Mnemiopsis leidyi A. Agassiz, 1865 - neugodni američki gost

Karović, Stela

Undergraduate thesis / Završni rad

2020

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Dubrovnik / Sveučilište u Dubrovniku**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:155:231612

Rights / Prava: In copyright

Download date / Datum preuzimanja: **2020-10-20**

Repository / Repozitorij:

Repository of the University of Dubrovnik

SVEUČILIŠTE U DUBROVNIKU

ODJEL ZA AKVAKULTURU

PREDDIPLOMSKI STUDIJ AKVAKULTURA

Stela Karović

Mnemiopsis leidyi A. Agassiz, 1865 - neugodni američki gost

Završni rad

Dubrovnik, 2020.

SVEUČILIŠTE U DUBROVNIKU

ODJEL ZA AKVAKULTURU

PREDDIPLOMSKI STUDIJ AKVAKULTURA

Stela Karović

Mnemiopsis leidyi A. Agassiz, 1865- neugodni američki gost

Završni rad

Mentor:

izv. prof. dr. sc. Marijana Pećarević

Dubrovnik, 2020.

Ovaj završni rad izrađen je pod stručnim vodstvom izv. prof. dr. sc. Marijana Pećarević, u sklopu preddiplomskog studija Akvakultura na Odjelu za akvakulturu Sveučilišta u Dubrovniku.

Sadržaj

Sažetak ... 1

Summary ... 2

1. Uvod ... 3

2. Taksonomija vrste *Mnemiopsis leidyi* ... 5

3. Rasprostranjenost vrste *Mnemiopsis leidyi* ... 6

4. Opća strukturalna i funkcionalna obilježja rebraša ... 7

4. 1. Vanjski izgled ... 7

4. 2. Unutarnja građa i izgled ... 8

4.3. Pokretanje ... 10

4.4. Živčani sustav i osjetila ... 10

4.5. Probavni sustav i prehrana ... 10

4.6. Disanje, optjecajni sustav i ekskrecija ... 11

4.7. Bioluminiscencija ... 11

4.8. Spolni sustav, razmnožavanje i embrionalni razvitak ... 12

5. Karakteristike vrste *Mnemiopsis leidyi* ... 13

5.1. Kapacitet rasta populacija ... 13

5. 2. Fiziološka tolerancija ... 13

5. 3. Široka prehrambena niša ... 15

6. Širenje vrste *Mnemiopsis leidyi* ... 17

6.1. Primarno širenje vrste *Mnemiopsis leidyi* ... 19

6.2. Sekundarno širenje vrste *Mnemiopsis leidyi* ... 20

7. Unos i širenje vrste *Mnemiopsis leidyi* u Jadranskom moru ... 24

8. Zaključak ... 26

9. Literatura ... 27

Sažetak

Alohtone vrste su oni organizmi koji se ne nalaze na svom prirodnom staništu nego su doneseni namjerno ili slučajno na neko novo područje. Imaju veliki utjecaj na bioraznolikost, ekosustave, gospodarstvo te zdravlje ljudi. Najčešći vektori širenja akvatičnih alohtonih organizama su brodski promet i akvakultura. *Mnemiopsis leidyi*, je rebraš koji je došao balastnim vodama američkih brodova u euroazijska mora u kojima se nastanio i uzrokovao velike ekološke i ekonomske štete. Prvi put je zabilježen 1980-tih godina u Crnom moru, gdje je nakon par godina uništio ribarstvo i napravio veliku novčanu štetu. Dalje se širio u Egejsko, Azovsko, Mramorno, Kaspijsko, Sredozemno i Jadransko more. Zabilježen je i u Baltičkom i Sjevernom moru. Ovaj rebraš ima niz sposobnosti koje mu omogućavaju opstanak i širenje populacije. Neke od njih su: hermafroditizam, koji dopušta svim jedinkama stvaranje plodnih ličinki; visok fekunditet; brz rast; prehrambena fleksibilnost i velika fiziološka tolerancija na temperaturu, slanost i otopljeni kisik.

Ključne riječi: alohtone vrste, balastne vode, *Mnemiopsis leidyi*, rebraši.

Summary

Non-indigenous species are those organisms that are not found in their natural habitat but were brought intentionally or accidentally to a new area. They have a major impact on biodiversity, ecosystems, economy and human health. The most common vectors for the spread of aquatic alien species are shipping and aquaculture. *Mnemiopsis leidyi* is a cthenophore introduced by ballast waters from American continent in Eurasian seas, where it settled and caused great environmental and economic damage. It was first recorded in the 1980s in the Black Sea, where after a few years it destroyed fisheries and caused great monetary damage. It further spread to the Aegean, Azov, Marmara, Caspian, Mediterranean and Adriatic Seas. It has also been recorded in the Baltic and North Seas. This ctenophore has a number of abilities that enable it to survive and expand its population. Some of them are: hermaphroditism, which allows all individuals to produce fertile larvae; high fecundity; rapid growth; nutritional flexibility and high physiological tolerance to temperature, salinity and dissolved oxygen.

Key words: alien species, ballast waters, *Mnemiopsis leidyi*, ctenophores.

1. Uvod

Alohtone vrste su one vrste koje se ne nalaze u svom prirodnom staništu već su prenesene na udaljena područja u koja se ne bi mogle proširiti prirodnim putem, a mogu biti unesene namjerno ili slučajno. Mogu imati veliki utjecaj na ekosustave i bioraznolikost ukoliko u novom staništu postanu invazivne te poremete prirodnu ravnotežu (Ojaveer i sur., 2014). Kad su u pitanju akvatični organizmi, najčešći vektori širenja takvih vrsta su brodski promet i akvakulturne djelatnosti, a nakon toga slijede akvaristika, ribarstvo, poribljavanje i znanstvene djelatnosti. Najčešći namjerni unos je putem akvakulturnih djelatnosti, kada se unose nove vrste koje su pogodne za uzgoj. Slučajni unos alohtonih vrsta je najčešće putem brodskog prometa, balastnim vodama ili obraštajem na trupu broda (Pećarević i sur., 2013).

Opstanak unesenih vrsta može biti različit. Najviše je onih vrsta koje se ne uspijevaju prilagoditi te ubrzo nestaju. Manji broj se prilagođava na već postojeće zajednice i nemaju većih negativnih utjecaja. Neke od njih se vrlo lako prilagođavaju i nemaju prirodne neprijatelje pa se brzo šire i pri tom potiskuju postojeće autohtone zajednice. Posljedice takvog širenja mogu biti vrlo ozbiljne i manifestuju se kroz poremećaje biološke raznovrsnosti, lanca ishrane i cjelokupnog ekosustava (Ojaveer i sur., 2014).

Prevencija je prva linija obrane protiv invazivnih alohtonih vrsta i o njoj bi trebali voditi brigu nadležne službe koje su namijenjene za to. Ipak, nekad ni potpuna prevencija nije dovoljna da se zaustavi unos stranih vrsta, zbog toga je važno rano otkrivanje i brzi odgovor koji bi trebao ublažiti, i naposljetku, zaustaviti proces i posljedice širenja invazivnih vrsta. Kako bi se procijenila invazivnost neke strane vrste sprovode se postupci procjene rizika. Ne postoji potpuno pouzdan proces procjene hoće li neka vrsta postati invazivna na određenom području. Međutim, uspoređivanje s područjima sličnih ekoloških uvjeta koristi se kao jedna od bitnih i pouzdanih metoda. Kontrola upravljanja i istraživanje su idući koraci, a osim toga, važno je podizanje svijesti stanovništva, koje ne samo da može prepoznati alohtonu vrstu, već i shvatiti da je prevencija najvažniji korak u zaustavljanju njihovog širenja (Mačić i sur., 2014).

Prema Zakonima o zaštiti prirode Republike Hrvatske (NN 80/13, 15/18, 14/19, 127/19) invazivna strana vrsta je ona čije naseljavanje ili širenje ugrožava biološku raznovrsnost, ali i koja svojim razmnožavanjem i širenjem uzrokuje ne samo ekološku već i ekonomsku štetu i/ili čak nepovoljno utiče na zdravlje ljudi. Intenzivni rast trgovine,

transporta i putovanja u dvadesetom stoljeću imao je za posljedicu širenje mnogih vrsta i snažan rast broja vrsta unesenih u nove regije. U Hrvatskoj je zabranjen unos stranih vrsta u otvorene ekosustave (Mačić i sur., 2014).

