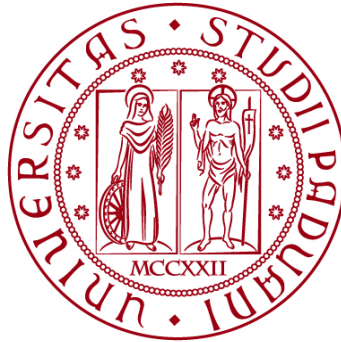


**UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA**

**DIPARTIMENTO DI BIOLOGIA**

**Corso di Laurea in Biologia**



**ELABORATO DI LAUREA**

**Valutazione della distribuzione e dell'abbondanza dello ctenoforo  
invasivo *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 nella Laguna di Venezia  
meridionale**

**Tutor: Prof.ssa Carlotta Mazzoldi**  
***Dipartimento di Biologia***

**Co-tutor: Dott. Filippo Piccardi**  
***Dipartimento di Biologia***

**Laureanda: Claudia Gattolin**

**ANNO ACCADEMICO 2021/2022**



## INDICE

<b>1. INTRODUZIONE .....</b>	<b>5</b>
<b>1.1 Le specie invasive – IAS .....</b>	<b>5</b>
<b>1.2 Gli impatti delle specie invasive .....</b>	<b>6</b>
<b>1.3 Il caso di studio: <i>Mnemiopsis leidy</i> A. Agassiz, 1865 .....</b>	<b>7</b>
<b>2. SCOPO DELLA TESI .....</b>	<b>11</b>
<b>3. MATERIALI E METODI .....</b>	<b>12</b>
<b>4. RISULTATI .....</b>	<b>15</b>
<b>5. DISCUSSIONE .....</b>	<b>26</b>
<b>6. CONCLUSIONE .....</b>	<b>27</b>
<b>BIBLIOGRAFIA .....</b>	<b>28</b>



## 1. INTRODUZIONE

### 1.1 Le specie invasive – IAS

Vengono chiamate aliene quelle specie non-native o esotiche che si sono diffuse oltre i loro range naturali di distribuzione e il loro naturale potenziale di dispersione (Singh, 2005). Quando una specie aliena viene introdotta grazie all'attività umana accidentale o intenzionale in nuove aree dove riesce a stabilire una popolazione in grado di crescere e riprodursi autonomamente, invadere e vincere la competizione con le specie native, si parla di specie aliene invasive o IAS - *Invasive Alien Species* (Singh, 2005).

Ad oggi le invasioni biologiche sono un grande problema, in quanto costituiscono una minaccia alla conservazione delle specie autoctone e hanno già causato l'estinzione di alcune specie native (Simberloff, 2010). Un esempio è costituito dall'introduzione mediata dall'uomo del persico del Nilo *Lates niloticus* nel Lago Vittoria, che ha causato la scomparsa di centinaia di specie di ciclidi autoctoni (Mooney & Cleland, 2001).

A causa del processo di globalizzazione, il trasferimento di organismi tra ecosistemi naturalmente separati è diventato un fenomeno sempre più frequente (Keller et al., 2011). Per quanto riguarda le specie acquatiche marine, infatti, la principale causa di introduzione di specie non-native risulta la navigazione: l'attività delle imbarcazioni ha creato connessioni tra ecosistemi molto lontani tra loro, e gli organismi possono venire trasferiti da una regione ad un'altra attraverso le acque di zavorra delle navi oppure tramite *fouling* (Keller et al., 2010). Oltre a ciò, anche l'apertura di canali che connettono bacini precedentemente isolati ha creato grandi opportunità per le invasioni biologiche: un esempio è costituito dal Mar Mediterraneo, dove il 54% delle specie invasive osservate sono specie lessepsiane, arrivate attraverso il Canale di Suez, aperto nel 1869, dal Mar Rosso (Galil et al., 2009).

Il processo di invasione di una specie non-nativa si compone di diverse fasi:

- per prima cosa, la specie deve sopravvivere al processo di trasporto, quasi sempre mediato e facilitato dall'attività antropica;
- quando la specie raggiunge una regione che va oltre il suo range nativo, viene detta *introdotta*;
- se la specie introdotta riesce a riprodursi e mantenere autonomamente una popolazione, senza l'intervento umano, viene detta *stabilizzata*;
- solitamente una specie viene detta *invasiva* quando si diffonde ampiamente e causa impatti ambientali, economici o sanitari (Keller et al., 2011).

Diversi studi hanno dimostrato che esistono delle caratteristiche comuni tra le specie che sono diventate invasive al di fuori del loro habitat nativo.

