaasustatust. Suuremad krabid asustasid rohkem eelistatumat elupaika ehk põisadruga kivi elupaika. Seejuures väikemaid krabisid oli rohkem teistes elupaikades. BRT analüüs näitas, et konkurentsete mõjude puudumisel (madala tihedusega akvaariumites) väheliikuva toidu olemasolu suurendas karevetikaga kivi elupaiga asustatuse määra põisadruga kivi elupaiga asustatusega samale tasemele. BRT mudelis suurendas mõõduka krabide tiheduse korral mõlema toidutüübi olemasolu keskmist krabide suurust nii taimestikuta kivi kui ka karevetikaga kivi elupaigas. ANOVA analüüs näitas statistiliselt olulist erinevust karevetikaga kaetud kivi elupaigas ($p < 0,001$) vaid toidu puudumise ja väheliikuva toidu olemasolu vahel. BRT mudelis, krabide kõrge tiheduse korral, ei mõjutanud toidu olemasolu krabide keskmist suurust üheski elupaigas ning elupaikade vahelised krabide suuruste erinevused olid väiksemad kui madalate krabide tiheduste korral. Esines statistiliselt oluline erinevus krabide suuruses taimestikuta kivi elupaigas toidu puudumise ja väheliikuva toidu olemasolu vahel (Joonis 7).



Joonis 7. Keskmise (\pm SE) Harrise mudakrabi seljakilbi laius (mm) uuritud elupaikades, erinevate krabide tiheduste ja toidutüüpide korral.

Harrise mudakrabi suremus eksperimendi käigus oli alla 10%. Krabide suremine esines ainult kõrgel krabi tihedustel ja loomse toidu puudumisel. Krabide sugude vahel ei esinenud süstemaatiliselt erinevat käitumist elupaigaasustuses. Emased krabid ei olnud ovigeensed ei katse ajal ega peale katset.

4 Arutelu ja järeldused

Eksperimentaaluuring näitas, et Harrise mudakrabi (*Rhithropanopeus harrisi*) eelistab rohkem olla hariliku põisadruga (*Fucus vesiculosus*) kaetud kivi all kui kõikide teiste katses kasutatud kivide all. Krabid eelistasid asustada põisadruga kivi alust ala, kuid ei näidanud suurenenud afiinsust makrovetika tallusele kui elupaigale. Detailsetest elupaikadest oli põisadru talluse keskmine asustatus 6% võrreldes põisadru kivi aluse elupaigaga (33%). Põisadruga kivi sobivust seletab põisadru lamendunud ja vähese valguse läbilaskvusega tallus, mis pakub krabile paremat varju võrreldes karevetika *Cladophora glomerata* niitja struktuuriga. Suurem vari elupaiga ümbruses pakub krabile paremat varjupaika ja jahimaid sarnaselt põhjalise eluviisiga kaladele (Aneer 1985). Harilik põisadru pakub invasiivsele krabile liigirikast elupaika, kus on olemas nii suur makrovetika kui ka selgrootute biomass (Wikström ja Kautsky 2007). Sarnaste omadustega elupaika ei suuda krabile pakkuda ükski teine makrovetikas Läänemeres (Haage 1976, Kautsky jt. 1992).

Toidu olemasolu mõjutab erinevate elupaigatüüpide asustamist ainult madala ja mõõduka tiheduse korral. Madala tiheduse korral suurenes krabide afiinsus taimestikuta kivi elupaiga suhtes liikuva toidu olemasolul. Eksperimendi käigus täheldati liikuvate kirpvähiliste *Gammarus* sp. suuremat esinemist taimestikuta kivi ja põisadruga kaetud kivi elupaikades võrreldes karevetikaga kivi või liiva elupaigas. Looduses koloniseerivad kirpvähiliselt kiirelt kõik vabad põisadru tallused (Haage ja Jansson 1970). Elusal karevetikal on madal toitainete sisaldus ja paksud rakuseinad, mis muudavad vetika väga vastupidavaks herbivooridele (Birch jt. 1983, Paalme jt. 2002). Lisaks võivad mõningate vaatluste kohaselt mesoherbivoorid niitjasse karevetika struktuuri kinni jääda ja seal surra (Orav-Kotta ja Kotta 2004), mis seletab miks kirpvähilised *Gammarus* sp. ei asusta märkimisväärsel määral karevetikaga kivi kui elupaika. Selline elupaiga eelistamine võib mõjutada ka krabide erinevate elupaigatüüpide asustamist looduses. Alternatiivselt võib krabide madalat afiinsust karevetikaga kivi elupaiga suhtes seletada saagi püüdmiseks kuluva lisapingutusega (Hegele-Drywa ja Normant 2009), mis on vajalik kirpvähiliste püüdmiseks niitja vetika vahelt, võrreldes taimestikuta kivi või hariliku põisadru küljest. Kui krabide tihedus suureneb, siis juba mõõdukal tihedusel suureneb krabide vaheline konkurents ja karevetikaga kivi elupaik muutub taimestikuga kivi elupaigaga sama