U istočnom, obalnom, dijelu južnog Jadrana zabilježeno je ukupno 113 vrsta za koje možemo smatrati da su alohtone za cijelo Sredozemno more: 15 fitoplanktonskih, 16 zooplanktonskih, 16 mikroalgi, 44 zoobentoskih i 22 vrste riba (Pećarević i sur., 2013). Neke od njih su: *Muggiaea atlantica*-Cunningham, 1892, invazivni zooplankton koji je iz Atlantskog oceana aktivnom migracijom dospio kod Dubrovnika 1995. godine; *Caulerpa cylindracea*-Sonder, 1845, invazivni fitobentos koji je 2000. godine morskim strujama došao do Pelješca iz Tihog oceana; *Crassostrea gigas*-Thunberg, 1793, školjkaš koji je marikulturom unesen-1977. godine u Boku Kotorsku iz Tihog oceana; *Fistularia commersonii*-Rüppell, 1838, invazivna riba koja je sve češća u južnom Jadranu dovedena aktivnom migracijom i morskim strujama 2006. godine iz Tihog i Indijskog oceana; *Siganus luridus*-Rüppell, 1829, riba koja je morskim strujama donesena iz zapadnog dijela Indijskog okeana do ostrva Mljeta 2010. godine i danas ima uspostavljenu populaciju u Jadranu; *Sphoeroides pachygaster*-Müller & Troschel, 1848, bento-pelagična riba koja je aktivnom migracijom došla iz Atlantskog oceana u Albaniju 1992. godine i ostvarila populaciju u Jadranu (Mačić i sur., 2014); *Mnemiopsis leidyi*, rebraš koji je unesen balastnim vodama 1980-tih godina iz Atlanstkih obala Amerike u Crno more, gdje je imao katastrofičan utjecaj na cijeli ekosustav tog područja (Vinogradov i sur., 1989), kojeg ćemo detaljno opisati kao i njegovo primarno i sekundarno širenje, te posljedice i negativne učinke na ekosustav i ekonomiju zahvaćenih područja. Tamo je i značajno poremetio ekosustav i doveo do kolapsa ribarstva, a sekundarno se širio u okolna mora. Poznat i pod imenom morski orah, nalazi se u otvorenom moru kao plankton želatinoznog, prozirnog tijela i zanimljivog izgleda jer posjeduje svojstvo bioluminiscencije (civ.iptpo.hr).

Glavna obilježja rebraša su diploblastičnost, biradijalna simetrija, između oralnog i aboralnog pola proteže se osam redova trepetljikavih ktena, nemaju blastocel ni celom, jedina šupljina u tijelu jest probavna šupljina s ograncima koji se granaju po tijelu, imaju mrežasti živčani sustav, nemaju dišnog, optjecajnog ni ekskretornog sustava, većinom su hermafroditi, razvijaju se preko cidipidne ličinke, žive isključivo u moru, uglavnom planktonski, rjeđe bentoski (Habdija i sur., 2011).

2. Taksonomija vrste *Mnemiopsis leidyi*

Prema *World register of Marine Species* (www.marinespecies.org) *Mnemiopsis leidyi* pripada u carstvo *Animalia*, koljeno *Ctenophora*, razred *Tentaculata*, red *Lobata*, porodica *Bolinopsidae*, rod *Mnemiopsis*, vrsta *Mnemiopsis leidyi* (Slika 1).

Slika 1. *Mnemiopsis leidyi* (Izvor: www.marinespecies.org)

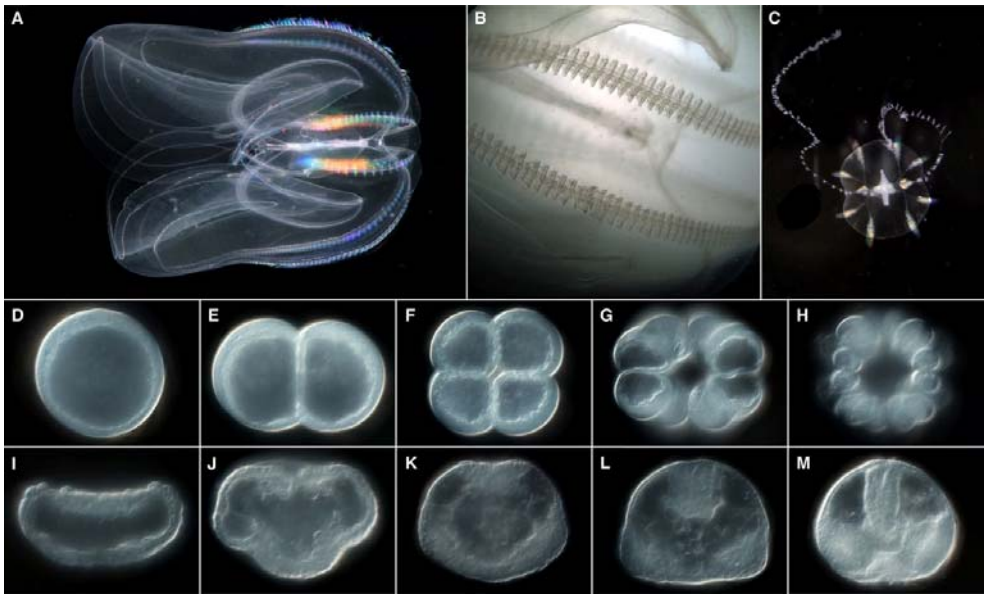
3. Rasprostranjenost vrste *Mnemiopsis leidyi*

Rebraši su morske životinje koje većinom vode planktonski način života. Nalaze se od površinskih slojeva do dubina od 3000 m. Nekoliko vrsta je epibentičko. Donedavno je koljeno Ctenophora bilo razdijeljeno u dva razreda: Nuda za vrste bez lovki (samo pripadnici reda Beroida) i Tentaculata za vrste s lovkama (svi ostali redovi). Podrijetlo ovih skupina je upitno pa je oko 80 opisanih vrsta rebraša danas razdijeljeno na redove u sedam skupina: Beroida (Slika 2), Cestida, Cydippida, Ganeshida, Lobata, Platyctenida i Thalassocalycida (Habdija i sur., 2011).

Slika 2. Nuda, red Beroida (Izvor: alchetron.com)

4. Opća strukturalna i funkcionalna obilježja rebraša

Rebraši su morske životinje koje većinom žive planktonski način života. Veličina im varira od nekoliko milimetara do 30 cm, a neki mogu biti i veći. Imaju okruglo ili jajasto tijelo koje je prozirno i želatinozno. Glavna os tijela je oralno-aboralna os, i imaju mezogleju koja je debela i pomaže im pri plutanju. Imaju jednostavan mrežasti živčani sustav. Osobine rebraša koje se smatraju jedinstvenima su češljaste pločice za pokretanje, lovke s koricama i ljepljivim kolocitima koje koriste za hvatanje plijena, te apikalni osjetilni organ sa statolitom koji služi za regulaciju kretanja (Habdija i sur., 2011)(Slika 3).



Slika 3. *Mnemiopsis leidyi* povijest i anatomija života. (A) Odrasla *M. leidyi* (duga oko 10 cm). (B) Pogled izbliza na redove češlja. (C) Aboralni prikaz stadija cidipida. (D) Jednostanični oplođeni embrij. (E do H) Rani stupnjevi cijepanja. (I) Gastrula stadij. (J do M) Kasniji razvoj embrija *M. leidyi* prikazan oralnom stranom prema dolje. Zametci su oko 200 µm (Izvor: science.sciencemag.org)

4. 1. Vanjski izgled

To su biradijalno simetrične životinje što znači da se kod njih kroz oralno- aboralnu os tijela mogu položiti dvije ravnine simetrije, od kojih svaka dijeli tijelo na dvije zrcalne polovice. Imaju ždrijelnu ravninu simetrije koja je nazvana tako jer je ždrijelo u tom pravcu

