

**TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
HÜDROBIOLOOGIA ÕPPETOOL**

**Marget Metsla
MEDUUSIDE JA KAMMLOOMADE LEVIK NING
PUHANGUD LÄÄNEMERES NING TEISTES
RIIMVEELISTES ÖKOSÜSTEEMIDES**

Bakalaureusetöö

Juhendajad: Arno Põllumäe
Velda Lauringson

TARTU 2013

SISUKORD

| | |
|--|----|
| 1. Sissejuhatus..... | 3 |
| 2. Meduuside ja kammloomade levik ning puhangud..... | 4 |
| 2.1 Karikloomade <i>Aurelia aurita</i> ja <i>Cyanea capillata</i> levik ning puhangud Läänemeres ja teistes riimveelistes ökosüsteemides..... | 4 |
| 2.2 Kammloomade <i>Mnemiopsis leidy</i> , <i>Beroe ovata</i> ja <i>Mertensia ovum</i> levik ja puhangud Läänemeres ja teistes riimveelistes ökosüsteemides..... | 11 |
| 3. Järeldused..... | 21 |
| Kokkuvõte..... | 22 |
| Summary..... | 23 |
| Tänuavaldus..... | 24 |
| Kasutatud kirjandus..... | 25 |
| Internetiallikad..... | 34 |

1. SISSEJUHATUS

Läänemeri ehk Balti meri on Musta mere järel suuruselt teine riimveekogu maailmas. Läänemeri on Põhja- ja Kesk-Euroopa vahel olev Atlandi ookeani sisemeri; pindala 365 000 km², koos Taani väinadega 386 000 km², koos Kattegatiga 420 000 km², keskmine sügavus 55 m, maht umbes 20 000 km³; Suur- ja Väike-Belti, Sundi, Kattegati ja Skagerraki väina kaudu ühenduses Põhjamerega (Eesti Entsüklopeedia, 1992).

Läänemere vesikond on 1 649 550 km² suur (Eesti Entsüklopeedia, 1992), mis on ka mere soolsuse määraja. Jõgedest on veerohkeim Neeva (20% kõigi jõgede vooluhulgast). Kui Taani väinades on soolsus >16⁰/₀₀, siis Neeva jõe suudmes <2⁰/₀₀ (Eesti Entsüklopeedia, 1992). Soolsuse langev trend Taani väinadest Neeva jõe suudmeni läbib Läänemerd lineaarselt, kus mageda vee sissevool põhjustab soolsuse muutusi peaaegu kinnises ökosüsteemis, mille ühendus Atlandi ookeaniga on kaduvväike. Piirkondade kaupa vähenev soolsus loob erinevate omadustega elukeskkondi, mida asustavad liigid, kellele piirkonna poolt pakutavad tingimused on lühiajaliseks elutegevuseks või pikemaks perioodiks sobilikud. Viimase kahe sajandi jooksul on ballastveega või laevakerele kinnitunult Läänemerre tunginud umbes 100 võõrliiki (Olenin & Leppäkoski, 1999; Leppäkoski & Olenin, 2000; Leppäkoski *et al.*, 2002).

Kammloomadest, kes on Läänemere ökosüsteemi poolt pakutavate tingimustega (temperatuuri, soolsuse ja toidusedeliga) rahul, leidub siin *Mnemiopsis leidy* ja *Mertensia ovum*, kes põhjustavad massesinimesi ning tunduvalt väiksema arvukusega *Beroe cucumis*, *Beroe gracilis*, *Bolinopsis infundibulum* ning *Pleurobrachia pileus*. Meduusidest esineb suvekuudel Läänemeres kolm karikloomalist: *Aurelia aurita* (Linnaeus), *Cyanea capillata* (Linnaeus) ja *Cyanea lamarckii* (Peron & Lesueur, 1809). Läänemeres on esinenud ebatäpsed andmed liikide süstemaatika kohta, mille tulemusel on peetud geneetiliselt erinevaid liike morfoloogiliste tunnuste sarnasuse alusel üheks ja samaks liigiks (Lehtiniemi *et al.* 2013, *submitted*).

Kammloomad ja meduusid esinevad Läänemeres suvekuudel, nende paljunemise kohta teatakse vähe ja pole teada ka, kas nad on võimelised reproduktsiooniks Läänemeres. Juhul kui nad seda on, võib Läänemerd ees oodata sarnane saatus teiste riimveeliste ökosüsteemidega, näiteks Musta merega, mis 1980-ndate lõpus ja 1990-ndate alguses kannatas suurte meduuside ja kammloomade

puhangute all, mis põhjustasid ökosüsteemi elustiku vaesustumist. Suured kammloomade ja meduuside puhangud vähendavad zooplanktoni ning kalade arvukust, viies ökosüsteemi madalama toiteväärtusega toiduvõrgustikuni, kus domineerivaks lülits toiduahelas on meduusid ja kammloomad.

Käesoleva töö eesmärgiks on anda ülevaade meduuside levikust ja kammloomade invasioonist Läänemeres ning nende mõjust Läänemere ökosüsteemile, peamiselt meriristi *Aurelia aurita*, meriseene *Cyanea capillata* ja invasiivsete massesinemisi põhjustavate kammloomade *Mnemiopsis leidy* ja *Mertensia ovum* näitel. Anda ülevaade liikide levimisest, paljunemisedukusest ning temperatuuri ja soolsuse taluvusvõimest. Kõrvutades Läänemerd teiste sarnaste ökosüsteemidega, kus on juba meduuside ja kammloomade puhangute ning invasiooni mõju tulemustena ökosüsteemides toimunud tugevad negatiivsed muutused, nagu Chesapeake'i lahes, Mustas meres, Aasovi meres, püüan välja tuua sarnasused Läänemeres toimuvate muutuste ning antud ökosüsteemide vahel ning jõuda järeldusele, kas Läänemeres kordub loetletud ökosüsteemide saatus.

2. MEDUUSIDE JA KAMMLOOMADE LEVIK NING PUHANGUD

LÄÄNEMERES

2.1 KARIKLOOMADE *AURELIA AURITA*, *CYANEA CAPILLATA* LEVIK NING PUHANGUD LÄÄNEMERES

Meduuside puhangud on suurimad madalates pooleldi kinnistes või kinnistes ökosüsteemides, kus loodete mõju peaaegu puudub (Olesen, *et al.*, 1994; Lucas, 1996; Ishii & Båmstedt, 1998). Läänemeres on looded enamasti alla 10 cm (Eesti Entsüklopeedia, 1992), mistõttu on ka siin sobiv asupaik meduuside puhangute aset leidmiseks.

Aurelia aurita on kosmopoliitne liik, elutegevuseks sobiv piirkond jääb 40°S ja 70°N laiuskraadi vahele (Kramp, 1961). Tema levila on laiaulatuslik, hõlmates enda alla Loode-Euroopa (Palmén, 1954; Möller, 1980; Hernroth & Gröndahl, 1983; Van Der Veer & Oorthuysen, 1985; Lucas & Williams 1994; Olesen *et al.*, 1994; Schneider & Behrends, 1994), Musta mere (Shushkina & Arnotauv, 1985; Lebedeva & Shushkina, 1991; Mutlu *et al.*, 1994), Jaapani (Yasuda, 1969; Ishii *et al.*, 1995; Omori *et al.*, 1995) ja piirkondi Põhja-Ameerikas (Hamner *et al.*, 1994; Greenberg *et al.*, 1996).

Aurelia aurita ja *Cyanea capillata* elutsükkel vastab tüüpilise ainuõõsse elutsüklile, kus plaanulast areneb polüüp, mis omakorda aseksuaalsel teel moodustab meduusi, kes on võimeline metageneesi käigus seksuaalselt paljunema (Janas & Witek, 1993; Barz & Hirche, 2005). Meduuside populatsioonidele on iseloomulikud kolm kasvufaasi: talviti ja varakevadeti aeglane kasv; eksponentsiaalne kasv kevadel soodsamate temperatuuride ja toidusageduste korral ning suve lõpul kasvu aeglustumine ja lõppemine sügisel gameetide moodustumisega (Möller, 1980; Schneider, 1989b; Lucas & Williams, 1994). Suurem osa karikloomade bentilisest elustaadiumist on kirjeldamata või üldse avastamata (Internet 1; Jarms, 2010). Mitmete populatsiooniuringute tulemusena on selgunud, et *Aurelia aurita* strobilatsioon ehk käbivastse moodustumine ja sellele järgnev vastsete vabanemine leiab aset talve lõpus või varakevadel (Thiel, 1962; Möller, 1980; Van Der Veer & Oorthuysen, 1985; Lucas & Williams, 1994; Omori *et al.*, 1995). Kui strobilatsiooni staadiumis esineb toiduküllus, siis hilisemas meduusistaadiumis tavaliselt kesised toitumistingimused (Båmstedt *et al.*, 2001) ja vastupidi. Mõlemad elustaadiumid, nii

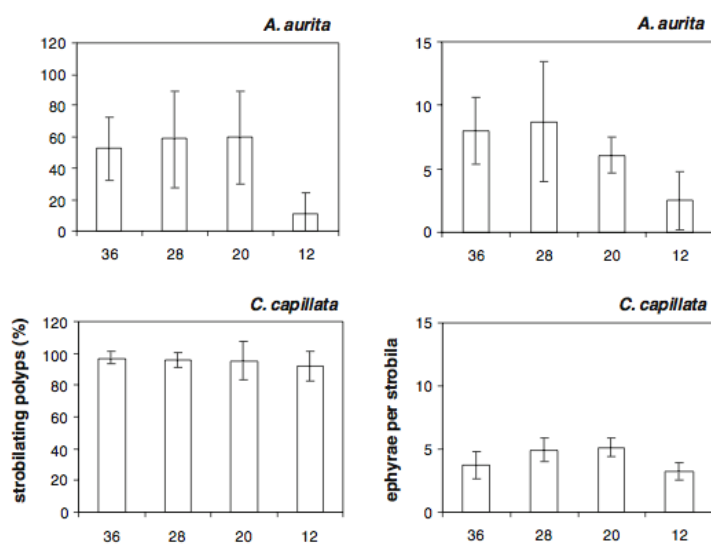
meduus kui ka polüüp, on suure kohanemisvõimega muutuvatele keskkonnatingimustele. Polüüp on isegi võimeline mitmekuiseks nälgimiseks ebasoodsates tingimustes (Hiromi *et al.*, 1995). Karikloomade polüübid koloniseerivad suudmealasid ja ka teisi madala soolsusega veekogusid, nagu Thamesi suudmeala (Lambert, 1935), Chesapeake'i lahte (Cargo & Kremer, 2002) ja Läänemeres Kieli lahte (Thiel, 1962) ning Kertinge fjordi (Olesen *et al.*, 1994).