väärtuslikuks. Seega ainult konkurentsete mõjude intensiivistumine tasakaalustab lisapingutuse hinna, mida krabi peab maksma, et niitjate vetikate vahelt toitu kätte saada.

Krabide mõõdukal tihedusel väheliikuva toidu olemasolu suurendas karevetikaga kivi elupaiga asustamist krabide poolt, kuigi väheliikuva toiduga manipulatsioonides oli toitu rohkelt üle terve akvaariumi. Krabide madalal tihedusel, kui kõige sobivam elupaik ei olnud limiteeritud, ei lisanud toidu olemasolu erinevatele elupaigatüüpidele lisaväärtust. Mõõdukal tihedusel hariliku põisaruga kivi oli endiselt kõige rohkem asustatud elupaik, kuid krabi jaoks muutusid olulisemaks ka teised kivised elupaigad. Eksperimentaaluuringu käigus võis täheldada, et krabid püüdsid karevetikaga kividelt efektiivsemalt tigusid *Theodoxus fluviatilis* võrreldes kirpvähkidega.

Kõrgeima konkurentsi tingimustes ehk krabide kõrge tiheduse korral mõjutas isendite vaheline agressiivne käitumine erinevate elupaigatüüpide asustatust rohkem kui toidu olemasolu. Eksperimentaaluuring näitas selgelt, et krabide suurel tihedusel olid erinevate elupaikade asustatuse määrade erinevused kõige väiksemad võrreldes madalamate tihedustega manipulatsioonidega. Sellest lähtuvalt soosib suurenenud liigisisene konkurents laialdasemat elupaigatüüpide valikut. Kui madalaimal krabide tihedusel asustasid krabid eelkõige hariliku põisadruga kivi elupaika, siis mõõdukal ja kõrgel krabide tihedusel muutusid atraktiivseks ka karevetikaga kivi ja taimestikuta elupaigad. Muutunud asustatuse määrasid seletab võimalus, et suurenev agressioon sunnib väiksemaid krabisid asustama madalama kvaliteediga elupaiku. Seda kinnitab olukord, et kõikidel krabi tiheduste tasemetel oli krabide keskmine suurus suurim hariliku põisadruga elupaigas. Lisaks näitas eksperimentaaluuring, et toidu olemasolu suurendas elupaikade väärtust krabi jaoks - toidu olemasolul karevetikaga kivi ja taimestikuta kivi elupaiku asustasid suuremad isendid.

Eksperimentaaluuringu käigus esinenud suremus oli madal. Vaid liigisisene agressiivne käitumine krabide vahel põhjustas katses suremust ja see ilmnes ainult toidu puudumisel ja kõrge populatsiooni tiheduse korral. Seega tulemustest võib järeldada, et hariliku põisadruga kivi kättesaadavus võib olla üks faktoreid, mis reguleerib krabide tihedust looduslikes populatsioonides eriti madalatel toidu kontsentratsioonidel talvel ja varakevadel.

Kokkuvõttes ei asusta Harrise mudakrabi uues elupaigas loodulikus levialas eelistatud mudase liivaga elupaiku vaid asustab pigem kivisemaid elupaiku, mis on kaetud hariliku

põisadruga. Edasised uuringud on vajalikud, et analüüsida, kas aastaajalised muutused saaklooma või krabi populatsiooni tihedustes mõjutavad krabide elupaigavalikut. Katsetulemused aga viitavad sellele, et omnivoorne ja suure isuga invasiivne krabi liik võib ohustada hariliku põisadruga elupaiku vähendades olulisel määral selgrootute populatsioonide tihedusi või makrovetika populatsiooni suurust ja leviala. Selliste mõjutuste suurusjärku ja võimalikke tagajärgi on vaja eraldi määratleda pika-ajaliste katsete käigus nii kõvapõhjaliste koosluste kui ka segapõhjaliste elupaikade jaoks.