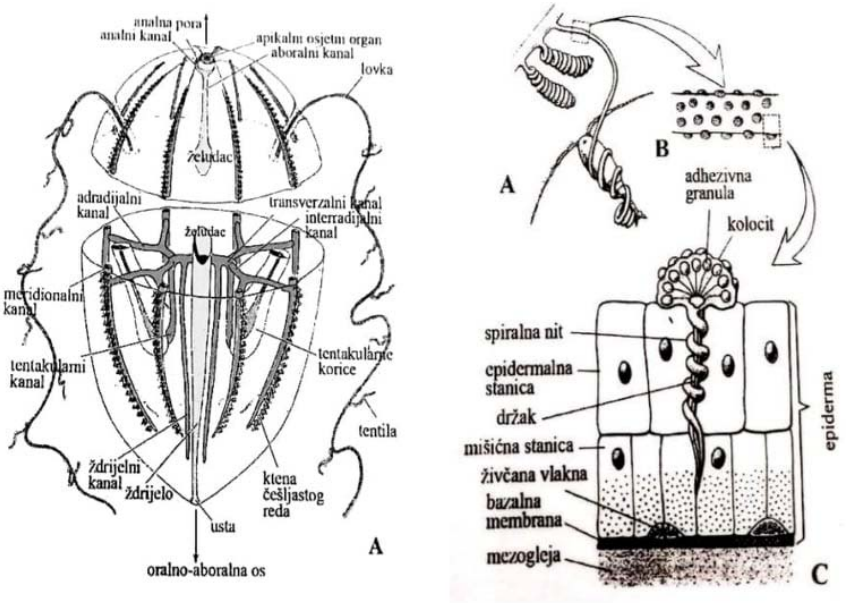
jako spljošteno, i tentakularnu ravninu simetrije jer su u toj ravnini položene lovke. Na oralnoj strani se nalaze usta, a na aboralnoj strani je apikalni osjetni organ. Između te dvije strane nalazi se osam redova trepetljikavih pločica pomoću kojih se rebraši kreću. Svaka ta pločica naziva se ktena ili češalj. Po toj osobini su i dobili naziv (grč. *kteno-*, *kteis-*, češalj, *phore-* nositi). Iz aboralne hemisfere tijela izlaze dvije duge lovke na kojima se nalaze nitasti ogranci *tentillae*. Lovke izlaze iz dna dubokih trepetljikavih tentakularnih vrećica i vrlo su rastezljive. Tijelo rebraša je bez boje, prozirno, a većina pigmentiranih vrsta su dubokomorske. Pigmentacija također postoji i kod nekih neobičnih bentoskih vrsta koje se pričvrste za podlogu i koriste obojenost za prikrivanje (Habdija i sur., 2011)(Slika 4).

Slika 4. Vanjski izgled *Mnemiopsis leidyi* (Izvor: ocean.si.edu)

4. 2. Unutarnja građa i izgled

Epiderma i debela mezogleja čine stijenku tijela, uključujući ždrijelo i tentakularne korice. Tu se nalaze mišićne i živčane stanice. Površina epiderme prekrivena je zaštitnim slojem sluzi. Epiderma rebraša sastavljena je od dvoslojnog epitela. U vanjskom sloju su trepetljikave, intersticijalne i mukozno-žljezdane stanice (luče sluzavi prekrivač koji štiti tijelo) te kolociti i različite osjetne stanice. Samo su mukozno-žljezdane i osjetne stanice raspoređene po cijelom tijelu, dok su ostali tipovi stanica ograničeni na određene strukture npr. ktene, ždrijelo ili tentakularne korice. Unutarnji sloj epiderme sadrži mišićne epitelne stanice i živčanu mrežu. Epiderma lovki i tentila ima kolocite, specijalizirane stanice koje

izlučuju ljepljivu tvar na koju se uhvati plijen (Slika 5). Ovaj tip stanica imaju samo rebraši, a luče se iz intersticijalnih stanica. Kolocit izgledom podsjeća na gljivu. Sastoji se od vršne kape, koja ima mnogobrojne vezikule ispunjene ljepljivom tvari, i drška koji učvršćuje kolocit za epidermu, dublji mišićni sloj ili za mezogleju. Oko drška spiralno je omotana nit koja se jednim krajem drži osnovice drška, a drugim vršne kape. Pretpostavlja se da nit ublažava pritisak na kolocitu prilikom trzanja uhvaćenog plijena te da sprječava otkidanje kolocita. Svaki kolocit upotrijebi se samo jednom, a zatim se zamijeni novim. Ispod epiderme je mezogleja ili mezenhim u kojoj su mišićne, živčane, pigmentne (ako postoje) i ameboidne stanice. Ameboidne stanice luče ekstracelularni matriks mezogleje. Tijelo rebraša sastoji se od velike količine vode (suha tvar u ukupnoj težini iznosi samo oko 4%). Elastična mezogleja daje tijelu potporu, a tonus mišića je odgovoran za održavanje oblika tijela. Ti mišići pomažu i pri prehrani, gutanju hrane, kontrakcijama ždrijela i kretanju lovki. Rebraši imaju prave mišićne stanice koje se razvijaju u mezogleji i mezodermalnog su podrijetla. Protežu se duž epiderme i mezogleje. U epidermi se mogu nalaziti uzdužni, kružni ili oba tipa mišića. Mišićne stanice mezogleje čine kružne, uzdužne ili radijalne mišiće. To su glatki mišići, a samo kod jedne vrste otkriveni su i poprečno prugasti mišići (Habdija i sur., 2011).



Slika 5. Shematski prikaz građe rebraša iz reda Cydippida (lijevo)(A_1) i presjek kroz kolocit i tentilu rebraša (desno)(A_2, B i C) (Izvor: Habdija i sur., 2011).

4.3. Pokretanje

Većina rebraša vodi pelagički život, što im omogućuje želatinozno tijelo i mala specifična težina. Za kretanje se služe trepetljikavim pločicama i ktenama nanizanim u osam meridionalnih redova. Jedna ktena sastavljena je od nekoliko tisuća vrlo dugačkih (do 3,5 mm), djelomično spojenih trepetljika koje udaraju zajedno kao cjelina. Svaka trepetljika ima tipičnu 9+2 mikrotubularnu strukturu i jedinstven set lamela koje povezuju susjedne trepetljike. Udarci ktena usmjereni su aboralno pa rebraši plivaju s ustima prema naprijed. Slabiji ili jači udarci omogućuju promjenu pravca kretanja te tako pronađu područje s najboljim uvjetima okoliša ili područje najbogatije hranom. Rebraši se kreću brzinom do 50 mm/s, a prilikom kretanja ktena dolazi do loma svjetlosti što stvara karakterističan svjetlucavi spektar boja. Oni su najveće solitarne životinje koje se pokreću trepetljikama. Ovakvim kretanjem su neprimjetni za predatore i plijen (Habdija i sur., 2011).

4.4. Živčani sustav i osjetila

Difuzna subepidermalna živčana mreža ima funkciju primanja podražaja i njihovog provođenja. Više je koncentrirana ispod češljastih redova i oko usta. Subgastrodermalna mreža je rjeđa. Živčane stanice postoje i u mezogleji, uključujući dugačke vrpce u lovkama. Povezane su s mišićima mezogleje i upravljaju mišićnim kretanjem. Apiklani osjetni organ nalazi se u udubini koja sadrži statolit položen na četiri skupine dugačkih trepetljiki koje se nazivaju balanseri. Pritisak statolita na određeni balanser povećava stopu udaranja dvaju češljastih redova, omogućujući životinji da upravlja smjerom. Na cijeloj površini tijela nalaze se osjetne stanice koje odgovaraju na dodir, vibracije, kemijske i toplinske podražaje (Habdija i sur., 2011).

4.5. Probavni sustav i prehrana

Svi rebraši su karnivori, hrane se zooplanktonom: rakovima, meduzama, ribljim jajima, i drugim rebrašima. U određeno doba godine u obalnim vodama neke su vrste vrlo brojne i imaju značajnu ulogu u hranidbenim lancima. Rebraši svojim dugačkim lovkama koje vuku za tijelom love plijen pasivno, različitim kružnim pokretima tijela. Adhezivna granula

kolocita luči vrlo ljepljivu tvar koja zalijepi plijen za lovke. Periodičnim mišićnim kontrakcijama lovke se provlače uz usta da bi obrisala nakupljeni plijen. Vrste koje imaju kratke lovke ili ih nemaju uopće, imaju sluzavu površinu tijela na koju se plijen zalijepi, a strujanjem trepetljika ga prinesu ustima. Probavni enzimi se izlučuju u ždrijelu ektodermalnog podrijetla i tu se odvija ekstracelularna faza probave. Suspenzija čestica zatim ulazi u želudac i dalje cirkulira kroz gastrovaskularne kanale. Ovdje je probava u potpunosti intracelularna, u stanicama koje oblažu kanale. Taj jednoslojni epitel endodermalnog je podrijetla. Aboralni kanal izlazi iz želudca do aboralnog pola gdje se dijeli na četiri kratka kanala od kojih dva završavaju slijepo, a dva se otvaraju analnim porama koje služe kao primitivni crijevni otvori i pomažu ustima u izbacivanju neprobavljenih ostataka (Habdija i sur., 2011).

4.6. Disanje, optjecajni sustav i ekskrecija

Rebraši nemaju posebne organe za disanje, optjecanje ni za izlučivanje produkata metabolizma. Epiderma i probavni epitel služe za razmjenu plinova. Gastrovaskularni kanali koji prolaze kroz cijelo tijelo omogućuju prijenos hranjivih tvari i oksigenirane vode, a vjerojatno sudjeluju i u ekskreciji (Habdija i sur., 2011).