Intensiivsed meriristi (*Aurelia aurita*) puhangud mõjutavad tugevalt planktoni populatsiooni. Kevadsuvine zooplanktoni biomassi vähenemine võib olla põhjustatud *Aurelia aurita* toitumisest (Schneider & Behrends, 1994, 1998; Lucas *et al.*, 1997). 1980-tel leidis aset *A. aurita* massiline puhang Mustas meres, mille hinnanguliseks biomassiks oli 300-500 miljonit tonni. Meduus tarbis 62 % sealsest zooplanktoni aastasest biomassist (Vinogradov *et al.*, 1989; Zaitsev & Mamaev, 1997). Sellised massiivsed puhangud mõjutavad tugevalt ökosüsteemi normaalset tasakaalu, vähendades lisaks zooplantonile ka planktivoorsete organismide arvukust ja vaesustades sellega organismide mitmekesisust ökosüsteemis. Lisaks toidule on peamisteks meduuside arvukust mõjutavateks teguriteks veel temperatuur ja soolsus. Enamikes keskkondades elab meduus 4-8 kuud. Esineb ka erandeid, näiteks Jaapanist Kagoshima lahest avastati meduusid, kelle eluiga ulatus kahe aastani ning neile oli omane suve jooksul sugurakkude kahekordne valmimine (Miyake *et al.*, 1997). Harilikult meduus hukkub peale sugurakkude valmimist. Põhjuseks arvatakse olevat gameetide väljalaske tulemusena ka mao filamentide eend, mis põhjustab morfoloogilist degradatsiooni ning vastuvõtlikkust parasiitidele (Spangenberg, 1965).

Läänemeres on juulist kuni septembrini meriristi elutegevuseks kõige sobivamad ülemised veekihid, umbes 80% meduusidest jäävad 20 meetri sügavuse piiresse. Novembris leidub neid kuni 40 meetri sügavusel (Barz & Hirche, 2005). Suurim *Aurelia aurita* arvukus Bornholmi basseinis oli augustis 2002-2003 2.3 isendit 100 m³ ja septembris 2.1 isendit 100 m³ (Barz & Hirche, 2005). Seevastu meriseen (*Cyanea capillata*) esines ainult juulist (0.05 isendit 100 m³) kuni septembrini (0.07 isendit 100 m³) ning tema arvukus oli tunduvalt väiksem *Aurelia aurita* omast. Sobiv sügavus *C. capillata* elutegevuseks jääb 50-60 meetri sügavusele halokliini ümbrusesse (Barz & Hirche, 2005). *Cyanea capillata* madalama arvukuse põhjuseks on liigi elutegevuseks ja strobilatsiooniks vajalike tingimuste kesisus. Meriristi (*Aurelia aurita*) ja meriseent (*Cyanea capillata*) leidub regulaarselt Läänemere keskel

asuvast Bornholmi basseinis (BB), kuid mitte iga-aastaselt (Janas & Witek, 1993; Barz & Hirche, 2005). Bornholmi basseinis olevad *Aurelia aurita* isendid on pärit Kieli lahest (Kändler, 1961; Thiel, 1962; Möller, 1979, 1980a,b; Schneider & Behrends, 1998) ja Kerteminde fjordist Taani lähistelt (Olesen *et al.*, 1994), nimetatud kohtades toimub isendite reproduktsioon. Ei ole teada, et *Aurelia aurita* paljuneks Bornholmi basseinis, põhjuseks arvatavasti kareda ja soonelise pinna puudus plaanula jaoks, mida leidub fjordides ja lahtedes (Möller, 1979; Gröndhal, 1988; Brewer, 1978; Barz 2006).

Aurelia aurita polüübid ja plaanulad on laia soolsustaluvusega (eurühaliinsed), mistõttu ulatub nende levila Soome laheni, kus soolsus on 5,5‰ (Wikström, 1932; Palmén, 1954). *Aurelia aurita* plaanulad on isegi võimelised 4‰ soolsuse juures polüübiks arenema (Thill, 1937). Kieli fjordis väljastab *Aurelia aurita* strobilatsioonil 3-10 vastset soolsuse juures 13-16, aga ainult 1-4 vastset Kieli kanalis soolsuse juures 12-13 (Thiel, 1962). Vastsete väljastamise hulk küll väheneb soolsuse langedes, kuid ei lõppe, mistõttu on *A. aurita* võimeline asustama kogu Läänemerd. *C. capillata* ja *Cyanea lamarckii* polüübid ei suuda elada alla 12‰ soolsusega elukeskkonnas (Holst & Jarms, 2010). Kuid hiljutised uurimused on näidanud, et *C. capillata* polüübid on võimelised strobilatsiooni läbi viima 12‰ soolsuse juures ning võivad seega olla laialdasemalt Läänemeres levinud kui seni arvati (Holst & Jarms, 2010) (joonis 1).



Joonis 1. Vasak veerg - *A. aurita* ja *C. capillata* strobileerivate polüüpide protsent (vertikaaltelg) vastavalt soolsusele (horisontaaltelg). Parem veerg – *A. aurita* ja *C. capillata* vastsete arv strobilatsioonil (vertikaaltelg) vastavalt soolsusele (horisontaaltelg) (Holst & Jarms, 2010).

C. capillata polüübi sobivaks elutegevuseks viimane geograafiline piirkond arvati olevat Rootsi läänerannik, kus soolsus jääb 20⁰/₀₀ piiresse (Cargo, 1984; Båmstedt *et al.*, 1997; Barz *et al.*, 2006), täpsemalt Gullmar fjord Skagerrakis (26⁰/₀₀), kus toimub isendite paljunemine (Hernroth & Göndahl, 1983; Gröndhal, 1988). Nüüdseks on leitud *C. capillata* vastseid Kieli lahest ning võib oletada, et vastsed pärinevad kohalikest polüüpidest (Mielck & Künne, 1935; Thiel, 1960; Holst & Jarms, 2010). Võimalik on ka vastsete kandumine hoovuste abil Rootsi läänerannikult Kieli lahte. Kindlad tõendid *C. capillata* strobilatsiooni kohta Kieli lahes puuduvad. Kuid *C. capillata* meduuse on leitud isegi Soome lahest, kus soolsus jääb alla 10⁰/₀₀ (Verwey, 1942; Haahtela & Lassig, 1967; Möller, 1980). Kas tegu võib ka olla vastsete kandumisega hoovuste ja tuulte abil Rootsi läänerannikult või hoopis Kieli lahest, ei ole veel teada. Esmalt tuleb teha kindlaks, kas *C. capillata* polüüpe leidub Kieli lahes või mitte. Kui *C. capillata* paljunemisvõimelised polüübid esinevad Kieli lahes, siis võib Läänemere lõunaosast alguse saada nende massiline levimine.

Meduuside massiivsed puhangud sõltuvad toiduallika esinemise rohkusest, veetemperatuurist, soolsusest ning hoovustest. Põhiliseks toiduallikaks on zooplankton. *Aurelia aurita* tarbib ka ihtüoplanktonit ning mõjutab sellega ka nende biomassi ja arvukust. Toitudes kalade vastsetest mõjutab kiskja nende arvukust otseselt, kaudselt on arvukuse vähenemise põhjuseks meduusi konkurents vastsetega ühise toiduallika (planktoni) pärast (Purcell & Arai, 2001). Karikmeduusilistele on iseloomulik kiire kasv ja paljunemine piisava toidu olemasolul. Toidukülluses võib meduusi kummiku diameeter küündida >400 mm, kuid seejuures esineb sõltuvus meduuside populatsiooni tiheduse ja kehamõõtmete vahel. Mida tihedam on meduusi populatsioon, seda väksemad on nende mõõtmed populatsioonis. Suure tihedusega meduusi populatsioonides esinevate isendite väiksemate kehamõõtmete põhjuseks on liigisisene konkurents toidu pärast.

Aurelia aurita emasloomale on omane produtseerida optimaalsete keskkonnatingimuste korral palju väikeseid mune ning ebasoodsate tingimuste juures vähe, kuid see-eest suuri mune (*see Olive, 1985*). Meriristi (*Aurelia aurita*) peetakse r-strateegiks, st suure hulga vastsete produktsioon kompenseerib kõrget suremust. (*Schneider, 1988*). Vastavalt sellele, millised tingimused hetkel kehtivad, valib emasloom oma kohasuse suurendamiseks parima strateegia. Suure hulga munade produktsiooni korral panustatakse kvantiteeti ehk mida rohkem järglasi toota, seda

suurem on võimalus, et neist piisav arv liigi püsijäämiseks ka ellu jääb. Ning ebasoodsate tingimuste korral suurte munade produtseerimisega panustatakse isendi kvaliteeti. Raskete elutingimuste korral on antud strateegia liigile kasulikum. Niiviisi suudab liik kindlustada oma püsijäämise.

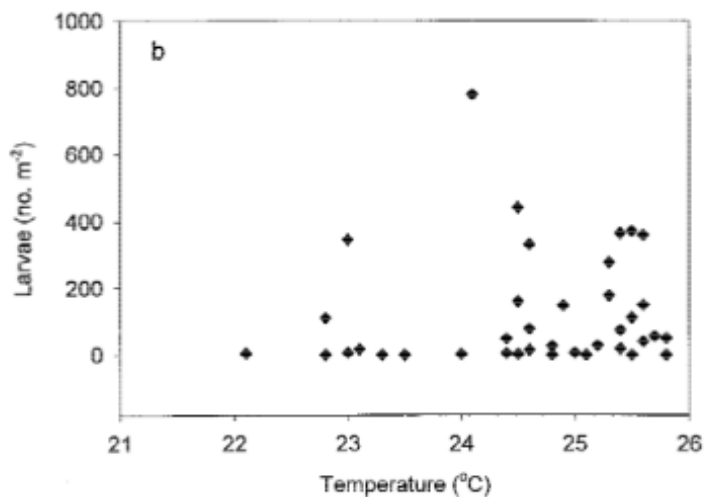
20 sajandi alguses identifitseeris Mayer (1910) 12 *Aurelia* liiki. Viimastel aastatel on palju kõneainet pakkunud *Aurelia aurita* kosmopoliitsus. Käimasolevad *Aurelia aurita* uuringud (Dawson & Martin, 2001) lubavad eeldada kuue divergentse grupi olemasolu. Tuginedes Horsea järve ja Southamptoni *Aurelia aurita* populatsioonidele on võimalik, et muutuvad keskkonnatingimused, nagu soolsusrežiimi erinevused ja toiduküllus on põhjustanud teatud alleelide valiku eelistatuse (e.g. Powers *et al.*, 1983), mille tulemusena liigid divergeeruvad. Tekib küsimus, kas Läänemeres võib ka tegu olla mitmete *Aurelia* liikidega, sest Läänemere langev soolsus Taani väinadest Neeva suudmeni sisaldab mitmeid erineva soolsusrežiimiga piirkondi. Vastuse saamiseks tuleb Läänemeres läbi viia meduuside geneetilised uuringud.