In primo luogo, le IAS sono specie generaliste, ovvero specie che riescono a tollerare ampi range di parametri ambientali, come la temperatura e la salinità (Keller et al., 2011). È stato anche dimostrato, mediante modelli con reti trofiche simulate, che essere una specie generalista dal punto di vista trofico è una caratteristica che favorisce l'invasione (Romanuk et al., 2009).

Inoltre, i tassi di riproduzione delle specie invasive appaiono più elevati di quelli delle specie native, risultando favorevoli a una rapida colonizzazione del nuovo ambiente (Keller et al., 2011); un esempio è dato dagli organismi che effettuano riproduzione asessuata: essa costituisce un vantaggio in quanto a partire da un singolo organismo può formarsi un'intera popolazione (Dodson & Frey, 2001).

## 1.2 Gli impatti delle specie invasive

L'attività umana e la globalizzazione hanno causato impatti importanti sugli ecosistemi e sulla biodiversità in tutto il pianeta (Havel et al., 2015).

Uno dei principali problemi relativi all'introduzione di specie invasive è l'impatto ecologico che si può propagare lungo la rete trofica, causando effetti a cascata: se la specie introdotta appartiene ai livelli trofici superiori determinerà una regolazione "top-down", promuovendo effetti opposti – positivi e negativi – sull'abbondanza e sulla biomassa dei livelli trofici inferiori (Pace et al., 1999); per esempio, l'introduzione di pesci zooplanctonivori in una riserva mediterranea in Spagna ha causato una diminuzione in abbondanza e ricchezza dello zooplancton e di conseguenza ha permesso un aumento dell'abbondanza del fitoplancton, non più sottoposto alla pressione di *grazing* (Ordóñez et al., 2010).

Al contrario, se la specie invasiva ha effetto sulla produzione primaria o sull'energia totale disponibile nell'ecosistema, si instaura un controllo "bottom-up" che determina un cambiamento sui livelli trofici superiori (Heath et al., 2014); per esempio, la presenza del bivalve filtratore *Dreissena polymorpha* riduce notevolmente l'abbondanza di fitoplancton e di conseguenza di zooplancton, andando a determinare delle conseguenze sui livelli trofici più alti (Ward & Ricciardi, 2007).

In generale, le invasioni biologiche possono determinare cambiamenti attraverso quattro meccanismi principali (Gallardo et al., 2016):

- modificando la competizione tra le specie appartenenti allo stesso livello trofico;
- operando una regolazione di tipo top-down se la specie invasiva è predatrice o onnivora;
- operando una regolazione di tipo bottom-up se la specie invasiva è erbivora o filtratrice;
- alterando profondamente l'habitat invaso se la specie invasiva è un "ingegnere ecosistemico", in quanto può avere effetti sulle altre specie native modificando, per esempio, la trasparenza dell'acqua, la disponibilità di nutrienti e la concentrazione di materiale organico (Jones et al., 1996).

Nella maggior parte dei casi l'invasione da parte delle IAS è dannosa in quanto causa perdita di biodiversità e conseguente omogenizzazione dell'habitat invaso, anche se gli effetti negativi non sono sempre immediatamente visibili (W. Nentwig, 2007).

Non sempre, però, il successo di invasione di una specie è direttamente correlato all'entità del suo impatto: anche specie invasive distribuite in maniera non uniforme possono avere importanti impatti a livello locale, come il salmone atlantico *Salmo salar*, mentre la grande diffusione di altre specie non-native, come nel caso del tarassaco comune *Taraxacum officinale*, non ha causato ingenti danni agli ecosistemi di introduzione (Ricciardi et al., 2013).

In Europa risulta chiaro come le specie invasive stiano avendo impatti negativi sugli ecosistemi e sulle specie native, riflettendosi poi sull'economia e sulla salute umana: si stima infatti che gli impatti economici siano di almeno 12.5 miliardi di euro all'anno e di almeno 2.2 miliardi di euro all'anno per quanto riguarda le IAS acquatiche, che causano problemi per la pesca (Kettunen et al., 2009).

### 1.3 Il caso di studio: *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865

*Mnemiopsis leidyi* è uno ctenoforo appartenente all'ordine dei Lobata e alla famiglia dei Bolinipsidae. Si tratta di una specie originaria delle coste atlantiche del Nord e del Sud America, ma recentemente ha dimostrato la sua capacità di invadere diversi mari – come il Mar Nero, il Mar Caspio, il Mediterraneo, il Mare del Nord e il Mar Baltico (Costello et al., 2012) – e per questo è considerata una delle cento specie invasive più pericolose del mondo (Lowe et al., 2007).