4.7. Bioluminiscencija

Bioluminiscencija je sposobnost emisije vidljive svjetlosti od strane organizama, a kao rezultat kemijske reakcije. Najčešće se radi o reakciji oksidacije molekule luciferina, molekule koja emitira svjetlost. Na brzinu ove kemijske reakcije utječu enzimi luciferaza ili fotoprotein (varijanta luciferaze kod koje su faktori za emisiju svjetlosti povezani u jedinicu) (Haddock i sur., 2010). Stvaranje svjetlosti biokemijskim putem je moguće kod većine rebraša. Bljeskovi plave svjetlosti noću su sjajniji nego kod većine bioluminiscentnih organizama. Nastaju u kanalima ispod češljastih redova (Habdija i sur., 2011)(Slika 6).

Slika 6. Bioluminiscencija *Mnemiopsis leidyi* (Izvor: www.aquariumofpacific.org)

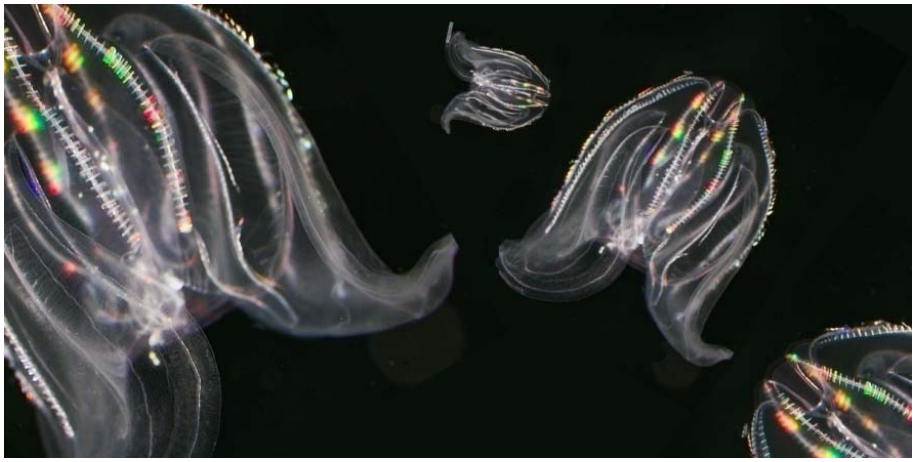
4.8. Spolni sustav, razmnožavanje i embrionalni razvitak

Rebraši mogu regenerirati sve dijelove tijela, uključujući i apikalni osjetni organ. Njihova mogućnost nespolnog razmnožavanja dijeljenjem ili pupanjem je upitna. Većinom su dvospolci. Jajnici i sjemenici diferenciraju se iz endoderma koji oblaže osam meriodionalnih kanala. Gamete se uglavnom oslobađaju kroz usta u vodeni stupac. Brazdanje je totalno i determinirano, a teče po jedinstvenom biradijalnom obrascu. Gastrulacija je invaginacijom ili epibolijom. Većina rebraša razvija se preko cidipidne ličinke koja je vrlo slična odraslim jedinkama (Habdija i sur., 2011).

5. Karakteristike vrste *Mnemiopsis leidyi*

5.1. Kapacitet rasta populacija

Mnemiopsis leidyi(Slika 7)je razvio niz osobina koje mu omogućavaju brz rast populacija. Hermafroditizam dopušta svim jedinkama da stvaraju plodne ličinke. Fenkuditet je često visok, oko 2000 jaja po rebrašu u toku jednog dana i može narasti do 12,000 jaja po rebrašu u toku jednog dana. Brzina proizvodnje jaja je slična u Crnom i Kaspijskom moru. Kada se nalazi na području s povoljnom temperaturom (15-30ºC) i omjerom hrane, ličinke se vrlo brzo razvijaju i rastu. U takvim uvjetima jedinke mogu dostići reproduktivnu odraslu dob za 14 dana. Visok fekunditet i brz rast su karakteristični za kolonizirajuće vrste i važni su za stvaranje velike biomase *M. leidyi* u umjerenim područjima (Costello i sur., 2012).



Slika 7. Rebraši *Mnemiopsis leidyi* (Izvor: www.nioz.nl).

5. 2. Fiziološka tolerancija

M. leidyi ima veliku fiziološku toleranciju na temperaturu, slanost i otopljeni kisik. Sposobnost podnošenja temperatura između 0 i 32 ºC dopuštaju *M. leidyi* da zauzima raznolik zemljopisni raspon koji uključuje morske ekosustave od umjerenog do tropskog pojasa. Međutim, unutar ovih širokih temperaturnih granica, temperaturni pragovi utječu na dinamiku populacije *M.leidyi*. Tolerancija gornjeg i donjeg temperaturnog praga najviše utječe na

preživljavanje jedinki na nekom staništu. Provedena istraživanja o gornjoj temperaturnoj granici ovog rebraša pokazuju da se pojavljuje u Sredozemnom moru gdje ljeti temperatura naraste i do 32ºC što ukazuje na znatnu fiziološku fleksibilnost unutar temperaturnih varijacija koje karakteriziraju prostornu distribuciju *M. leidyi*. Donja temperaturna granica čini se da je oko točke smrzavanja. Precizno određivanje donjeg temperaturnog praga ovisi od staništa i od razine slanosti. U Narragansett zaljevu, SAD, prirodnom staništu *M. leidyi*, salinitet varira između 22 i 33, a rebraš se prikuplja na temperaturi od -1ºC pravljenjem pukotina na površinskom ledu. Međutim, u plitkom Azovskom moru gdje je salinitet nizak (površinska slanost 0-14) *M. lediyi* vjerojatno neće preživjeti na temperaturi ispod 4ºC. Slično tome, u sjevernom Kaspijskom moru, ne može preživjeti kada je salinitet niži od 4. Populacije *M. leidyi* nestaju u Azovskom moru kada temperatura vode postane hladnija od 3ºC. Ova izvješća ukazuju na to da niske razine saliniteta mogu negativno utjecati na preživljavanje populacija *M. leidyi* tijekom hladnijih mjeseci (Costello i sur., 2012).

Jedan drugi temperaturni prag izravno utječe na porast populacije *M. leidyi* a to je reproduktivni temperaturni prag. Otpuštanje jaja u Chesapeake zaljevu se dešava na temperaturama između 12 i 29ºC. U Narragansett zaljevu jaja se otpuštaju na temperaturama i od samo 6ºC. Prema Costello i sur., 2012. smatra se da je najoptimalniji temperaturni donji prag za uspješno otpuštanje jaja 10ºC. Populacije i stopa rasta se povećavaju na višim temperatuma gdje je maksimum između 15 i 30ºC. Ovi podatci sugeriraju na nekoliko važnih veza između temperature i stope rasta populacije. Prvo, optimalne temperature su nužan, ali nedovoljan uvjet za porast populacije. Temperature u reproduktivnom opsegu *M. leidyi* samostalno nisu dovoljne za nagovještaj porasta populacije. Također, mnoge regije s povoljnim temperaturnim rasponima uglavnom ne proizvode visoku biomasu rebraša. Umjesto toga, povoljne temperature mogu se promatrati kao uvjet koji omogućuje rast velikog broja populacije, ali samo u kombinaciji s dovoljnom koncentracijom plijena i ograničenim pritiskom predatora. Drugo, tijekom nekoliko mjeseci u godini, temperature vode umjerenog pojasa su ispod reproduktivnog praga *M. leidyi*, što utječe na godišnju raspodjelu i prezimljavanje populacija. Treće, klimatske promjene mijenjaju godišnje trajanje ovog perioda prezimljavanja u umjerenim vodama. Broj dana u godini koji su prehladni za reprodukciju rebraša smanjio se posljednjih godina, a obalna područja koja su najviše pogođena ovim klimatskim trendom služe kao područja izvora *M. leidyi*. Jedan rezultat ovog trenda je da rast populacija sada može često započeti ranije i trajati dulje sezonski u

umjerenim primorskim ekosustavima nego tijekom prethodno zabilježenih razdoblja (Costello i sur., 2012).