Kokkuvõte

Harrise mudakrabi (*Rhithropanopeus harrisii*) saabus Läänemerre 1936. aastal ja on sellest ajast peale levinud mööda rannikut ning viimane teadaolev invasioon esines Läänemere kirdeossa 2011 aastal. Invasiivsele liigile kohaselt on Harrise mudakrabil vastupidav laiale keskkonnatingimuste amplituudile. Harrise mudakrabi on omnivoorse toitumistüübiga ja suure reproduktiivse potentsiaaliga liik. Läänemere kirdeosas on Harrise mudakrabi loonud elujõulise ja kiirelt paljuneva populatsiooni ainult kahe aastaga peale esmaleidu.

Läänemere jaoks tähendab liigi saabumine täiesti uue funktsionaalse rühma ilmumist, kuna liikuvad epibentilised kiskjad on siiani Läänemere piirkonnast puudunud. Bentiliste koosluste jaoks võib see tähendada, et koosluste kasvu piiravaks teguriks võib toitainete kättesaadavuse asemel saada kiskluse tase.

Hindamaks potentsiaalseid mudakrabi mõjusid uues ökosüsteemis on vajalik teada mudakrabide asustustihedusi eri elupaikades. Antud magistritöö raames hinnati eksperimentaalselt Harrise mudakrabide asustustihedusi eri elupaikades ning määratleti krabide tiheduse ja toidu kättesaadavuse mõju elupaigaasustusele. Harrise mudakrabi asustas peamiselt vetikatega kaetud kiviseid elupaiku ning vähemal määral ka taimestikuta kiviseid või liivasid elupaiku. Eksperimentaaluuring näitas, et kuigi krabid võivad asustada erinevaid elupaikasisid, on neil suurem afiinsus kivisete elupaikade osas, eriti hariliku põisadruga (*Fucus vesiculosus*) kaetud kivi elupaiga suhtes. Sellest võib järeldada krabide suuremat mõju nimetatud elupaikades.

Toidu olemasolu, krabide tiheduse ja elupaigatüübi koosmõju mõjutas statistiliselt olulisel määral krabide elupaigaasustust. Madala ja mõõduka krabide tiheduse korral suurendas toidu olemasolu krabide afiinsus madalama kvaliteediga elupaikade suhtes, taimestikuta kivi ja karevetigaga *Cladophora glomerata* kivi elupaikade suhtes. Madalama kvaliteediga elupaiku asustasid tüüpiliselt väiksemad isendid ning toidu olemasolu suurendas elupaikade kvaliteeti suuremate krabide jaoks.

Kõrgel krabide tihedusel suurendas isendite vahelise agressioon krabide afiinsust madalama kvaliteediga elupaikade suhtes. Toidu olemasolu ei mõjutanud erinevate elupaikade asustamist kõrgema tiheduse korral. Sellest võib eeldada, et looduses kiirelt kasvava arvukusega krabid on võimelised asustama kõiki tüüpilisi elupaiku Eesti rannikumeres.

Krabide populatsiooni suurust piiravaks teguriks võib saada hariliku põisadruga elupaikade limiteeritus eriti kevadistes tingimustes, kui toidu kättesaadavus krabi jaoks on veel madal.

Summary

Ecology and habitat occupancy of the Harris mud crab *Rhithropanopeus harrisi*.

The Harris mud crab (*Rhithropanopeus harrisi*) arrived to the Baltic Sea in 1936 and has since spread north along the coastline with the last known invasion at the northeastern part in 2011. As common for invasive species, the Harris mud crab is very reluctant to a wide range of environmental conditions. The Harris mud crab is omnivorous and has large reproductive potential. In the northeastern part the mud crab has established a viable and expanding population in just two years since first sighting.

This introduction represents an appearance of the completely new function, as such large epibenthic predators were previously missing from the Baltic Sea range. For benthic communities this introduction could mean the replacement of previous bottom-up control to top-down control of population growth.