Läänemerest on leitud krüptiline meduus *Maeotias marginata*. Liik avastati esmakordselt Väinamere regionist 1999 aasta augustis (Väinölä & Oulasvirta, 2001). Alates 2003 aastast ei ole uusi eksemplare Eesti vetes täheldatud (Arno Põllumäe & Mart Simm, Tartu Ülikool, Eesti Mereinstituut, *pers. com.*, november, 2012). Arvatavasti saabus ta Läänemerre laevade ballastveega või laevakerele kinnitunult. Selline introductseerimise viis on peamiseks uute meduuside ja kammlooma liikide sissetoojaks Läänemeres ning seega on tulnukliikide sellise levimisviisi korral tegu antropogeensete transpordivahendite liikumise tulemusena kaasneva paratamatusega. Ponto-Kaspia hüdromeduusi *Maeotias marginata* (Modeer, 1791), (*Cnidaria*, *Hydrozoa*) teadaolevalt põhjapoolseim levikupiirkond on Soome rannikuvetes (Numers, 2013). Kas tegu võib olla uuesti ballastveega sisenenud isenditega või suutis *Maeotias marginata* oma levilat aastate vältel asekuaalselt paljunedes suurendada, ei ole veel teada. Madal soolsus ja Edela-Soome madal arhipelaag pakuvad liigile *Maeotias marginata* sobivaid elamistingimusi. Läänemere talvine jääkate ei osutu liigile problemaatiliseks, sest ka *Maeotias marginata* põliselupaigas Aasovi meres esineb talviti veekogu jäätumist (Kosarev *et al.*, 2007). Kahe ökosüsteemi sarnasused lubavad oletada, et Läänemeri võib osutada *Maeotias marginata* liigile piisavalt sobivaks elukohaks, kuhu uus populatsioon rajada.

Kliimamuutused 21 sajandil mõjutavad liikide levikut, interaktsioone ja esinemissagedust Läänemeres (HELCOM, 2007). Keskonnamuutused, nagu eutrofikatsioon, veetemperatuuri soojenemine, polüüpidele vajalike substraatide tekkimine soodustavad meduuside puhanguid (Purcell, 2005; Holst & Jarms, 2007; Purcell, 2007), mis avaldavad negatiivset mõju ökosüsteemidele.

2.2 KAMMLOOMADE *MNEMIOPSIS LEIDYI*, *BEROE OVATA* JA *MERTENSIA OVUM* LEVIK LÄÄNEMERES JA TEISTES RIIMVEELISTES ÖKOSÜSTEEMIDES

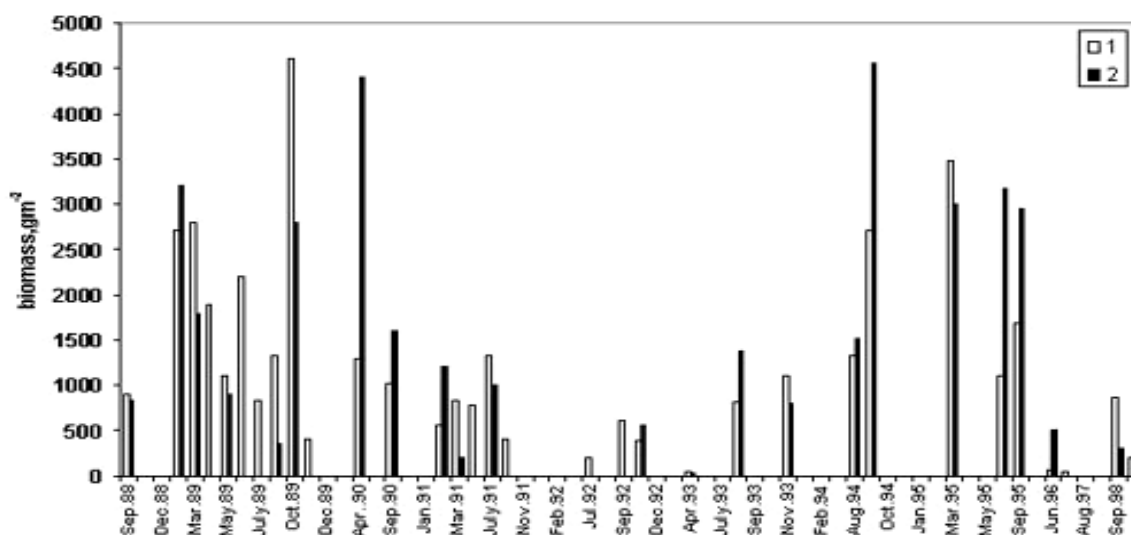
Läänemeres täheldati esmakordselt kammloomi *Mertensia ovum* ja *Mnemiopsis leidyi* eelmise kümnendi kesksaigas, seejärel sai alguse nende ulatuslikum levimine. Loode-Euroopa vetes ja Läänemeres olevad invasiivsed kammloomad pärinevad Ponto-Kaspia regioonist (Leppäkoski *et al.*, 2009). *Mnemiopsis leidyi* on algselt pärit Põhja-Ameerika ja Lõuna-Ameerika idarannikult (Purcell *et al.*, 2001) ja introductseeritud Aasovi, Musta, Kaspia ja Marmaara merre ning Vahemere idarannikule (e.g. Shiganova *et al.*, 2001). *M. leidyi* on hermafrodiit, talle on omane iseviljastumine, mis hõlbustab juurdekasvu kiiret teket sobivate keskkonnatingimuste korral, põhjustades hilissuvel ja sügisel massilist esinemist (Purcell *et al.*, 2001, Shiganova *et al.*, 2001). Looma kehasuurus sõltub temperatuurist ning sellest tulenevalt varieerub ka munade produktsioon (Kremer, 1979; Reeve *et al.*, 1989; Zaika & Revkov, 1994). Kudemine toimub varasuvel juhuslikult kõrge zooplanktoni kontsentratsiooniga (11-200 mg C m⁻³) ja temperatuuriga (>21°C) piirkondades. Intensiivne paljunemine algab veetemperatuuri tõusmisel 23,5-24 °C-ni, optimaalseks temperatuuriks on 24,5-25,5 °C (Purcell & Shiganova 2001) (joonis 2).



Joonis 2. *Mnemiopsis leidyi* vastsete arvukus temperatuurist sõltuvalt Mustas meres. Vertikaaltelg – vastsete arv m⁻²; Horisontaaltelg - veetemperatuur (°C) (Shiganova, avalikustamata andmed).

Mida soojemad on tingimused, seda arvukam on järglaskonna pealekasv. Kammloomade kiire paljunemine, toitumine ja kasv isendile soodsates tingimustes hõlbustab populatsiooni suurendamist.

Esimeseks teadaolevaks juhtumiks *M. leidy* kahjulikust mõjust pärineb Mustast merest 1980-tel, kus organismide massiline vohamine mõjutas negatiivselt kogu ökosüsteemi. Pelaagilised kalad ning mõned zooplanktoni liigid kadusid *M. leidy* populatsiooni laienemise tagajärjel (e.g. Vinogradov *et al.*, 1989; Purcell *et al.*, 2001). Mustas meres täheldati liiki esimesena Sudaki lahes 1982 aasta novembris (Pereladov, 1983). 1988 aasta sügiseks oli *M. leidy* levinud üle kogu Musta mere, keskmise biomassiga 1 kg WW m⁻² (40 g WW m⁻³) (WW= *wet weight* ehk märgkaal) ning 310 isendit m⁻² (Vinogradov *et al.*, 1992). Suurim puhang leidis aset 1989 aasta suvel, kus biomassiks osutus 4,6 kg WW m⁻² (184 g WW m⁻³) ja suurimaks keskmiseks tiheduseks 7600 kammlooma m⁻² (Vinogradov *et al.*, 1989) (joonis 3).



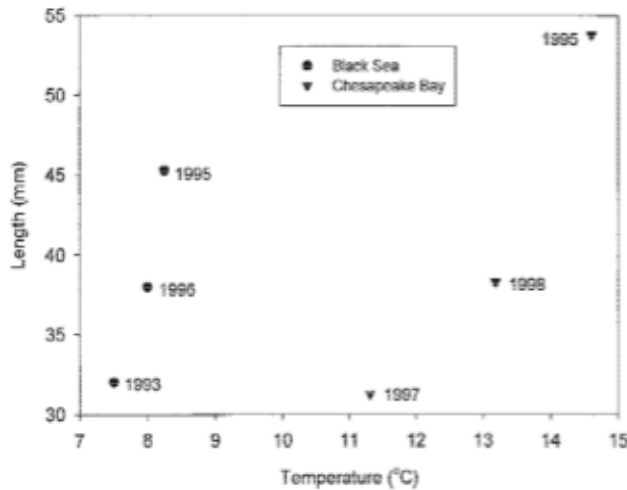
Joonis 3. Musta mere pikaajaline (1988-1998) *M. leidy* biomassi muutus rannikuvetes (1) ning avamerel (2) (Shiganova, 1998).

M. leidy suured biomassi puhangud toimuvad harilikult tsükliliselt. 1990 aasta kevadel leidis kammloomi meres külluslikult, kuid suve jooksul algas organismide elusaine hulga vähenemine, kuni 1993 aasta suveni (Vinogradov *et al.*, 1992), teine kammloomade puhang toimus 1994 aasta septembris, keskmine biomass avamerel oli 2,7 kg WW m⁻² (184 g WW m⁻³) ning rannikuvetes 4,5 kg WW m⁻² (110 g WW m⁻³). *M. leidy* populatsiooni tsüklilise esinemismustri põhjuseks on zooplanktoni biomassi vähenemine *M. leidy* rohketal aastatel ning vastupidi, zooplanktoni biomassi vahepealne suurenemine toimub röövloomade vähenemise tulemusena.

Musta mere pinnatemperatuur on tüüpiline parasvöötmeteliste meredele. Pinnasoolsus on madal (keskmiselt 18‰) jõgedest sissevoolava mageda vee lisandumise tulemusena, vee pinnatemperatuur on suviti 24-27 °C ja talviti 2-8 °C (Ovchinnikov & Titov, 1990). Musta mere poolt pakutavad tingimused on *M. leidyi* elutegevuseks optimaalseimad. Kammlooma vastupidavus suurele temperatuurikõikumisele vahemikus 2 °C-32 °C ja soolsusele 2‰-38‰ (Kremer, 1944) muudab ta ohtlikuks tulnukliigiks ning seab ohtu ka teised Musta merega sarnased ökosüsteemid.