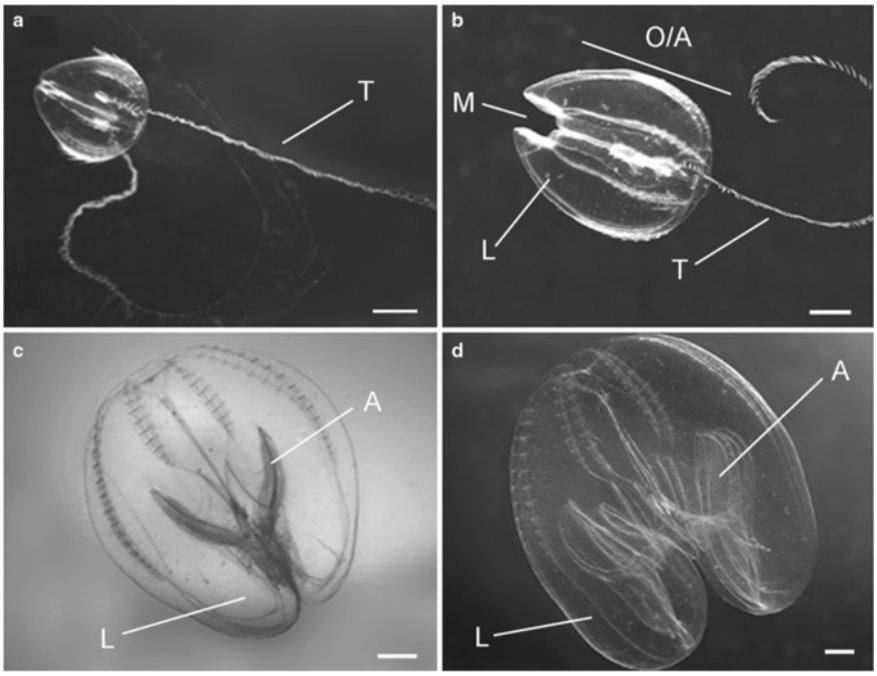
M. leidyi također ima izuzetno široke tolerancije na salinitet,pa se može naći u raznim staništima, od gotovo slatkovodnih do hipersalinih laguna. Istraživanje Costello i sur., 2012. pokazala je da je *M. leidyi* hiper-osmokonformer. Njegova široka tolerancija na slanost ima nekoliko važnih učinaka. Prvo, to je stvorilo zabunu o identifikaciji *M. leidyi*, koji općenito nema bradavice u staništima s malim salinitetom (*M. leidyi*), ali je čvršćeg tijela i općenito ima bradavice u staništima s visokim salinitetom (pogrešno nazvani *M. mccradyi*). Drugo, njegova široka tolerancija na raspon saliniteta omogućuje rebrašima da se šire iz priobalnih područja u zaljeve koji imaju velik protok zbog kiše i otjecanja. Ova područja s niskim salinitetom služe kao važna utočišta od manje eurohalinih predatora poput *Chrysaora quinquecirrha* Desor, 1848. i *Beroe* spp. Gronov, 1760. Ova fiziološka fleksibilnost je dovela do mišljenja da populacije *M. leidyi* nisu ograničene varijacijama saliniteta. Međutim, iako ovaj rebraš ima visoku toleranciju saliniteta, niska slanost može dovesti do smanjena preživljavanja na niskim temperaturama, manju maksimalnu veličina tijela i smanjenje uspjeha reproduktivnosti (Costello i sur., 2012).

5. 3. Široka prehrambena niša

Prehrambena fleksibilnost omogućava *M. leidyi* da iskoristi raznolikost planktonskih izvora hrane, uključujući mikroplankton, mezozooplankton i ihtioplankton. Godišnji ciklus rasta populacija u umjerenim vodama izvornog područja uključuje prijelaze između područja s različitim vrstama raspoloživog plijena. Širina prehrambenog spektra ovisi i o životnom stadiju. Jaja su mala, oko 0.3 mm promjera i stadij ličinke cidipida koji se izlegne od jajeta je sličnih malih dimenzija i posjeduje nježne lovke koje se koriste za hvatanje plijena. Mala veličina i niska organska struktura tek izvaljene ličinke čine njene pipke ranjivim pri susretu s većim plijenom. Iako su sve veličine ličinki cidipida sposobne za hvatanje nauplija kopepoda, susreti ličinki cidipida promjera manjeg od 0,65 mm s nauplijem često rezultiraju gubitkom osjetljivih cidipidnih pipaka. Tijekom najranijih faza cidipida, gutanje širokog spektra protista, uključujući i autotrofni i heterotrofni plijen - dijatomeje, dinoflagelati, euglenoidi, alorikat i cilijati - važan su prehrambeni izvor za *M. leidyi*. Odmah nakon izvaljivanja, ličinke cidipida počinju konzumirati mikroplankton protista koji može pružiti dovoljnu prehranu za

rast do približno 5 mm promjera, pri kojoj veličini započinje morfološki prijelaz u fazu lobata (Costello i sur., 2012).

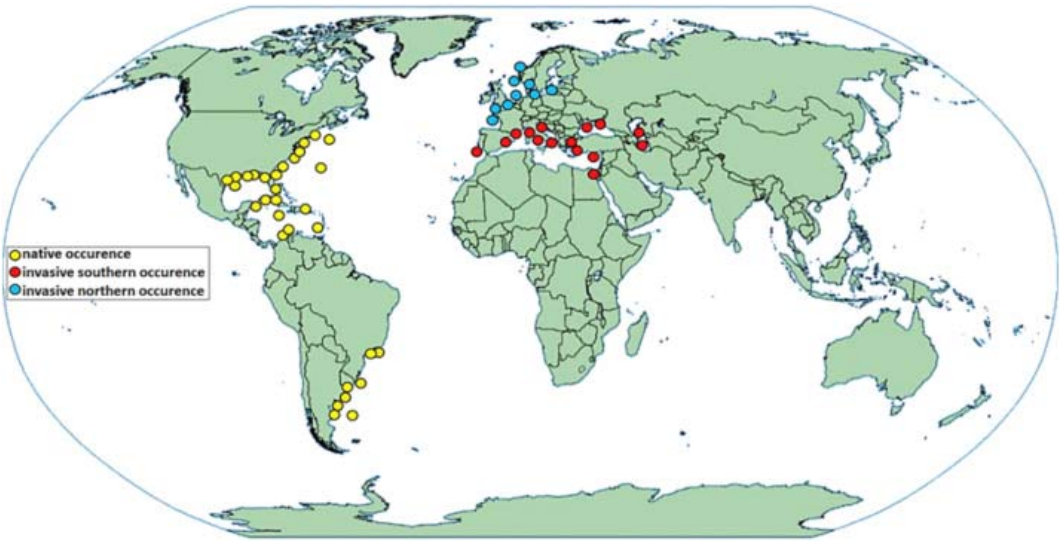
Hvatanje i gutanje protista nastavlja se tijekom razvoja faze lobata, ali prijelaz od oblika cidipida do lobata podrazumijeva konzumiranje više raznolikog plijena. Širok prehrambeni spektar u fazi lobata temelji se na strukturalno jednostavnom, ali funkcionalno složenom mehanizmu hranjenja. Plijen koji se sporo kreće, poput ličinki rakova, mekušaca, beskralješnjaka i ribljih jaja, jednostavno se uvlači u struju hranjenja i sakuplja u ljepljivi koloblast na pipcima koji se dalje prenosi do usne šupljine putem cilijarne struje. Kombinacija učinkovitog hranjenja i brzog rasta pruža *M. leidyi* sposobnost da snažno utječe na planktonske zajednice (Costello i sur., 2012)(Slika 8).



Slika 8. *Mnemiopsis leidyi* životni stadiji, a. cidipidna ličinka, b. prijelazni stadij, c. lobata stadij, d. odrasli stadij; T-lovke, L-usne lobule, O/A- oralno-aboralna os, M-usta, A- ušne školjke (Izvor: Costello i sur., 2012).

6. Širenje vrste *Mnemiopsis leidyi*

Rebraš *Mnemiopsis leidyi* porijeklom je iz ušća i priobalja regije zapadnog Atlanskog oceana i prirodno je rasprostranjen od Sjedinjenih Američkih Država do južne Argentine, a možemo ga pronaći i u Europi kao invazivnu vrstu (Slika 9). Posjeduje jak invazivni potencijal i visok fekunditet, koji omogućuje brz rast populacije na različitim staništima.



Slika 9. Distribucija *Mnemiopsis leidyi*; žuto-pojava u prirodnom staništu, crveno-pojava u stranim južnim staništima, plavo-pojava u stranim sjevernim staništima (Izvor: www.sciencedirect.com)

U posljednja tri desetljeća proširio se u skoro svim Euroazijskim morima, uključujući Egejsko, Azovsko, Mramorno, Kaspijsko, Sredozemno, Jadransko i Crno more (Slika 10). Utjecaj ove vrste je imao negativan učinak na naseljena područja zbog smanjenja bioraznolikosti i biomase zooplanktona, te je često uzrokovao kolaps ribarstva (Marambio i sur., 2013).