In order to assess potential impacts of the crab to the invaded ecosystem knowledge of the crab's habitat occupancy is required. Present thesis experimentally evaluates the Harris mud crabs habitat occupancy on its relation to population size and food availability. The crab mostly inhabited vegetated boulders but at lesser extent also unvegetated boulders or sandy habitats. The experiment demonstrated that the crab may inhabit a large variety of habitats with stronger affinity towards boulder fields covered with the brown macroalga *Fucus vesiculosus*. This implies stronger impact of crab in such habitats.

There was a statistically significant importance of habitat type, food availability and crab density concurrent effect to the crabs' habitat selection. Food availability increased the crabs' affinity towards low-quality habitats, boulders with *Cladophora glomerata* and unvegetated boulders, when crab densities were low or medium. Lower quality habitats were typically inhabited by smaller individuals and the availability of food increased habitat value for larger crabs.

In case of high crab population density increased aggression between individuals increased the crabs' affinity towards low-quality habitats. Food availability did not increase habitats quality in high density conditions. From that we can presume that the increasing population of the crabs will inhabit all typical habitats in the Estonian coastal sea.

The availability of *Fucus vesiculosus* communities could become one of the limiting factors in the crab's population abundance. This could be especially true in case of low food availability in early spring.

Tänuavaldused

Avaldan tänu oma juhendajatele, Merli Pärnojale ja Jonne Kottale, igakülse abi eest. Suur tänu ka Helen Orav-Kottale ja Ivan Kuprijanovile abi eest katse läbiviimisel. Töö on läbiviidud institutsionaalse uurimistoetuse abil (IUT02-20).

Kasutatud kirjandus

- GISD (2005) Global Invasive Species Database (GISD). <http://www.issg.org/database>
(Accessed 1 September 2005)
- RDC Team (2013) R: A language and environment for statistical computing.
<http://www.R-project.org/> (Accessed 20 July 2013)
- Adema J. (1991). De krabben van Nederland en België (Crustacea, Decapoda, Brachyura).
- Alvarez F., Hines A.H. and Reaka-Kudla M.L. (1995). The effects of parasitism by the barnacle *Loxothylacus panopaei* (Gissler) (Cirripedia: Rhizocephala) on growth and survival of the host crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) (Brachyura: Xanthidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 192: 221-232
- Aneer G. (1985). Some speculations about the Baltic herring (*Clupea harengus membras*) in connection with the eutrophication of the Baltic Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42: 83-90
- Birch P., Gabrielson J. and Hamel K. (1983). Decomposition of Cladophora. I. Field Studies in the Peel-Harvey Estuarine System, Western Australia.
In: Dring M. (ed), *Botanica marina*. Walter de Gruyter & Co, Berlin, New York, pp 165-172
- Boyle J.T., Keith D. and Pfau R. (2010). Occurrence, reproduction, and population genetics of the estuarine mud crab, *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) (Decapoda, Panopidae) in Texas freshwater reservoirs. *Crustaceana* 83: 493-505
- Briski E., Ghabooli S., Bailey S.A. and MacIsaac H.J. (2012). Invasion risk posed by macroinvertebrates transported in ships' ballast tanks. *Biological Invasions* 14: 1843-1850
- Brockerhoff A. and McLay C. (2011). Human-mediated spread of alien crabs. In: Galil B.S., Clark P.F. and Carlton J.T. (eds), *In the wrong place - Alien marine crustaceans: Distribution, biology and impacts*. Springer Netherlands, pp 27-106
- Buck T.L., Breed G.A., Pennings S.C., Chase M.E., Zimmer M. and Carefoot T.H. (2003). Diet choice in an omnivorous salt-marsh crab: different food types, body size, and habitat complexity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 292: 103-116