M. leidyi on mõju avaldanud USA kirderannikul paiknevale Narragansetti lahele. Narragansetti laht on *M. leidyi* leviku põhjapoolseim piirkond. Sealsed kammlooma puhangud 100 ml m⁻³ (50 mg C m⁻³) (Kremer, 1994) mõjutavad sarnaselt meduusidele nii zooplanktoni kui ka ihtüoplanktoni arvukust. *M. leidyi* puhangute haripunkt jääb harilikult septembri- ja oktoobrikuusse (Kremer, 1975; Kremer, 1979; Deason, 1982). Kuid 1990-tel täheldas Sullivan *et al.* (2001) *M. leidyi* varakevadist ilmumist lahes. Arvatavasti on maailmamere temperatuuri tõusust põhjustatud ka lahe veetemperatuuri soojenemine, mis soodustab planktoni vohamist ja kammlooma enneaegset esinemist. Hawk (1998) dokumenteeriski Narragansetti lahe veetemperatuuri järkjärgulise soojenemise (1,73 °C) 1956-1998. Paremate keskkonnatingimuste korral kasvab zooplanktoni (100 mg C m⁻³) (Kremer, 1994) ning ihtüoplanktoni biomass. *M. leidyi* ja zooplanktoni arvukused on omavahel korrelatsioonis. Deasoni (1982) kalkulatsioonide kohaselt eemaldas *M. leidyi* Narragansetti lahes augustis 1975 ja 1976 20% sealsest zooplanktoni biomassist. Seega on veetemperatuuril oluline mõju liikide toitumis- ja paljunemisedukusele. Mida soojemad keskkonnatingimused valitsevad, seda suurem on planktoni arvukus ja laiaulatuslikum kammloomade laiuskraadidevaheline levik.

M. leidyi esineb ka Chesapeake'i lahes, mis on Ameerika Ühendriikide suurim suudmeala. Suurem osa Chesapeake'i lahe magedast veest on pärit Susquehenna jõest. *M. leidyi* biomassi haripunkt lahes moodustub juulis ja augustis (30-60 ml m⁻³), mil individid on kehamõõtmelt suurimad (1-50 g WW) (Purcell *et al.*, 2001). Kammloomade kehasuurus oleneb temperatuurist. Kevadised aprillikuu madalad temperatuurid (11-13,5 °C) on tugevalt seotud kammloomade väiksemate kehamõõtmete ja kõrgemad temperatuurid (14-15,5 °C) suuremate kehamõõtmete väljakujunemisega (Purcell *et al.*, 2001) (joonis 4).



Joonis 4. *Mnemiopsis leidyi* kasvu (vertikaaltelg) sõltuvus aprillikuu keskmisest temperatuurist (horisontaaltelg) Chesapeake'i lahes (kolmnurgad) ja märtsikuu keskmisest temperatuurist Mustas meres (tumedad täpid) (Purcell *et al.*, unpublished data).

Lisaks temperatuurile mõjutab *M. leidyi* kasvu zooplanktoni ja ka ihtüoplanktoni arvukus. *M. leidyi* populatsioon on võimeline Chesapeake'i lahes tarbima päevas kalamarja 30-100% ja <5 % kalade vastsetest (Purcell & Shiganova, 2001). Zooplanktoni biomass peab keskkonnas ületama vähemalt 3 mg C m⁻³, vastasel korral ei pruugi kammloomi keskkonnas leiduda (Kremer, 1994).

M. leidyi kadumise põhjuseks ei pruugi ilmtingimata olla toidupuudus, vaid tegu võib olla ka röövloma ilmumisega keskkonda. Suviti saavutab meduus *Chrysaora quinquecirrha* Chesapeake'i lahte suubuvate jõgede suudmealadel suure arvukuse (16 meduusi m⁻³) (Purcell, 1992), kuid rannikult eemal jääb arvukus < 2 m⁻³ (Purcell *et al.*, 1994a). Tegemine on *M. leidyi* olulise kiskjaga. *Chrysaora quinquecirrha* eelistab toituda *M. leidyi* vastsetest (Olesen *et al.*, 1996). Kiskja suurema arvukuse rannikualal põhjustab *M. leidyi* vastsete ja väiksemate kammloomade esinemine, mis on kiskjale meelepärasem saak kui täiskasvanud *M. leidyi* isendid. Samuti on Chesapeake'i lahes esinevad võikalad *Peprilus triacanthus* (Peck) ja *Peprilus aepidotus* (Linnaeus) tuntud *M. leidyi* kiskjad (in Harbison, 1993; GESAMP, 1997), kuid madala soolsuse tõttu lahes paiknevad kiskjad enamasti lahe lõunaosas, kus soolsus on kõrgem. Suure tõenäosusega mõjutab *M. leidyi* üldist biomassi ja arvukust Chesapeake'i lahes zooplankton ning konkureerimine teiste zooplanktivoorsete organismidega.

1974 aasta septembris vähenes *M. leidyi* populatsiooni arvukus Narragansetti lahes drastiliselt kiskja *Beroe ovata* Brugiere üha suureneva sisserände tulemusena (in Kremer & Nixon, 1974). Kammloomad perekonnast *Beroe* on pelaagilises toiduahelas olulisel kohal vaatamata sellele, et nende üldisest toitumisbioloogiast on vähe teada.

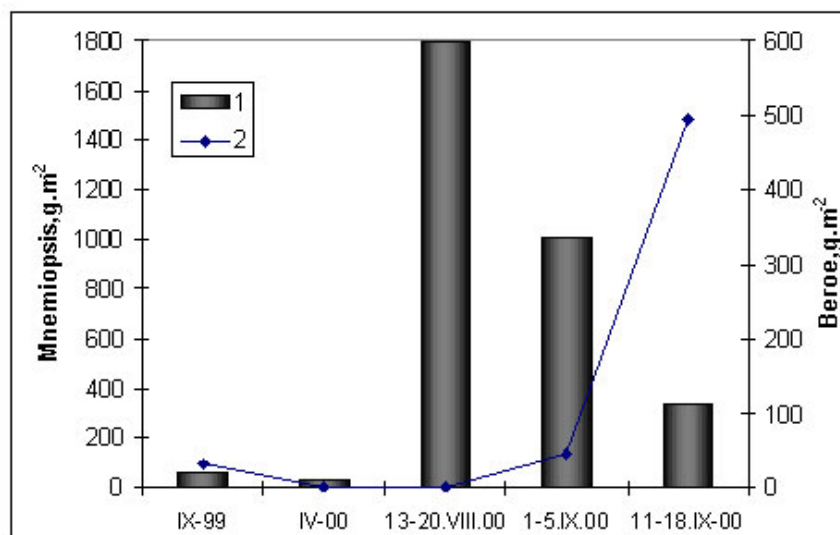
B. ovata toitumisobjektiks on kammloomad *M. leidyi* ja *Pleurobrachia pileus*, kuid eelistatumaks osutub *M. leidyi* (Shiganova *et al.*, 2001). Shiganova *et al.* (2001) läbiviidud uurimusest Mustas meres selgus, et *B. ovata* ujub vertikaalselt veepinna läheduses umbes 5-10 cm sügavusel nagu *M. leidyi*, mis tõendab *B. ovata* toitumist liigist *M. leidyi*. Sügavamates veekihtides elav *Pleurobrachia pileus* on vähem eelistatud, sest sealne madal hapnikusisaldus ei ole *B. ovata* elutegevuseks sobiv (Mutlu 1999; Kideys & Romanov, 2001).

Soolsuse muutused keskkonnas põhjustavad *B. ovata* elutegevuses häireid. Soolsuse vähenemisega isendi liikumisaktiivsus aeglustub. Shiganova *et al.* (2001) tõestas eksperimentaalsete katsete abil, kuidas *B. ovata* isenditel ripsmete aktiivsus langes soolsuse vähenemisel 18⁰/₀₀-lt 15⁰/₀₀-ni, kuid peale 15 minutilist harjumist uues keskkonnas taastus ripsmete endine liikuvus. Mida madalama soolsusega keskkonnas isendid viibisid, seda pikem oli normaalse liikumisaktiivsuse taastumise aeg, mille jooksul isenditele loomulikud käitumismustrid taastusid. *B. ovata* viimane soolsuse kontsentratsiooni taluvuspiir on 4,5⁰/₀₀. Antud soolsuse juures vajusid loomad jäädavalt merepõhja ega suutnud liikumisaktiivsust taastada.

B. ovata ja *M. leidyi* nõudmised elukeskkonna omaduste suhtes on sarnased. *B. ovata* on *M. leidyi* kiskja, kes *M. leidyi* puhanguid pärsib, kaitstes sellega ökosüsteeme *M. leidyi* laastava toime eest.

Musta mere vetesse ilmusid esimesed *B. ovata* isendid 1997 aasta oktoobriks (Konsulov & Kambruska, 1998; Zaitsev, 1998), Marmara merre 1998 aasta septembriks ja Sevastopoli lahte 1999 aasta augustiks-septembriks (Finenko *et al.*, 2000; Shiganova *et al.*, 2000; Vostokov *et al.*, 2000; Vinogradov *et al.*, 2000). Aasta-aastalt on *B. ovata* areaal laienenud.

1999 aasta septembriks, kui *M. leidyi* biomass Aasovi meres oli kõrge, siis Mustas meres seevastu viimase kümne aasta madalaim, mis tõestab *B. ovata* ja *M. leidyi* kiskja ja saaklooma vahelisi suhteid (joonis 5).



Joonis 5. *Mnemiopsis leidy* biomass(1) ja *Beroe ovata* (2) biomass ajavahemikul 1999-2000 Musta mere kirdeosas (Shiganova *et al.*, 2000).

B. ovata mõju *M. leidy* arvukusele ei ole koheselt märgata, selgemini on seda näha teatud väikese ajalise nihke tagant järglaskonna populatsiooni arvukuse määramisel. Finenko *et al.*, (2001) uuris *B. ovata* ja *M. leidy* biomassi Mustas meres ning leidsid, et *B. ovata* isendeid oli m⁻³ 0.022-0.075 ja *M. leidy* isendeid m⁻³ 0.2. 1999 aasta septembrikuus tarbis *B. ovata* populatsioon Sevastopoli lahes 9,3% *M. leidy* biomassist ning oktoobrikuus 132%. Seega põhjustas 1999 aastal võimsust võtnud *B. ovata* *M. leidy* arvukuse languse, peatades sellega 1994 aastast alguse saanud *M. leidy* intensiivsete puhangute tsükli.

Lisaks Mustale merele, Chesapeake'i lahele, Narragansetti, kus kammloom *M. leidy* esineb sagedasti, leidub teda ka Läänemeres sarnaselt eelnevate ökosüsteemidega. Esmakordselt täheldati *M. leidy* olemasolu Taani väinades augustis 2005 (Tendal *et al.*, 2007), saades kinnituse novembris 2005 (Oliveira, 2007). Kieli lahte saabus *M. leidy* oktoobris 2006 (Javidpour *et al.*, 2006), Bornholmi basseini, Gotlandi basseini talvel ja kevadel 2007 (Kube *et al.*, 2007) ning Ahvenamaa merre ja Botnia lahte augustis-septembris 2007 (Lehtiniemi *et al.*, 2007). Algselt arvati, et kammloom asustab ainult Põhjamere lõunaosa ja Rootsi läänerrannikut, kuid suure madalate temperatuuride taluvusvõime tõttu suudab *M. leidy* asustada ka tervet Läänemerd. Lisaks madalate temperatuuride taluvusvõimele soodustab kammloomade järske ja laiaulatuslikke esinemispuhanguid loomade mõlemasoolisus ehk hermafrodiitsus. 2006 aasta sügise ja 2007 aasta kevade vahel toimus Läänemeres

hüppeline kammloomade arvukuse tõus (Kube *et al.*, 2007). Suurim tihedus esines 2007 aasta augustis Botnia lahes (maksimaalselt 619 isendit m⁻²) ja madalaim Ahvenameres (maksimaalselt 197 isendit m⁻²) ning Soome lahes (maksimaalselt 103 isendit m⁻²) (Lehtiniemi *et al.*, 2007) (Joonis 6).