Figura 1 - *Mnemiopsis leidyi* (immagine tratta da [www.marinespecies.org](http://www.marinespecies.org))

*M. leidyi* è nativa dell'Oceano Atlantico occidentale, dove è largamente diffusa dalle coste americane fino a quelle argentine.

È stata introdotta negli ambienti non-nativi grazie all'attività umana: l'ipotesi più probabile, infatti, è che primariamente sia stata trasportata all'interno delle acque di zavorra delle navi dal Golfo del Messico fino al Mar Nero, per diffondersi in seguito anche nel Mar d'Azov (grazie alle correnti) e nel Mar Caspio (attraverso le acque di zavorra). Contemporaneamente, anche una seconda grande invasione è avvenuta nel Mar Baltico e nel Mare del Nord (Ghabooli et al., 2013).

Negli ultimi anni sono stati registrati numerosi *blooms* di *M. leidyi* anche nel Mar Mediterraneo. Uno studio basato sull'utilizzo di markers molecolari mitocondriali e nucleari (Ghabooli et al., 2013) ha dimostrato come l'invasione mediterranea possa essere avvenuta con due modalità: una parte di organismi si è spostata dal Mar Nero al Mediterraneo grazie alle correnti naturali che mettono in comunicazione le acque dei due bacini (Bolte et al., 2013), mentre l'altra parte di organismi potrebbe essere originaria del Golfo del Messico e del Nord Carolina e potrebbe essere giunta attraverso le acque di zavorra.

Nel 2005 la presenza di *M. leidyi* è stata registrata per la prima volta nel Mar Adriatico settentrionale (Shiganova & Malej, 2009). Il Mar Adriatico è un bacino caratterizzato da una circolazione ciclonica e dall'influsso delle acque levantine, molto salate, provenienti da Nord-Ovest (Cardin et al., 2011). La profondità dell'Adriatico settentrionale è generalmente bassa (< 100m) ed è sede di abbondanti influssi di acqua dolce proveniente dai grandi fiumi che vi sfociano, che rendono il mare ricco di biomassa planctonica (Fonda Umani et al., 1992): esso costituisce di conseguenza un'area trofica e di nursery importante per numerose specie commerciali ittiche, come le sardine e le acciughe (Morello & Arneri, 2009). La dieta generalista a base di zooplancton ed ittioplancton di *M. leidyi* costituisce un problema per la pesca di queste specie ittiche, le cui popolazioni diminuiscono a causa della predazione di uova e larve e della riduzione di cibo disponibile per giovanili e adulti, come dimostrato nel Mar Nero settentrionale (Shiganova, 2002). La dieta carnivora di *M. leidyi* cambia a seconda dello stadio vitale: è stato dimostrato infatti che l'adulto preda gli organismi del mesozooplanton (in particolare copepodi) – causando impatti importanti sulle popolazioni native dei mari invasi – mentre le larve cidippidi si nutrono in generale di organismi di dimensioni minori come microprotisti (tintinnidi, ciliati, dinoflagellati, diatomee) (Sullivan & Gifford, 2004).

La larva si alimenta solamente mediante l'utilizzo dei tentacoli (Reeve & Walter, 1978), mentre lo ctenoforo adulto munito di lobi può creare delle correnti che trasportano il materiale alimentare attraverso il movimento delle cilia oppure può catturare le prede passivamente grazie ai lobi orali rivestiti da una sostanza appiccicosa (Costello et al., 1999): la dieta adulta, molto variegata, è costituita da copepodi, larve e uova di pesci, larve veliger e altri organismi planctonici (Rapoza et al., 2005) e questa grande diversità alimentare conferisce un vantaggio nell'invasione di nuovi habitat.



La transizione della dieta risulta essere associata a modificazioni morfologiche dell'individuo e può essere correlata a diversi impatti ecologici a livello dell'ecosistema invaso (Rapoza et al., 2005).

La presenza di *M. leidy* non altera solo la comunità planctonica, ma può avere effetti anche su quella nectonica: in laboratorio, infatti, è stato dimostrato come lo ctenoforo si possa nutrire anche di uova e larve dell'acciuga *Anchoa mitchilli* (Monteleone et al., 1988).

*M. leidy* è un ermafrodita simultaneo in grado di autofecondarsi, ciò significa che tutti gli individui di una popolazione sono in grado di produrre autonomamente uova fecondate (Costello et al., 2012), risultando in una fecondità molto elevata: un individuo può produrre fino a 13.500 uova al giorno durante la stagione riproduttiva, che va dai mesi estivi fino a novembre (Malej et al., 2017).