Slika 10. Širenje *Mnemiopsis leidyi* europskim morima (Izvor: www.grida.no)

Mnemiopsis leidyi je u Europu došao balastnim vodama brodova iz Amerike i prvi put je zabilježen u Crnom moru 1980-tih godina, a potpuno se proširio na ovom području do 1988. godine. Ovaj rebraš se smatra jednim od glavnih uzroka svih ekoloških problema crnomorskog ekosustava (Vladymyrov i sur., 2011). *M. leidyi* se u ovom okolišu održao i ubrzo dostigao rast koncentracije od čak 1,5 kg/m^2 što je dovelo do drastičnog smanjenja populacija zooplanktona kojima se uneseni rebraš hranio (Ojaveer i sur., 2014). Poremetio je više trofičke razine ovisne o zalihama zooplanktona, a u nižim trofičkim razinama došlo je do smanjena zooplanktona i povećanja fitoplanktona (Vladymyrov i sur., 2011). Time je došlo i do smanjenja populacija ribolovno važne vrste, inćuna *Engraulis encrasicolus*, koji se hrani zooplanktonom (Ojaveer i sur., 2014). Posljedice unosa *M. leidyi* u Crno more su bile velike štete u vrijednosti od više miliona američkih dolara (Vladymyrov i sur., 2011).

Prema Ojaveer i sur., 2014. ovaj rebraš se dalje širio u Azovsko more, zatim u Mramorno more, istočno Sredozemlje, Egejsko more, i potom u Kaspijsko more krajem 1990-tih (Vladymyrov i sur., 2011), gdje je također uzrokovao veliku ekološku i ekonomsku štetu (Ojaveer i sur., 2014).

U Baltičkom i Sjevernom moru prvi put je zabilježen 2006. godine. Nakon toga je 2009. godine nađen uz francusku obalu Sredozemnog mora, na sjeveru Jadranskog mora, južnom Levantijskom moru, i zapadnom Sredozemnom moru (Vladymyrov i sur., 2011).

6.1. Primarno širenje vrste *Mnemiopsis leidyi*

Prema Purcell i sur., 2001. *Mnemiopsis leidyi* je prvi put pronađen u Sudak zaljevu Crnog mora u studenom, 1982. godine. Do jeseni se proširio kroz cijelo Crno more, sa prosječnom biomasom od 1kg/m^2 i prosječnim brojem od 310 rebraša po m^2. U jesen 1989. godine na otvorenom moru izmjerena je najveća srednja vrijednost biomase 4,6 kg/m^2, a broj rebraša 7600 po m^2. U proljeće 1990. godine broj rebraša je i dalje bio vrlo velik, ali do ljeta broj rebraša i njihova biomasa se počela smanjivati i nastavila sve do ljeta 1993. godine. Drugi vrhunac biomase dogodio se u rujnu 1994. godine, s prosječnom biomasom od 2,7kg/m^2 u otvorenom moru i puno veće vrijednosti u priobalju (maksimalno 9,7kg/m^2). Obilje rebraša tijekom drugog vrhunca nije bilo toliko veliko na otvorenom moru kao 1989. godine, ali veće biomase izmjerene su u priobalju nego prije. Ovi podatci pokazuju da populacija *Mnemiopsis leidyi* pokazuje velike međugodišnje varijacije u Crnom moru, kao rezultat interakcija s okolišem i dostupnosti hrane.

Nakon dolaska u Crno more, ovaj rebraš se kroz tjesnace proširio u susjedne bazene. Prvi put je primijećen u Azovskom moru u kolovozu, 1988. godine (Purcell i sur., 2001). *M. leidyi* ne može preživjeti tijekom zime u Azovskom moru, pa se svake godine ponovno uvodi kroz tjesnac Kerch u Crno more u proljeće ili ljeto, ovisno o strujama. Od 1989. godine svako ljeto tamo cvjeta do rane jeseni, s najvećom biomasom u srpnju i kolovozu. U kolovozu 1991. godine biomasa je ponovno bila visoka, dosegavši 812g/m^2, vjerojatno zbog neobično visoke prosječne temperature vode u srpnju i kolovozu od 26◦C. Biomasa rebraša smanjila se od 1992. do 1994. godine. Najmanja biomasa, 1994. godine, je bila kada je u kolovozu izmjeren maksimum od 362g/m^2. Od 1995. godine biomasa *M. leidyi* raste u Azovskom moru, s visokom biomasom od 610g/m^2 izmjereno u kolovozu 1995. godine i 1075g/m^2 izmjereno 1999. godine. Iako bi mogao dostići veliku biomasu populacije, *M. leidyi* ostaje relativno malen (1,5–2,5 cm) u Azovskom moru (Purcell i sur., 2001).

Prvi put je prodro do Mramornog mora iz Crnog mora gornjom Bosforskom strujom. Javljao se tijekom cijele godine u gornjim slojevima Mramornog mora. Početkom listopada prosječna biomasa je bila 152g/m^3, a broj jedinki je bio 27 rebraša po m^3, ali u srpnju 1993. godine broj rebraša opada na samo 2,5% od prethodne godine.

M. leidyi se proširio i na Sredozemno more, gdje je prvi put zabilježen krajem ljeta 1990. godine u Egejskom moru (Purcell i sur., 2001). Između 1991. godine i 1996. godine, i

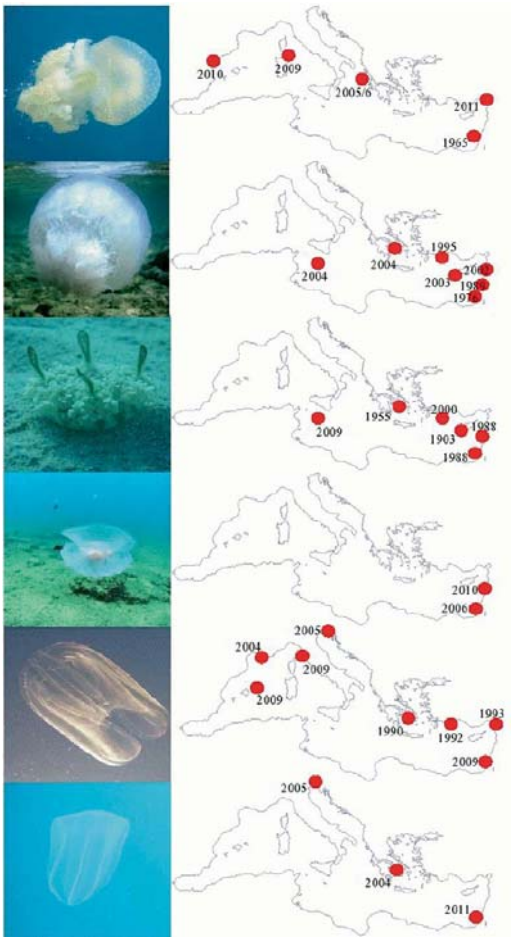
ponovno 1998. godine, skupine rebraša uočene su u ljetnim mjesecima u sjevernom Egejskom moru kraj otoka Lesvos, Skyros, Limnos, Alonissos i poluotoka Halkidiki. Pretpostavlja se da su ove skupine donesene odljevom crnomorskih vodenih masa. Najveće količine nađene su u zaljevima Thermaikos i Strymonikos (Galil i sur., 2009). Primijećena je velika skupina rebraša (do 150 jedinki po m^2) u siječnju 1998. godine. Količina *M. leidyi* je uvijek niža u sjevernom Egejskom moru nego u Crnom i Azovskom moru. Primjerci odraslih jedinki u Egejskom moru veličine od 6 do 7 cm su bili manji od odraslih jedinki u Crnom moru koji su bili veličine od 12 do 18 cm (Purcell i sur., 2001).

Pretpostavlja se da se *M. leidyi* dalje prenosio onako kako je i stigao, balastnim vodama brodova. Donesen je u nove dijelove istočnog sredozemlja u Levantinsko more, gdje je pronađen u proljeće 1992. godine, te u sirijsko priobalje u listopadu 1993. godine. U lipnju 1998. godine pronađen je u blizini tjesnaca Dardaneli (Purcell i sur., 2001). Nekoliko puta je pronađen u laguni Berre blizu Marseja, i u Piranskom zaljevu na sjeveru Jadranskog mora gdje se pretpostavlja da je donesen balastnim vodama brodova podrijetlom iz Crnog mora jer postoji izravna veza između luke Koper i više crnomorskih luka (Galil i sur., 2009). Proširio se i na druga područja, pa je tako više puta zabilježen i u luci Ploče tijekom 2017. godine (Pećarević, usmeno priopćenje).

6.2. Sekundarno širenje vrste *Mnemiopsis leidyi*

Sredozemno more odlikuje se izuzetno visokom bioraznolikošću, iako je to morski ekosustav s najviše unosa alohtonih vrsta na svijetu i smatra se vrlo rizičnim za buduće invazije takvih vrsta putem balastih voda brodova i pogotovo putem kanala i tjesnaca koji ga spajaju sa susjednim morima.