Joonis 6. Kammloomade arvukus augustis 2007 0-50 m sügavusel. Joonise all paremas nurgas on arvukuse skaala mõõt (isendit m⁻²). *- vaatlustulemuste andmed puuduvad (Lehtiniemi *et al.*, 2007).

Septembriks olid kammloomade arvukused Botnia lahest lõuna pool samuti tõusunud, vastavalt 694 isendit m⁻² Ahvenameres ja 508 isendit m⁻² Soome lahes (Lehtiniemi *et al.*, 2007). Arvati, et Botnia lahe augustikuine *M. leidy* suur arvukus võrreldes ümberkaudsete piirkondadega võis olla põhjustatud tuulte abil sinna massiliselt kandunud vastsetest.

Sarnaselt Musta merega toimub Läänemeres kammloomade elutegevuse tulemusena zooplanktoni biomassi vähenemine. Augustis ja septembris kõigub Läänemere lõunaosas mesozooplanktoni orgaanilise aine hulk 15-30 mg C m⁻³ vahel (*see Janas & Witek, 1993*). Samuti kehtib Läänemeres sarnaselt Musta merega zooplanktoni biomassi alampiir (< 3 mg C m⁻³), mis on vajalik *M. leidy* elutegevuseks. Kammloomal on negatiivne mõju ka kalade populatsioonidele. Otseseks ohuallikaks on kalamarja ja kalade vastsete söömine ning kaudseks teguriks

konkureerimine planktonit söövate kaladega, näiteks kiluga *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758), räimega *Clupea harengus* (Linnaeus, 1758) ning planktonist toituvate noorjarkudega, näiteks lesta *Platichthys flesus* (Linnaeus, 1758) ja tursa *Gadus morhua* (Linnaeus, 1758) vastsetega (Jana & Zgrundo, 2007).

Tänapäeval on identifitseeritud ~ 150 kammlooma liiki (Richardson *et al.*, 2008). Läänemeres esines enne *M. leidy* invasiooni veel neli kammlooma *Pleurobrachia pileus*, *Bolinopsis infundibulum*, *Beroe cucumis* ja *Beroe gracilis*. Antud liikide noorisendid on morfoloogiliselt sarnased ning nende eristamine visuaalselt keeruline. Täiskasvanud *M. leidy* isendid eristuvad noorloomadest suusagarate esinemise poolest. Seega on noorloomi lihtne segi ajada teiste kammloomadega. 2009 aastal selguski, et *M. leidy* on Läänemere põhjaosas ekslikult segi aetud liigiga *Mertensia ovum*, mida ei ole varem Läänemeres täheldatud (Gorokhova *et al.*, 2009).

Geneetiliste uuringute tulemusena saadi kinnitust arktilise kammlooma *Mertensia ovum* esinemisest Läänemeres (Gorokhova *et al.*, 2009). 2007-2010 kogutud DNA andmete põhjal on tuvastatud, et Läänemere põhjaosast leitud 388-st kammloomast 370 osutusid liigiks *M. ovum*. Samuti määrati kindlaks 120 isendit Bornholmi bassenist ja Läänemere lõunaosast, millest selgus, et 120-st 110 (92%) olid *M. ovum*, 3 isendit (2%) *M. leidy* ning 7 isendit (6%) jäi määramata, mille põhjuseks võis olla ebaõnnestunud DNA analüüs või hoopis tegu uute seni kirjeldamata kammloomadega (Lehtiniemi *et al.* 2013, *submitted*). Uurimusest selgub, et *M. leidy* ei esinegi nii hulgaliselt Läänemeres, nagu ekslikult arvati, vaid selleks on *M. ovum*. Liiki *M. ovum* ei ole leitud Botnia lahest, Riia lahest ega Soome lahe rannikualadelt, vaid suurimad kammloomade arvukuse tihedused oli Bornholmi basseinis (kuni 68 isendit m⁻³), Ahvenameres (39 isendit m⁻³) ja Soome lahe keskosas (41 isendit m⁻³) (Lehtiniemi *et al.*, 2013, *submitted*). Põhjused, miks liigi *M. ovum* esinemisagedus rannikualadel on madal või puudub üldse, on tõenäoliselt seotud temperatuuriga. Kuna tegu on arktilise kammloomaga, eelistab loom jahedamaid veetemperatuure. Kammlooma suurimad puhangud toimusid tingimustes, kus soolus oli > 5,5 ‰ ja temperatuur < 7 °C (Lehtiniemi *et al.*, 2007). Väheusutav on kiskja olemasolu rannikualade vältimise põhjusena. Kui harilikult piirab kammloomade arvukust Läänemerega sarnastes ökosüsteemides kiskja *B. ovata* (Vinogradov *et al.* 2000; Purcell *et al.* 2001; Falk-Petersen *et al.* 2002), siis Läänemeres ei ole seda liiki veel täheldatud. Mis muidugi ei tähenda, et ta ei võiks Läänemerre saabuda. *B. ovata*

soolsustaluvuse alampiir jääb 4,5 ‰ piiresse (Shiganova *et al.*, 2001), seega soolsus ei tohiks Läänemerre levimisel takistuseks osutada. Kammloom on juba suutnud levida Mustast merest Vahemere idaossa, kuid andmed Vahemere lääneosast puuduvad (Hansson, 2006). Tõenäoliselt osutub sisserände takistuseks Läänemerre temperatuur. Finenko *et al.*, (2001) viisid Mustas meres 1999 aasta augustis, septembris ja oktoobris läbi uurimuse kammloomade *M. leidy* ja *B. ovata* biomassi arvukuse määramiseks. Novembris temperatuuril 13,8 °C *B. ovata* isendeid ei täheldatud (joonis 7).

| Species | Date | Temperature (°C) | Abundance (ind m ⁻³) | Biomass (g WW m ⁻³) | Mean WW* (g) |
|-----------------|---------|------------------|----------------------------------|---------------------------------|--------------|
| <i>B. ovata</i> | 23 Sep. | 22.5±1.2 | 0.02±0.07 | 0.11±0.33 | 14.87±14.76 |
| <i>B. ovata</i> | 25 Oct. | 16.2±0.6 | 0.08±0.14 | 1.74±3.66 | 23.24±25.09 |
| <i>B. ovata</i> | 10 Nov. | 13.8±1.2 | 0 | 0 | 51.50±0 |
| <i>M. leidy</i> | 23 Sep. | 22.5±1.2 | 0.21±0.20 | 0.53±0.60 | 2.79±4.87 |
| <i>M. leidy</i> | 25 Oct. | 16.2±0.6 | 0.20±0.19 | 0.43±0.68 | 2.85±6.47 |
| <i>M. leidy</i> | 10 Nov. | 13.8±1.2 | 0.34±0.60 | 1.55±3.79 | 3.66±4.384 |

Joonis 7. *M. leidy* ja *B. ovata* arvukus (*abundance*), biomass (märgkaalus), isendite individuaalsed märgkaalud (WW) ja temperatuur (°C) (Finenko *et al.*, 2001).

Andmetest järeldub, et *B. ovata* on tundlik temperatuuri muutustele ning seetõttu on *B. ovata* levik Läänemerre raskendatud siinsete madalate temperatuuride tõttu. Loomulikult üha soojenev maailmamere temperatuur hõlbustab kammloomade levimist elukeskkondadesse, mis algselt olid ebasoodsad. Maailmamere temperatuur kuni sügavuseni 300 meetrit on tõusnud alates 1950-test 0.31 °C (Levitus *et al.*, 2000). Kuna kammloomad ja meduusid on enamasti ka kõige pisematele temperatuuri ja soolsuse muutustele vastuvõtlikud, siis väiksemadki kliimamuutused mõjutavad nende populatsioonide arvukusi.

Lisaks kliimamuutustele viivad madala toiteväärtusega toiduahelani reostus, eutrofikatsioon ja kalade ülepüük, mis soosivad nanofütoplanktonit, meduuse ja kammloomi (Thiel, 1962; Purcell *et al.*, 1999a,c; Stibor & Tokle, 2003; Ma & Purcell, 2005b). Sellised ökosüsteemi häiringud leiavad aset kõikjal maailmas. Suurt materiaalselt kahju tekitavad meduusid ja kammloomad kalanduses, ummistades võrke ja traale, mis nende raskuse all võivad puruneda (*e.g.* Shimomura, 1959; Yasuda, 1988; Graham *et al.*, 2003) ning elektrijaamade merevee sissevõtmisseadmeid (Matsueda, 1969; Yasuda, 1988; Rajagopal *et al.*, 1989).

JÄRELDUSED

Läänemeri ja teised riimveelised ökosüsteemid, nagu Must meri, Chesapeake'i laht ja Narragansetti laht sarnanevad omavahel keskkonnatingimuste ja ökosüsteemis aset leidvate muutuste poolest. Tegu on tundlike ökosüsteemidega. Must meri, Chesapeake'i laht ja Narragansetti laht kannatavad meduuside ja kammloomade puhangute käes alates 1980 aastast. Soojenev veetemperatuur ning eutrofikatsioon intensiivistavad meduuside ja kammloomade puhanguid, mille mõju on laastava toimega zooplanktonile ning planktivorsetele kaladele. Sarnaselt Mustale merele, kus *Aurelia aurita* hävitas 1980 aastal 62 % sealsest zooplanktoni aastasest biomassist, mõjutab meduus ka Läänemere zooplanktoni ja planktivorsete kalade arvukust. Lisaks meduusidele vähendavad zooplanktoni arvukust kammloomad, kes jõudsid Läänemerre 2005/2006 aastal. Läänemere lõunaosas kõigub mesozooplanktoni arvukus tugevasti kammloomade elutegevuse tulemusena. Sarnaselt teistele riimveelistele ökosüsteemidele kannatavad kalad, kelle vastsetest samuti toitutakse, Läänemeres kammloomade laastava toime all. Kuna Läänemeres ei ole veel täheldatud kammloomadele olulisi kiskjaid, siis võib oletada, et kammloomade populatsiooni arvukus on jätkuvalt tõusuteel hetkeni, mil Läänemerre saabub kiskja, kes puhangud kontrolli alla võtab ning seega ootab Läänemerd hetkel ees sarnane saatus teiste riimveeliste ökosüsteemidega 1980-ndtel ja 1990-ndtel aastatel.