- Buitendijk A.M. and Holthuis L.B. (1949). Note on the Zuiderzee crab, *Rhithropanopeus harrisii* (Gould) subspecies *tridentatus* (Maitland). *Zoologische Mededelingen* 30: 95-106
- Cohen A.N. and Carlton J.T. (1995). Nonindigenous aquatic species in a United States estuary. U.S. Fish and Wildlife Service, Washington DC
- Costlow J.J.D., Bookhout C.G. and Monroe R.J. (1966). Studies on the larval development of the crab, *Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841). The effect of salinity and temperature on larval development. *Physiological Zoology* 39: 81-100
- Costlow Jr J. and Bookhout C. (1971). The effect of cyclic temperatures on larval development in the mud crab *Rhithropanopeus harrisii*. Fourth European Marine Biology Symposium, Cambridge University Press, Cambridge. pp 211-220
- Cronin T.W. (1982). Estuarine retention of larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisii*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 15: 207-220
- Cronin T.W. and Forward R.B. Jr (1983). Vertical migration rhythms of newly hatched larvae of the estuarine crab *Rhithropanopeus harrisii*. *Biological Bulletin* 165: 139-153
- Czerniejewski P. (2009). Some aspects of population biology of the mud crab, *Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841) in the Odra estuary, Poland. *Oceanological and Hydrobiological Studies* 38: 49-62
- Czerniejewski P. and Rybczyk A. (2008). Body weight, morphometry, and diet of the mud crab, *Rhithropanopeus harrisii tridentatus* (Maitland, 1874) in the Odra estuary, Poland. *Crustaceana* 81: 1289-1299
- Demel K. (1953). A new species in the Baltic Sea fauna. *Kosmos* 2: 105-106
- Elith J., Leathwick J.R. and Hastie T. (2008). A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology* 77: 802-813
- Forward R.B. Jr. and Lohmann K.J. (1983). Control of egg hatching in the crab *Rhithropanopeus harrisii* (Gould). *Biological Bulletin* 165: 154-166
- Forward R.B., Tankersley R.A. and Rittschof D. (2001). Cues for metamorphosis of brachyuran crabs: an overview. *American Zoologist* 41: 1108-1122

- Fowler A.E., Frosström T., von Numers M. and Vesakoski O. (2013). The North American mud crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) in newly colonized Northern Baltic Sea: distribution and ecology. *Aquatic Invasions* 8: 89-96
- Goodenough A.E. (2010). Are the ecological impacts of alien species misrepresented? A review of the "native good, alien bad" philosophy. *Community Ecology* 11: 13-21
- Haage P. (1976). Quantitative investigations of the Baltic Fucus belt macrofauna, 3: Seasonal variation in biomass, reproduction and population dynamics of the dominant taxa. Contributions from the Askoe Laboratory
- Haage P. and Jansson B.-O. (1970). Quantitative investigations of the Baltic Fucus belt macrofauna: 1. Quantitative methods. *Ophelia* 8: 187-195
- Hastie T., Tibshirani R. and Friedman J. (2009). The elements of statistical learning: Data mining, inference and prediction. Springer-Verlag, New York. pp 744
- Hayes K.R. and Sliwa C. (2003). Identifying potential marine pests—a deductive approach applied to Australia. *Marine Pollution Bulletin* 46: 91-98
- Hegele-Drywa J. and Normant M. (2009). Feeding ecology of the American crab *Rhithropanopeus harrisi* (Crustacea, Decapoda) in the coastal waters of the Baltic Sea. *Oceanologia* 51: 361-375
- Herborg L.M., Rushton S.P., Clare A.S. and Bentley M.G. (2003). Spread of the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards) in continental Europe: analysis of a historical data set. *Hydrobiologia* 503: 21-28
- Iseda M., Otani M. and Kimura T. (2007). First record of an introduced crab *Rhithropanopeus harrisi* (Crustacea: Brachyura: Panopeidae) in Japan. *Japan Journal of Benthology* 62: 39-44
- Kautsky H., Kautsky L., Kautsky N., Kautsky U. and Lindblad C. (1992). Studies on the *Fucus vesiculosus* community in the Baltic Sea. *Acta Phytogeographica Suecica* 78: 33-48
- Kotta J., Kutser T., Teeveer K., Vahtmäe E. and Pärnoja M. (2013). Predicting species cover of marine macrophyte and invertebrate species combining hyperspectral remote sensing, machine learning and regression techniques. *PloS one* 8: e63946