Prema Ghabooli i sur., 2013. u Sredozemnom moru zabilježeno je ukupno 986 alohotnih vrsta, uključujući 48 novih vrsta od 2011. Godine (Slika 11). U istočnom dijelu mora zabilježen je nasrazmjerno velik broj alohtonih vrsta, uglavnom zbog Lesepsijskih migranata ili Eritrejskih invazija, što je naziv za prolazak vrsta kroz Sueski kanal koji spaja Crveno i Sredozemno more i omogućava koloniziranje Sredozemlja mnogim vrstama iz Crvenog mora i Indijskog oceana.



Slika 11. Invazivne želatinozne vrste u Sredozemnom moru (Izvor: www.researchgate.net)

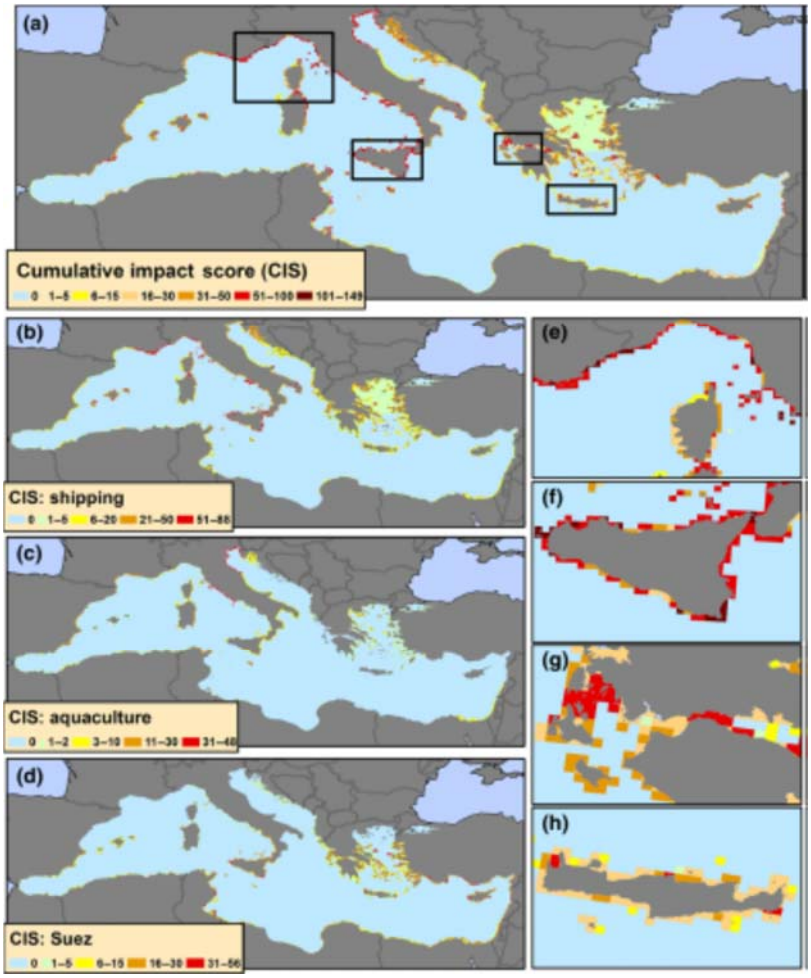
Poznavanje izvora i puteva uvođenja alohtonih vrsta bitno je za razvoj upravljačkih strategija za sprečavanje bioinvazija. Fokus na područja s visokim rizikom od bioloških invazija je presudan i treba ga smatrati prioritetom.

Cvjetanja *M. leidyi* zabilježena su po cijelom Sredozemnom moru 2009. godine, od istočnih do zapadnih obalnih područja (Slika 12)(Slika 13). Prijašnja istraživanja sugeriraju da se ovaj rebraš od svoje matične regije do Sredomlja širio na dva različita načina. Prvi je kada je *M. leidyi* donesen iz Meksičkog zaljeva u Crno more balastnim vodama, i onda daljim širenjem donesen u Sredozemno more. Drugi način je iz sjeverne rasprostranjenosti ove vrste iz zapadnog Atlantskog oceana, vjerojatno iz Narragansett zaljeva, u Baltičko i Sjeverno more u sjevernoj Europi. Međutim, način dolaska *M. leidyi* u Sredozemno more i dalje nije

razjašnjen. Moguće je da se vrsta proširila isključivo iz Crnog mora ili drugog južnog euroazijskog mora u strujama ili u ispuštenim balastnim vodama. Ova vrsta se možda proširila putem ispuštenih balastnih voda koje potječu iz Sjevernog ili Baltičkog mora, iz zapadnog Atlantskog oceana ili putem kombiniranja svih gore navedenih puteva (Ghabooli i sur., 2013).

Slika 12. Izvješća o cvjetanju *Mnemiopsis leidyi* u Sredozemnom moru 2009. godine u Španjolskoj, Izraelu i Italiji (Izvor: Fuentes i sur., 2010)

Tijekom ljeta 2009. godine *Mnemiopsis leidyi* je pronađen duž cijelog priobalja Španjolske i Izraela. Ta područja su imala visoku temperaturu (18-26°C) i slanost (37-38) tijekom cvjetanja mora. Španjolsko priobalje karakterizira obilje velikih meduza koje se hrane rebrašima, ali to ljeto 2009. godine broj meduza se jako smanjio u srpnju, kolovozu i rujnu, te je vjerojatno ta pojava omogućila cvjetanje *M. leidyi* (Malej i sur., 2017).



Slika 13. Karta Sredozemnog mora (a) s prikazom rezultata CIMPAL metode provedene za 60 invazivnih vrsta na 13 staništa. Prikazane su mogućim načinima koje su uvedene u nova staništa: (b) plovnim putevima, (c) akvakulturom, (d) Sueskim kanalom. Izdvojene su uvećane slike manjih područja: (e) Ligursko more i Korzika, (f) Sicilija, (g) grčko-jonski arhipelag, (h) Kreta (Izvor: Katsanevakis i sur., 2016).

7. Unos i širenje vrste *Mnemiopsis leidyi* u Jadranskom moru

U najsjevernijem dijelu Jadranskog mora nekoliko jedinki ovog invazivnog rebraša prvi put je zabilježeno u listopadu 2005. godine u Tršćanskom zaljevu. Jadran je rubno more Mediterana, spojeno s Jonskim morem na jugu kroz Otrantski tjesnac, a karakterizira ga općenita ciklonalna (u smjeru suprotnom od kazaljke na satu) cirkulacija: protok dolazne struje uz istočnu jadransku obalu koja nosi slanu levantinsku vodu u Jadran, dok manje slana voda izlazi iz Jadrana duž zapadne obale. Ima veliku biomasu planktona. Sjeverni Jadran je pod utjecajem važnog pomorskog prometa. Prema Malej i sur., 2017. većina otpuštenih balastnih voda u luke sjevernog Jadranskog mora dolazile su iz Jadranskog mora (80,9%) i ostatak iz Sredozemnog mora (16,4%), a slijedi Crno more (1,1%), sjeverni Atlantski ocean (0,8%), Crveno more (0,4%) i Meksički zaljev (0,2%).

Iako se ukazivalo na Jadransko more kao na potencijalno vrlo pogodno područje za unos i naseljavanje *M. leidyi*, unos iz 2005 godine činio se neuspješan, jer u Jadranu nije bilo zapisa o *M. leidyi* sljedećih 10 godina. U ljeto 2016. godine pronađen je na različitim lokalitetima. Od srpnja do prosinca 2016. *M. leidyi* zabilježen je u priobalju i lagunama sjevernog Jadrana (Slika 14), na temperaturama u rasponu od približno 2ºC do 13°C i pri salinitetu od 11 do 38. Primjerci su uglavnom nađeni u površinskom sloju do 5 m dubine, ali povremeno i dublje (do oko 15 m dubine). Prvo je zabilježeno nekoliko jedinki *M. leidyi* 16. srpnja 2016. godine na pučini u Puli. Zatim od kraja srpnja 2016. nadalje, mnoge su jedinke bile gotovo sinkronizirano uočene na nekoliko lokaliteta (od laguna do otvorenih voda) sjevernog Jadrana. Veličina i frekvencija ukazuju na kontinuiranu prisutnost manjih jedinki (<3cm), koja se povećala krajem listopada i početkom studenog. Krajem srpnja i sredinom kolovoza zabilježeno je gusto cvjetanje duž istočne obale, najviše u lukama i lagunama. Izmjerene jedinke *M. leidyi* kretale su se od 2,0 do 13,5 cm i imale masu od 4,0 do 76,42 g. Fekunditet u 24 sata varirao je od 136 do 13.512 po jedinki (Malej i sur., 2017).