KOKKUVÕTE

Läänemere riimveeline keskkond kannatab võõrliikide sisserände all. Viimase kahe sajandi jooksul on siia ballastveega või laevakerele kinnitunult saabunud ~100 võõrliiki. Enamik Euroopa ja Ameerika vetes esinevatest invasiivsetest kammloomadest on pärit Ponto-Kaspia piirkonnast. Läänemere meduuside ja kammloomade puhangud on võimalikuks osutunud põliselupaigaga sarnaste keskkonnatingimuste tõttu ning tänu loomade erakordselt laiaulatuslikele temperatuuri ja soolsuse taluvusvõimetele. *A. aurita* levib üle kogu Läänemere ning tema polüübid on võimelised taluma 4⁰/₀₀ soolsust, seevastu *C. capillata* levila on tunduvalt väiksem, põhjuseks elutegevusele ja strobilatsioonile vajalike tingimuste kesisus. Läänemeres läbiviidud uurimusest selgus, et *C. capillata* polüübid on võimelised levima madalama soolsuse juures kui seni arvati ning seega Läänemeres laialdasemalt esinema. Meduuside ja kammloomade paljunemisedukust ja levimist piirab temperatuuri ja soolsuse vähenemine, samuti loodusliku vaenlase olemasolu. Kammlooma *M. leidy* sisseränne Läänemerele sai alguse 2005 aasta augustis Taani väinadest, peale mida toimus *M. leidy* arvukuse hüppeline tõus. Molekulaarbioloogiliste uurimuste käigus on kindlaks tehtud vead liikide määramisel. Läänemere põhjaosas läbiviidud uurimuse käigus tuvastati molekulaarbioloogiliselt *M. leidy* osutumine hoopis liigiks *M. ovum*.

Kammloomade ja meduuside puhangute negatiivne mõju ökosüsteemide liigirikkusele Mustas meres ja temaga sarnastes ökosüsteemides (kaasa arvatud Läänemeres) on põhjustatud eutrofikatsioonist ja veetemperatuuri soojenemisest.

SUMMARY

(Abundance and Distribution of Medusae and Ctenophores in the Baltic Sea and Other Brackish Ecosystems)

The Baltic Sea is a brackish sea that suffers from the invasion of alien species. During the last two centuries ~100 non-indigenous species have been recorded in the Baltic Sea, introduced by ballast water or hull fouling. Most medusae and ctenophores occurring in European and American waters are from the Ponto-Caspian region. Local medusae and ctenophore outbreaks have been possible due to similar environmental conditions as in native environment, and thanks to the animals' exceptionally broad temperature and salinity tolerance. *A. aurita* colonizes the entire Baltic Sea, and the planulae are able to develop into polyps even at a salinity of 4. By contrast, *C. capillata* range is much smaller.

A study in the Baltic Sea revealed that *C. capillata* polyps are able to strobilate at low salinity and may be more widespread in the Baltic Sea than previously thought. Medusae and ctenophores reproductive success and distribution are limited by temperature and salinity reduction, as well as the presence of natural predators.

Comb jellyfish *M. leidyi* immigration in the Baltic Sea began in August 2005 through the Danish straits, after which *M. leidyi* abundance increased rapidly. Molecular studies have identified errors in species taxonomic identification. The molecular study in the northern Baltic Sea revealed that *M. leidyi* turned out to be *M. ovum*.

The negative impact of ctenophore and jellyfish outbreaks on biodiversity in the ecosystem of the Black Sea and in other brackish ecosystems (including the Baltic Sea) is caused by eutrophication and increasing water temperatures.

TÄNUAVALDUS

Suurimat tänu avaldan oma juhendajale Arno Põllumäele ja kaasjuhendajale Velda Lauringsonile, kes võimaldasid mul kirjutada bakalaurusetöö hingelähedasel teemal, suunates ja aidates mind hetkedel, mil seda vajasin ning arvestades seejuures minu lähenemisviisi ja nägemust teemast. Samuti tänan ingliskeelse kokkuvõtte keeletoimetamise eest Marit Metslat ning kõiki teisi, kes mulle edu soovisid töö valmimisel. Suur aitäh Teile!

KASUTATUD KIRJANDUS

- Agur U. & Ant J. & Eller M. & Kaevats Ü. & Karjahärm T. & Karu L. & Kiivit J. & Koger T. & Koolmeister I. & Kreitzberg P. & Kuddo A. & Kull K. & Käärna A. & Lille Ü. & Raudits L. & Raukas A. & Ritshein E. & Ruutsoo R. & Rätsep H. & Sirendi A. & Sumera L. & Tamm B. & Tarand A. & Travel E. & Tiivel T. & Titma M. & Tulviste P. & Undusk J. & Valt L. & Valter H. & Veidemann R. & Õiglane H., 1992.** Eesti Entsüklopeedia, Tallinn: Kirjastus "Valgus" 6: 33-34.
- Barz K. & Hirche H.-J., 2005.** *Seasonal development of scyphosoa medusae and the predatory impact of Aurelia aurita on the zooplankton community in the Bronholm Basin (central Baltic Sea).* *Mar. biol.* 147: 465-476.
- Barz K. & Hinrichsen H. H. & Hirche H.-J., 2006.** *Scyphozoa in the Bronholm Basin /central Baltic Sea)- the role of advection.* *Journal of Marine Systems* 60: 167-176.
- Båmstedt U. & Ishii H. & Martinussen M. B., 1997.** *Is the scyphomedusa Cyanea capillata (L.) dependent on gelatinous prey for its early development?* *Sarsia* 82: 269-273.
- Båmstedt U. & Wild B. & Martinussen M. B., 2001.** *Significance of food type for growth and ephyrae Aurelia aurita (Scyphozoa).* *Marine Biology.* 139: 641-650.
- Brewer R. H., 1978.** *Larval settlement behavior in the jellyfish Aurelia aurita (Linnaeus) (Scyphozoa: Semaestomeae).* *Estuaries* 1: 12-122.
- Cargo D. G., 1984.** *Some Laboratory Techniques for the Culture of Scyphozoa.* *United Nations Environment Programme-Workshop on Jellyfish Blooms in the Mediterranean, Athens:* 129-138.
- Cargo S. P. & Kremer P., 2002.** *Population maintenance of the scyphozoan Cyanea sp. settled planulae and the distribution of medusae in the Niantic River, Connecticut, USA.* *Estuaries* 25: 70-75.
- Dawson M. N. & Martin L. E., 2001.** *Geographic variation and ecological adaptation in Aurelia (Scyphozoa, Semaestomeae): some implications from molecular phylogenetics.* *Hydrobiologia* 451 (Dev. Hydrobiol. 155): 259-273.
- Deason E. E., 1982.** *Mnemiopsis leidyi (Ctenophora) in Narragansett Bay, 1975-1979: Abundance, size composition and estimation of grazing.* *Estuar. coast. shelf Sci.* 15: 121-134.

- Falk-Petersen S. & Dahl T.M. & Scott C.L. & Sargent J.R. & Gulliksen B. & Kwasniewski S. & Hop H. & Millar R-M., 2002.** *Lipid biomarkers and trophic linkages between ctenophores and copepods in Svalbard waters. Mar. Ecol. Prog Ser 227: 187-194.*
- Finenko G. A. & Anninsky B. E. & Romanova Z. A. & Abolmasova G. I. & Kideys A. E., 2001.** *Chemical composition, respiration and feeding rates of the new alien ctenophore, Beroe ovata, in the Black Sea. Hydrobiologia 451 (Dev. Hydrobiol. 155): 177-186.*
- Finenko F. A. & Romanov Z. A. & Abolmasova G. I., 2000.** *The ctenophore Beroe ovata is a recent invader to the Black Sea. Ecologiya moray 50: 21-25 (in Russian).*
- GESAMP (IMO/FAO/UNESCO-IOC/WMO/WHO/IAEA/UN/UNEP Joint Group of Experts on the Scientific Aspects of Marine Environmental Protection), 1997.** *Opportunistic settlers and the problem of the ctenophore Mnemiopsis leidyi invasion in the Black sea. Rep. Stud. GESAMP, 58: 84 pp.*
- Gorokhova E. & Lehtiniemi M. & Viitasalo-Frösen S. & Haddock S.H.D., 2009.** *Molecular evidence for the occurrence of ctenophore Mertensia ovum in the northern Baltic Sea and implications for the status of the Mnemiopsis leidyi invasion. Limnol Oceanogr 54: 2025-2033.*
- Graham W. M. & Martin D. L. & Felder D. L. & Asper V. L. & Perry H. M., 2003.** *Ecological and economic implications of a tropical jellyfish invader in the Gulf of Mexico. Biological Invasion 5: 53-69.*
- Greenberg N. & Garthwaite R. L. & Potts D. C., 1996.** *Allozyme and morphological evidence for a newly introduced species of Aurelia aurita in San Francisco Bay, California. Mar. Biol. 125: 401-410.*
- Gröndahl F., 1988.** *A comparative ecological study on the scyphozoans Aurelia aurita, Cyanea capillata and C. lamarckii in the Gullmar Fjord, western Sweden, 1982 to 1986. Marine Biology 97: 541-550.*
- Haahtela I. & Lassing J., 1967.** *Records of Cyanea capillata (Scyphozoa) and Hyperia galba (Amphipoda) from the Gulf of Finland and northern Baltic. Ann. Zool. Fenn. 4: 469-471.*
- Hansson G. H., 2006.** *Ctenophores of the Baltic and adjacent Seas - the invader Mnemiopsis is here! Aquatic Invasions 4: 295-298 / Originalaandmed -*
- Shiganova T.A. & Panov V.E., 2003.** *Mnemiopsis leidyi A. Agassiz, 1865.*

(Compiled for the Regional Biological Invasions Center. Available at: <http://www.zin.ru/projects/invasions/gaas/mnelei.htm>).