- Kotta J., Lauringson V., Martin G., Simm M., Kotta I., Herkül K. and Ojaveer H. (2008). Gulf of Riga and Pärnu Bay. In: Schiewer U. (ed), Ecology of Baltic coastal waters. Ecological studies 197. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp 217-243
- Kotta J. and Ojaveer H. (2012). Rapid establishment of the alien crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) in the Gulf of Riga. *Estonian Journal of Ecology* 61: 293-298
- Milke L.M. and Kennedy V.S. (2001). Mud crabs (Xanthidae) in Chesapeake Bay: claw characteristics and predation on epifaunal bivalves. *Invertebrate Biology* 120: 67-77
- Morgan S.G., Goy J.W. and Costlow J.D.J. (1983). Multiple ovipositions from single matings in the mud crab *Rhithropanopeus harrisi*. *Journal of Crustacean Biology* 3: 542-547
- Newell R.I.E., Kennedy V.S. and Shaw K.S. (2007). Comparative vulnerability to predators, and induced defense responses, of eastern oysters *Crassostrea virginica* and non-native *Crassostrea ariakensis* oysters in Chesapeake Bay. *Marine Biology* 152: 449-460
- Ojaveer H., Gollasch S., Jaanus A., Kotta J., Laine A., Minde A., Normant M. and Panov V. (2007). Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* in the Baltic Sea—a supply-side invader? *Biological Invasions* 9: 409-418
- Ojaveer H., Kotta J., Põllumäe A., Põllupüü M., Jaanus A. and Vetemaa M. (2011). Alien species in a brackish water temperate ecosystem: Annual-scale dynamics in response to environmental variability. *Environmental Research* 111: 933-942
- Orav-Kotta H. and Kotta J. (2004). Food and habitat choice of the isopod *Idotea baltica* in the northeastern Baltic Sea. *Hydrobiologia* 514: 79-85
- Paalme T., Kukk H., Kotta J. and Orav H. (2002). "In vitro" and "in situ" decomposition of nuisance macroalgae *Cladophora glomerata* and *Pilayella littoralis*. In: Orive E., Elliott M. and deJonge V.N. (eds), Nutrients and Eutrophication in Estuaries and Coastal Waters. Springer, pp 469-476
- Paavola M., Olenin S. and 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

- Petersen C. (2006). Range expansion in the northeast Pacific by an estuary mud crab - A molecular study. *Biological Invasions* 8: 565-576
- Projecto-Garcia J., Cabral H. and Schubart C.D. (2009). High regional differentiation in a North American crab species throughout its native range and invaded European waters: A phylogeographic analysis. *Biological Invasions* 12: 253-263
- Roche D., Torchin M., Leung B. and Binning S. (2007). Localized invasion of the North American Harris mud crab, *Rhithropanopeus harrisi*, in the Panama Canal: implications for eradication and spread. *Biological Invasions* 11: 983-993
- Rodgers P.J., Reaka M.L. and Hines A.H. (2011). A comparative analysis of sperm storage and mating strategies in five species of brachyuran crabs. *Marine Biology* 158: 1733-1742
- Segerstråle S.G. (1957). Baltic Sea. *Geological Society of America Memoirs* 67: 751-800
- Silliman B.R., Layman C.A., Geyer K. and Zieman J. (2004). Predation by the black-clawed mud crab, *Panopeus herbstii*, in mid-Atlantic salt marshes: further evidence for top-down control of marsh grass production. *Estuaries* 27: 188-196
- Zaitsev Y. and Ozturk B. (eds) (2001). Exotic species in the Aegean, Marmara, Black, Azov and Caspian Seas. Turkish Marine Research Foundation, Istanbul Turkey, 267 pp
- Turoboyski K. (1973). Biology and ecology of the crab *Rhithropanopeus harrisi* ssp. *tridentatus*. *Marine Biology* 23: 303-313
- Wikström S.A. and Kautsky L. (2007). Structure and diversity of invertebrate communities in the presence and absence of canopy-forming *Fucus vesiculosus* in the Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72: 168-176
- Williams A.B. (1984). Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the eastern United States, Maine to Florida. Smithsonian Institution Press, Washington D.C. 550 pp
- Wolff W.J. (1973). The estuary as a habitat: an analysis of data on the soft-bottom macrofauna of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. *Zoologica Verhandelingen* 126: 3-242

Wolff W.J. (1999). Exotic invaders of the meso-oligohaline zone of estuaries in the Netherlands: why are there so many? *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 52: 393-400

Wolff W.J. (2005). Non-indigenous marine and estuarine species in The Netherlands. Nationaal Natuurhistorisch Museum. pp 116

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Kristiina Nurkse

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Harrise mudakrabi (*Rhithropanopeus harrisii*) ökoloogia ja elupaik“, mille juhendajad on Merli Pärnoja ja Jonne Kotta
 - 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
 - 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu alates **31.12.2015** kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 26.05.2014