Prema Malej i sur., 2017. u srednjem i južnom Jadranu *M. leidyi* nije primjećen ni 2005. godine ni u ljeto 2016. godine, gdje su ga u toku redovitog nacionalnog i međunarodnog praćenja aktivnosti trebali otkriti. Primjećen je 2017. godine ali periodnično i još uvijek nije uspješno uspostavio populacije (Pećarević, usmeno priopćenje). Ovaj jaz u prostornoj raspodjeli između ostatka Sredozemlja gdje je *M. leidyi* redovito zabilježen i sjevernog Jadrana, gdje je također uspješno uspostavio populacije, zajedno s intenzivnim pomorskim prometom, ukazuje na prijenos balastnim vodama kao najvjerojatnijim vektorom

unosa.Trenutno nije jasno zašto unos iz 2005. godine nije rezultirao naseljavanjem *M. leidyi* na sjevernom Jadranu, s obzirom da je ovo područje pogodno stanište za ovog rebraša.

Pet čimbenika povezanih s neuspjehom invazije su: 1) nizak tlak stoga nizak broj unesenih organizama; 2) abiotski čimbenici neprikladni za preživljavanje i reproduktivni uspjeh; 3) biotička rezistencija okoliša, povezana s grabežljivošću i natjecanjem domaćih vrsta; 4) genetsko usko grlo i 5) nedostatak mutualizma u novom okruženju (Malej i sur., 2017).

Slika 14. *Mnemiopsis leidyi* 2016. godine u slovenskom dijelu Jadranskog mora (Izvor: Mavrič i sur., 2019).

8. Zaključak

Učinci invazivnih morskih vrsta mogu biti dramatični i nepovratni i odraziti se na mnoge sfere društva i bioraznolikosti. Njihov štetni utjecaj može biti ekonomski, socijalni, pa čak i zdravstveni. Najčešći je ipak onaj da se narušava prirodna ravnoteža i da u kompeticiji za prostor i hranu gube autohtone vrste.

Mnemiopsis leidyi se prvi put pojavio u Europi 1980-tih godina kada je balastnim vodama brodova unesen u Crno more i odatle se dalje širio na okolna mora. Danas ga možemo naći i u Jadranskom moru, ali nije još točno dokazan vektor unosa niti porijeklo unesenih jedinki. Ova rebraš je u velikoj mjeri odgovoran za propadanje ribolova, prije svega lova na sitnu plavu ribu te za poremećaje u ekosustavima većine euroazijskih mora.

9. Literatura

Costello, J. H., Bayha, K. M., Mianzan, H. W., Shiganova, T. A., Purcell, J. E. 2012. Transitions of Mnemiopsis leidyi (Ctenophora: Lobata) from a native to an exotic species: a review. Hydrobiologia. 690:21–46.

Fuentes, V. L., Angel, D. L., Bayha, K. M., Atienza, D., Edelist, D., Bordehore, C., Gili, J. M., Purcell, J. E. 2010. Blooms of the invasive ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*, span the Mediterranean Sea in 2009. Hydrobiologia. 645:23–37.

Galil, B. S., Kress, N., Shiganova, T. A. 2009. First record of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 (Ctenophora; Lobata; Mnemiidae) off the Mediterranean coast of Israel. Aquatic Invasions. 2: 356–362.

Ghabooli, S., Shiganova, T. A., Briski, E., Piraino, S., Fuentes, V., Thibault-Botha, D., Angel, D. L., Cristescu, M. E., Maclsaac, H. J. 2013. Invasion Pathway of the Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Mediterranean Sea. PloS ONE. The Evergreen State College. SAD.

Habdija, I., Primc, Habdija, B., Radanović, I., Špoljar, M., Matoničkin, Kepčija, R., Vujčić, Karlo, S., Miliša, M., Ostojić, A., Sertić, Perić, M. 2011. Protista – Protozoa, Metazoa – Invertebrata. Alfa d.d., Hrvatska. 135–140.

Haddock, S. H. D., Moline, M. A., Case, J.F.. 2010. Bioluminescence in the Sea. Annual Review of Marine Science. 2010. 2:443–93.

Katsanevakis, S., Tempera, F., Teixeira, H. 2016. Mapping the impact of alien species on marine ecosystems: the Mediterranean Sea case study. Diversity and Distributions. 22: 694–707.

Mačić, V., Lučić, D., Gangai, Zovko B., Mandić, M., Dulčić, J., Žuljević, A., Petović, S., Drakulović, D., Miloslavić, M., Onofri, I., Marković, O., Joksimović, A., Onofri, V., Pestorić, B. 2014. Monografija - Alohtone vrste istočne obale južnog Jadrana. Institut za biologiju mora Univerziteta Crne Gore, Institut za more i priobalje Sveučilišta u Dubrovniku. Kotor.

Malej, A., Tirelli, V., Lučić, D., Paliaga, P., Vodopivec, M., Goruppi, A., Ancona, S., Benzi, M., Bettuso, N., Camatti, E., Ercolessi, M., Ferrari, C. R., Shiganova, T. 2017. Mnemiopsis leidyi in the northern Adriatic: here to stay?. Journal of Sea Research. 124: 10–16.

Marambio, M., Franco, I., Purecell, J. E., Canepa, A., Guerrero, E., Fuentes, V. 2013. Aggregations of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in a hypersaline environment, the Mar Menor lagoon (NW Mediterranean). Aquatic Invasions. 2: 243–248.

Mavrič, B., Lipej, L., Šiško, M., Kogovšek, T. 2019. Pregled stanja, ovrednotenje vpliva na okolje ter pregled možnih ukrepov za obvladovanje populacije tujerodne vrste rebrače *Mnemiopsis leidyi* v slovenskem morju. Ministrstvo za kmetijstvo, gozdarstvo in prehrano. 430-79/2018.

Ojaveer, H., Galil, B.S., Minchin, D., Olenin, S., Amorim, A., Canning-Clode, J.,Chainho,P., Copp, G.H., Gollasch, S., Jelmert, A., Lehtiniemi, M., McKenzie,C., Mikuš, J., Miossec, L., Occhipinti-Ambrogi, A., Pećarević, M., Pederson, J.,Quilez-Badia, G., Wijsman, J.W.M., Zenetos, A. 2014. Ten recommendationsfor advancing the assessment and management of non-indigenous species inmarine ecosystems. Marine Policy 44:160-165.

Pećarević, M., Mikuš, J., Bratoš, Cetinić, A., Dulčić, J., Čalić, M. 2013. Introduced marine species in Croatian waters (Eastern Adriatic Sea). Mediterranean Marine Science.

Purcell, J. E., Shiganova, T. A., Decker, M. B., Houde, E. D. 2001. The ctenophore *Mnemiopsis* in native and exotic habitats: U.S. estuaries *versus* the Black Sea basin. Hydrobiologia. 451: 145–176.

Vinogradov, M.E., Shushkina, E.A., Musaeva, E.I., Sorokin, P.Y., 1989. Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) (Ctenophora: Lobata) - new settlers in the Black Sea. Oceanology 29, 293-298.

Vladymyrov, V., Kideys, A. E., Myroshnychenko, V., Slipetsky, D., Shiganova, T., Abolmasova, G., Bingel, F., Tezcan, D., Ak, Y., Anninsky, B., Bat, L., Finenko, G., Gorbunov, V., Isinibilir, M., Kamburska, L., Mihneva, V., Ozdemir, Z. B., Romanova, Z.,

Sergeyeva, O., Stefanova, K., Xalvashi, M. 2011. A basin-wide Black Sea *Mnemiopsis leidyi* database. Aquatic Invasions. 1: 115–122.

Internet izvori:

https://alchetron.com/Nuda

https://www.aquariumofpacific.org/onlinelearningcenter/species/comb_jelly

http://civ.iptpo.hr/rebras-morski-orah/

https://www.grida.no/resources/7764

http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=image&tid=106401&pic=29437

http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=106401

https://narodne-novine.nn.hr/clanci/sluzbeni/2013_06_80_1658.html

https://www.nioz.nl/en/research/projects/2683-0

https://www.researchgate.net/figure/Non-indigenous-gelatinous-species-in-the-Mediterranean-Sea-with-distribution-maps-and_fig12_270794452

https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0141113619305094

https://science.sciencemag.org/content/342/6164/1242592.figures-only

IZJAVA

S punom odgovornošću izjavljujem da sam završni rad izradila samostalno, služeći se navedenim izvorima podataka i uz stručno vodstvo mentora doc. dr. sc. Marijane Pećarević.

Karović Stela