- Hamner W. M. & Hamner P. P. & Strand S. W., 1994.** *Sun-compass migration by Aurelia aurita (Scyphozoa): Population retention and reproduction in Saanich Inlet, British Columbia. Mar. Biol.* 119: 347-356.
- Harbison G. R., 1993.** *The potential of fishes for the control of gelatinous zooplankton, ICES C.M. 1993/L: 74: 1-10.*
- Hawk J. D., 1998.** *The role of the North Atlantic Oscillation in winter climate variability as it relates to the winter-spring bloom in Narragansett Bay. M. S. Thesis, University of Rhode Island: 148 p.*
- HELCOM, 2007.** *Climate change in the Baltic Sea area- HELCOM thematic assessment in 2007. Baltic Sea Environment Proceedings* 111: 1-49.
- Hernroth L. & Gröndahl F., 1983.** *On the biology of Aurelia aurita (L.): Release and growth of Aurelia aurita (L.) ephyrae in the Gullmarfjorden, western Sweden. Ophelia* 22: 189-199.
- Hiromi J. & Yamamoto T. & Koyama Y. & Kadota S., 1995.** *Experimental study on predation of scyphopolyp Aurelia aurita. Bull. Coll. Agric. Vet. Med. Nihon Univ.* 52: 126-130 (in Japanese; English abstract).
- Holst S. & Jarms G., 2007.** *Substrate choice and settlement preferences of planula larvae of five Scyphozoa (Cnidaria) from German Bight, North Sea. Marine Biology* 151: 863-871.
- Holst S. & Jarms G., 2010.** *Effects on low salinity on settlement and strobilation of Scyphozoa (Cnidaria): is the lion's mane Cyanea capillata (L.) able to reproduce in the brackish Baltic Sea? Hydrobiologia* 645: 53-68.
- Ishii H. & Båmstedt U., 1998.** *Food regulation of growth and maturation in a natural population of Aurelia aurita (L.). J. Plankton Res.* 20: 805-816.
- Ishii H. & Tadokoro S. & Yamanaka H. & Omori M., 1995.** *Population dynamics of the jellyfish, Aurelia aurita, in Tokyo Bay in 1993 with determination of ATP-related compounds. Bull. Plankton Soc. Japan* 42: 171-176.
- Janas U. & Witek Z., 1993.** *The occurrence of medusae in the southern Baltic and their importance in the ecosystem, with special emphasis on Aurelia aurita. Oceanologia* 34: 69-84.
- Janas U. & Zgrundo A., 2007.** *First record of Mnemiopsis leidyi A. Agassiz, 1865 in the Gulf of Gdańsk (southern Baltic Sea). Aquatic Invasions* 2: 450-454.

- Jarms G., 2010.** *The early life history of Scyphozoa with emphasis on Coronatae a review with a list of described life cycles. Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg* 45: 17-31.
- Javidpour J. & Sommer U. & Shiganova T., 2006.** *First record of Mnemiopsis leidyi A. Agassiz 1865 in the Baltic Sea. Aquatic Invasions* 1: 299-302.
- Kideys A. E. & Romanova Z. A., 2001.** *Distribution of gelatinous macrozooplankton in the southern Black Sea during 1996-1999. Mar Biol (Berl)* 139: 535-547.
- Kramp P. L., 1961.** *Synopsis of the Medusae of the World. J. mar. biol. Assoc. U. K.* 40: 1- 469.
- Kremer P. M., 1975.** *The ecology of the ctenophores Mnemiopsis leidyi in Narragansett Bay. Ph. D. Thesis, University of Rhode Island:* 311 p.
- Kremer P, 1979.** *Predation by the ctenophore Mnemiopsis leidyi in Narragansett Bay. Rhode Island. Estuaries* 2: 97-105.
- Kremer P, 1994.** *Patterns of abundance for Mnemiopsis in U.S. coastal waters: a comparative overview. ICES Journal of Marine Science* 51: 347-354.
- Kremer P. & Nixon S., 1976.** *Distribution and abundance of the ctenophore, Mnemiopsis leidyi in Narragansett Bay. Estuar. coastal mar. Sci.* 4: 627-639.
- Konsulov A. S. & Kambruska L. T., 1998.** *Ecological determination of the new Ctenophora- Beroe ovata invasion in the Black Sea. Oceanology (Bulgaria)* 2: 195-198.
- Kosarev A. & Kostianoy A. & Shiganova T. A., 2007.** *The sea of Azov. In: Kostianoy A. Kosarev A (eds), The Black Sea environment: Springer, pp 63-89.*
- Kändler R., 1961.** *Über das Vorkommen von Fischbrut, Decapodenlarven und Medusen in der Kieler Förde. Kieler Meeresforsch,* 17: 48-64.
- Kube S. & Postel L. & Honnef Ch & Augustin ChB., 2007.** *Mnemiopsis leidyi in the Baltic Sea- distribution and overwintering between autumn 2006 and spring 2007. Aquatic Invasions* 2: 137-145.
- Lambert F. J., 1935.** *Observations on the scyphomedusae of the Thames estuary and their metamorphosis. Travaux de la Station Zoologique de Wimereux* 12: 281-307.
- Lebedeva L. P. & Shushkina E. A., 1991.** *Evaluation of the population characteristics of the medusa Aurelia aurita in the Black Sea. Oceanology (Wash)* 31: 314-319.

- Lehtiniemi M. & Pääkkönen J-P. & Flinkman J. & Katajisto T. & Gorokhova E. & Karjalainen M. & Viitasalo S. & Björk H., 2007.** *Distribution and abundance of the American comb jelly (Mnemiopsis leidyi)- A rapid invasion to the northern Baltic Sea during 2007. Aquatic Invasions 2: 445-449.*
- Lehtiniemi M. & Lehmann A. & Javidpour J. & Myrberg K., 2012.** *Spreading and physico-biological reproduction limitations of the invasive American comb jelly Mnemiopsis leidyi in the Baltic Sea. Biol Invasion 14: 341-354. DOI 10.1007/s10530-011-0066-z.*
- Lehtiniemi M. & Gorokhova E. & Bolte S. & Haslob H. & Huwer B. & Katjisto T. & Lennuk L. & Majaneva S. & Pöllumäe A. & Schaber M. & Setälä O. & Reusch B. H. T. & Viitasalo-Frösén S. & Vuorinen I. & Välipakka P., 2013.** *Distribution and reproduction of the Arctic ctenophore Mertensia ovum in the Baltic Sea- a species long misidentified as Pleurobrachia pileus. Submitted. Pages 10-11*
- Leppäkoski E. & Olenin S., 2000.** *Non-native species and rates of spread: lessons from the brackish Baltic Sea. Biological Invasion 2: 151-163.*
- Leppäkoski E. & Gollasch S. & Gruszka P. & Ojaveer H. & Olenin S. & Panov V., 2002.** *The Baltic-a sea of invaders. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science 59: 1175-1188.*
- Leppäkoski E. & Shiganova T. A. & Alexandrov B., 2009.** *European enclosed and semi-enclosed seas. In: Rilov G, Crooks JA (eds), Biological Invasions in Marine Ecosystems: Ecological, Management, and Geographic Perspectives. Springer, pp 529-547, http://dx.doi.org/10.1007/978-3-540-79236-9_30*
- Levitus S. & Anotonov J. I. & Boyer T. P. & Stephens G., 2000.** *Warming of the world ocean. Science, New York 287: 2225-2229.*
- Lucas C. H., 1996.** *Population dynamics of the scyphomedusa Aurelia aurita (L.) from an 'isolated', brackish lake, with particular reference to sexual reproduction. J. Plankton Res. 18: 987-1007.*
- Lucas C. H. & Williams J. A., 1994.** *Population dynamics of the scyphomedusa Aurelia aurita in Southampton Water. J. Plankton Res. 16: 879-895.*
- Lucas C. H. & Hirst A. G. & Williams J. A., 1997.** *Plankton dynamics and Aurelia aurita production from two contrasting ecosystems: causes and consequences. Estuar. coast. shelf Sci. 45: 209-219.*

- Ma X. & Purcell J. E., 2005b.** *Temperature, salinity and prey effects on polyp versus medusa bud production of the invasive hydrozoan, Moresia lyonsi.* *Marine Biology* 147: 225-234.
- Matsueda N., 1969.** *Presentation of Aurelia aurita at thermal power station.* *Bull. mar. biol. Sta. Asamushi* 13: 187-191.
- Mayer A. G., 1910.** *Medusae of the World. III. The Scyphomedusae.* *Carnegie Institute of Washington, Washington:* 499-735.
- Mielck W. & Künne C., 1935.** *Fischbrut-und Plankton-Untersuchungen auf dem Reichsforschungsdampfer "Poseidon" in der Ostsee, Mai-Juni 1931.* *Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, Abteilung Helgoland N. F.* 19: 1-20.
- Miyake H. & Iwao K. & Kakinuma Y., 1997.** *Life history and environment of Aurelia aurita.* *S. Pacific Stud.* 17: 273-285.
- Mutlu E. & Bingel F. & Gücü A. C. & Melnikov V. V. & Niermann U. & Ostr N. A. & Zaika V. E., 1994.** *Distribution of the new invader Mnemiopsis sp. and the resident Aurelia aurita and Pleurobrachia pileus populations in the Black Sea in the years 1991-1993.* *ICES J. mar Sci.* 51: 407-421.
- Mutlu E. & Bingel F., 1999.** *Distribution and abundance of ctenophores, and their zooplankton food in the Black Sea. I. Pleurobrachia pileus.* *Mar. Biol.* 135: 589-601.
- Möller H., 1979.** *Significance of coelenterates in relation to other plankton organisms.* *Meeresforschung* 27: 1-18.
- Möller H., 1980.** *A summer survey of large zooplankton, particularly scyphomedusae, in North Sea and Baltic.* *Report of Marine Research* 28: 61-68.
- Möller H., 1980a.** *Population dynamics of Aurelia aurita medusae in Kiel Bight, Germany (FRG).* *Mar. Biol.* 60: 123-128.
- Möller H., 1980b.** *Scyphomedusae as predators and food competitors of larval fish.* *Meeresforschung* 28: 90-100.
- Numers V. M., 2013.** *The first record of Maeotias marginata (Modeer, 1971) (Cnidaria, Hydrozoa) from Finland, northern Baltic Sea.* *BioInvasions Records* 2: 39-42.
- Olenin S. & Leppäkoski E., 1999.** *Non-native animals in the Baltic Sea: alteration of benthic habitats in coastal inlets and lagoons.* *Hydrobiologia.* 393: 23-243.

- Olesen N. J. & Frandsen K. & Riisgård H. U., 1994.** *Population dynamics, growth and energetics of jellyfish Aurelia aurita in a shallow fjord. Marine Ecology Progress Series* 105: 9-18.
- Olesen N. J. & Purcell J. E. & Stoecker D. K., 1996.** *Feeding and growth of ephyrae of scyphomedusae Chrysaora quinquecirrha. Mar. Ecol. Prog. Ser.* 137: 149-159.
- Olive P. J. W., 1985.** *Physiological adaptation and the concepts of optimal reproductive strategy and physiological constraint in marine invertebrates. In Laverack, M. S. (ed.) Physiological Adaptations of Marine Animals. Symposia of the Society for Experimental Biology, No. 39. The company of Biologists Ltd., Cambridge, England: 267-300.*
- Oliveira OMP., 2007.** *The presence of ctenophore Mnemiopsis leidyi in the Oslofjorden and considerations on the initial invasion pathways to the North and Baltic Seas. Aquatic Invasions* 2: 185-189.
- Omori M. & Ishii H. & Fujinaga A., 1995.** *Life history strategy of Aurelia aurita (Cnidaria, Scyphomedusae) and its impact on the zooplankton community of Tokyo Bay. ICES J. mar. Sci.* 52: 597-603.
- Ovchinnikov I. M. & Titov V. B., 1990.** *Anticyclonic eddies of currents in the coastal area of the Black Sea. DAN USSR* 314: 739-746.
- Palmén E., 1954.** *Seasonal occurrence of ephyrae and subsequent instars of Aurelia aurita (L.) in the shallow waters of Tvärminne, S. Finland. Archivum Societatis Zooloicae-Botanicae Fennicae Vanamo* 8: 122-131.
- Pereladov M.V., 1983.** *Some observations on biota Sudak Bay, Black Sea. Third all Russian conference on marine biology. Kiev, Naukova Dumka* 1: 237-238 (in Russian).
- Powers D. A. & SiMichele L. & Place A. R., 1983.** *The use of enzymatic kinetics to predict differences in cellular metabolism, development rate and swimming performance between LDH-B genotypes of the fish Fundulus heteroclitus. Isozymes-Curr. T. Biol.* 10: 147-170.
- Purcell J. E. & White J. R. & Roman M. R., 1994a.** *Predation by gelatinous zooplankton and resource limitation on populations in Chesapeake Bay. Limnol. Oceanogr.* 39: 263-278.

- Purcell J. E., 1997.** *Effects of predation by the scyphomedusan Chrysaora quinquecirrha on zooplankton populations in Chesapeake Bay, U.S.A. Mar. Ecol. Prog. Ser. 87: 65-76.*
- Purcell J. E. & Båmstedt U. & Båmstedt A., 1999a.** *Prey, feeding rates and asexual reproduction rates of the introduced oligohaline hydrozoan Moresia lyonsi. Mar. Biol. 134. 317-325.*
- Purcell J. E., 2005.** *Climate effects on jellyfish and ctenophore blooms: a review. Journal of the Marine Biological Association of the UK 85: 461-476.*
- Purcell J. E., 2007.** *Environmental effects on asexual reproduction rates of the scyphozoan, Aurelia labiata. Marine Ecology Progress Series 348: 183-196.*
- Purcell J. E. & Arai M. N., 2001.** *Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish: a review. Hydrobiologia 451 (Dev. Hydrobiol. 155): 27-44.*
- Purcell J. E. & Sturdevant M. V., 2001.** *Prey selection and dietary overlap among zooplanktivorous jellyfish and juvenile fishes in Prince William Sound, Alaska. Marine Ecology Progress Series 210: 67-83.*
- 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 Black Sea basin. Hydrobiologia 451: 145-176.*
- Purcell J. E. & Breitbart D. L. & Decker M. B. & Graham W. M. & Youngbluth M. J. & Raskoff K. A., 2001.** *Pelagic cindarians and ctenophores in low dissolved oxygen environments: a review. In Rabalais, N. N. & R. E. Turner (eds), Coastal Hypoxia: Consequences for Living Resources and Ecosystems, American Geophysical Union, Coastal and Estuar. Stud. 58: 77-100.*
- Rajagopal S. & Nair K. V. K. & Azariah J., 1989.** *Some observations on the problem of the jelly fish ingress in a power station cooling system at Kalpakkam, east coast of India. Mahasagar Quart. J. Oceanogr., Nat. Inst. Oceanogr, Goa, India 22: 151-158.*
- Reeve M. R. & Syms M. A. & Kremer P., 1989.** *Growth dynamics of a ctenophore (Mnemiopsis) in relation to variable food supply. I. Carbon biomass, feeding, egg production, growth and assimilation efficiency. J. Plankton Res. 11: 535-552.*
- Richardson A. J. & Bakun A. & Hays G. C. et al., (2008).** *The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. TREE, 24: 312-322.*

- Schneider G., 1988.** *Larvae production of the common jellyfish Aurelia aurita in the western Baltic 1982-1984. Kieler Meeresforsch. 6: 295-300.*
- Schneider G., 1989b.** *The common jellyfish Aurelia aurita: standing stock, excretion, and nutrient regeneration in the Kiel Bight, Western Baltic. Mar. Biol. 100: 507-514.*
- Schneider G. & Behrends G., 1994.** *Population dynamics and the trophic role of Aurelia aurita in the Kiel Bight and western Baltic. ICES J. mar. Sci. 51: 359-367.*
- Schneider G. & Behrends G., 1998.** *Top-down control in a neritic plankton system by Aurelia aurita medusae- a summary. Ophelia 48: 71-82.*
- Shiganova T. A. & Bulgakova YU V. & Sorokin P. Yu. & Lukashev Yu. F., 2000.** *Investigation of a new settler Beroe ovata in the Black Sea. Biology Bull. 27: 202-209.*
- Shiganova T. A. & Bulgakova Yu. V. & Volovik S. P. & Mirzoyan Z. A. & Dudkin S. I., 2001.** *The new invader Beroe ovata Mayer, 1912 and its effect on the ecosystem in the northeastern Black Sea. Hydrobiologia 451 (Dev. Hydrobiol. 155): 187-197.*
- Shimomura T., 1959.** *On the unprecedented flourishing of 'Echizen-Kurage', Stomolophus nomurai (Kishinouye), in the Tsushima Warm Current regions in autumn, 1958. Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Lab. 7: 85-107.*
- Shushkina E. A. & Arnotauv G. N., 1985.** *Quantitative distribution of the medusa Aurelia and its role in the Black Sea ecosystem. Oceanology 25: 102-106.*
- Spangenberg D. B., 1965.** *Cultivation of the life stages of Aurelia aurita under controlled conditions. J. exp. Zool. 159: 303-318.*
- Stibor H. & Tokle N., 2003.** *Feeding and asexual reproduction of the jellyfish Sarsia gemmifera in response to resource enrichment. Oecologia, 135: 202-208.*
- Sullivan B. K. & Van Keuren D. & Clancy M., 2001.** *Timing and size of blooms of the ctenophore Mnemiopsis leidyi in relation to temperature in Narragansett Bay, RI. Hydrobiologia 451: 113-120.*
- Tendel O.S. & Jensen K.R. & Riisgård H.U., 2007.** *Invasive ctenophore Mnemiopsis leidyi widely distributed in Danish waters. Aquatic Invasions 2: 455-460.*

- Thiel M. E., 1960.** *Beobachtungen über Wachstum, Variationen und Abnormitäten bei Cyanea capillata der Ostsee. Abhandlungen und Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg N. F. 4: 89-108.*
- Thiel M. E., 1962.** *Untersuchungen über die Strobilisation von Aurelia aurita LAM. an einer Population der Kieler Förde. Kieler Meeresforschungen 18: 198-230.*
- Thill H., 1937.** *Beiträge zur Kenntnis der Aurelia aurita (L.). Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie 150: 51-96.*
- Van Der Veer H. W. & Oorthuysen W., 1985.** *Abundance, growth and food demand of the scyphomedusan Aurelia aurita in the western Wadden Sea. Neth. J. Sea Res. 19: 38-44.*
- Verwey J., 1942.** *Die Periodizität im Auftreten und die aktiven und passiven Bewegungen der Quallen. Archives Néerlandaises de Zoologie 6: 363-468.*
- Vinogradov M. E. & Shushkina E. A. & Musaeva E. I. & Sorokin P. Yu., 1989.** *Ctenophore Mnemiopsis leidyi (A. Agassiz) (Ctenophora: Lobata) – a new settler in the Black Sea. Oceanology 29: 293-298 (in Russian).*
- Vinogradov M. E. & Sapozhnikov V. V. & Shushkina E. A., 1992.** *The Black Sea Ecosystem. Nauka, Moscow: 112 pp.*
- Vinogradov M. E. & Shushkina E. A. & Anokhina L. L. & Vostokov S. V. & Kucheruck N. V. & Lukashova T. A., 2000.** *Dense aggregations of the ctenophore Beroe ovata (Eschscholtz) near the north-east shore of the Black Sea. Oceanology 40: 52-55 (in Russian).*
- Vostokov S. V. & arashkevich E. G. & Dirts A. V. & Lukasheva T. A. & Tolomeev A. N., 2000.** *The investigations of the peculiarities of biology of the ctenophores Beroe ovata and Mnemiopsis leidyi invaders into the Black Sea. In Matishov, G. G. (ed.), Vidy-vselenzy v Evropeiskikh moryakh Rossii. Tezisy dokladov nauchnogo seminara (Murmansk, 27-28 yanvar 2000). Murmansk. (Species-invaders in the European seas in Russia. Abstracts of the presentations of the scientific seminar (Murmansk, January 27-28, 2000) Murmansk: 28-29 (in Russian).*
- Väinölä R. & Oulasvirta P., 2001.** *The first record of Maeotias marginata (Cnidaria, Hydrozoa) from the Baltic Sea: a Pontocaspian invader. Sarsia 86: 401-404.*

- Wikström D. A., 1932.** *Beobachtungen über die Ohrenqualle (Aurelia aurita L.) in den Schären SW-Finnlands. Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica* 8: 14-17.
- Zaika V. E. & Revkov N. K., 1994.** *Anatomy of gonads and regime of spawning of ctenophore Mnemiopsis sp. in the Black Sea. Zool. Zhurnal* 73: 5-10 (in Russian).
- Zaitsev Yu. & Mamaev V., 1997.** *Marine biological diversity in the Black Sea: a study of change and decline. United Nations Publications, New York: 208 pp.*
- Zaitsev Yu. P., 1998.** *Marine hydrobiological investigations of National Academy of Science of Ukraine during the 1990s in XX century: Shelf and coastal water bodies of the Black Sea. Hydrobiol. J.* 6: 3-21 (in Russian).
- Yasuda T., 1969.** *Ecological studies on the jellyfish Aurelia aurita in Urazoko Bay, Fukui Prefecture I Occurrence of the medusa. Bull. Jap. Soc. Sci.* 35: 1-6 (in Japanese; English abstract).
- Yasuda T., 1988.** *Unusually gregarious occurrences of jellyfishes in Japanese waters. Saishu to Shiiku* 50: 338-346 (in Japanese).

INTERNETIALLIKAD

- Internet 1: **Tronolone V. B. & Morandini A. C. & Migotto A. E., 2002.** *On the occurrence of scyphozoan ephyrae (Cnidaria, Scyphozoa, Semaestomeae and Rhizostomae) in the southeastern Brazilian coast. Biota Neotropica* 2 <http://www.biotaneotropica.org.br/v2n2/en/fullpaper?bn02102022002+en>

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina Marget Metsla
(*autori nimi*)

(sünnikuupäev: 27.08.1990)

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

Meduuside ja kammloomade levik ning puhangud Läänemeres ning teistes riimveelistes ökosüsteemides

(lõputöö pealkiri)

mille juhendaja on:

Arno Põllumäe ja kaasjuhendaja Velda Lauringson

(juhendaja nimi)

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

Tartus/Tallinnas/Narvas/Pärnus/Viljandis, **pp.kk.aaaa**