Lo sviluppo da uovo ad adulto riproduttivo, in condizioni favorevoli di temperatura e di disponibilità alimentare, può avvenire in soli 14 giorni (Reeve & Walter, 1978), in quanto lo stadio larvale cidippide è caratterizzato da un alto tasso di crescita (Kremer & Reeve, 1989) che risulta in un rapido sviluppo.

Queste modalità di riproduzione permettono allo ctenoforo di riprodursi in tempi molto brevi, e quindi di avere un grande successo di invasione.

*M. leidy* è dotato di ampi range di tolleranza ai parametri ambientali come temperatura, salinità e livelli di ossigeno disciolto (Purcell et al., 2001).

La capacità di sopravvivere a temperature comprese tra gli 0°C e i 32°C permette allo ctenoforo di essere in grado di colonizzare e stabilire delle popolazioni in mari a latitudini diverse, da quelli temperati a quelli tropicali (Harbison et al., 1978).

Il range di tolleranza relativo alla temperatura varia comunque a seconda della zona e in relazione alla salinità: con salinità tra 22 e 33 PSU – a Narragansett Bay (USA) – *M. leidy* era presente con temperature <0°C (Costello et al., 2006a), mentre nel Mar d'Azov – caratterizzato da salinità tra 0 e 14 PSU – si è visto che lo ctenoforo non sopravvive al di sotto dei 4°C (Purcell et al., 2001).

Per quanto riguarda le temperature che permettono la riproduzione, è stato riportato che la produzione di uova avviene tra 12°C e 29°C: a basse temperature viene sfavorita, mentre aumenta man mano che queste si alzano (Purcell et al., 2001).

Il cambiamento climatico gioca un ruolo importante per il successo riproduttivo di *M. leidy*, in quanto il progressivo riscaldamento dell'atmosfera e quindi del mare ha causato una riduzione del numero di giorni troppo freddi per la riproduzione: il risultato è che, nei mari temperati, i *blooms* possono originarsi prima e durare di più (Costello et al., 2006b).

È stato dimostrato che *M. leidy* è un organismo iper-osmoconforme (Yazdani Foshtomi et al., 2007), caratteristica che lo rende in grado di colonizzare aree a salinità molto diversa, dal mare aperto fino alle baie e agli estuari – dove la salinità varia notevolmente a seconda delle precipitazioni e dell'evaporazione.

*M. leidy* riesce inoltre a tollerare diverse concentrazioni di ossigeno disciolto (OD) nell'acqua, a differenza di altre specie mesoplanctoniche e nectoniche costiere che

risentono negativamente della carenza di OD (Breitburg et al. 2001). Questa caratteristica conferisce allo ctenoforo invasivo un vantaggio competitivo sui pesci zooplanctonivori con dieta simile ma con sensibilità molto più elevata all'ipossia (Purcell et al., 2007), e gli permette di poter proliferare negli ambienti costieri eutrofizzati (Costello et al., 2012).

Oltre alle caratteristiche precedentemente descritte che rendono *M. leidy* un organismo altamente tollerante e quindi con grandi capacità di invasione, esistono anche degli aspetti che limitano l'invasività della specie. Questi sono correlati alla disponibilità di cibo e alla presenza di predatori:

- una popolazione in rapida crescita richiede una grande disponibilità alimentare: è stato calcolato che la biomassa minima delle prede presenti in mare deve essere  $>24 \mu\text{gC/L}$  (Kremer & Reeve, 1989) e che non vengono più prodotte uova dopo 3-4 giorni di digiuno (Reeve et al., 1989), questo perché il corpo di *M. leidy* non possiede tante riserve di lipidi e carboidrati (Anninsky et al., 2005)
- i predatori di *M. leidy* comprendono sia vertebrati (Mianzan et al., 1996) che organismi gelatinosi (Purcell et al., 2001), come *Beroe ovata*, che causano una diminuzione della densità di popolazione dello ctenoforo.

## 2. SCOPO DELLA TESI

Lo scopo di questa tesi è quello di monitorare la presenza di *M. leidy* all'interno della Laguna di Venezia meridionale.

I campionamenti hanno interessato vari siti e habitat presenti in laguna, dalle zone di barena più interne al canale della bocca di porto, in maniera da ottenere un ampio quadro di distribuzione della specie.

Un secondo obiettivo è stato quello di correlare la presenza di *M. leidy* ad alcuni parametri ambientali che variano da un sito di campionamento all'altro, come la temperatura dell'acqua e la profondità del fondale.

Un ulteriore obiettivo è stato quello di rilevare la presenza di *blooms* zooplanctonici della specie in relazione alle condizioni ambientali, in maniera da poter confermare oppure confutare quanto detto in letteratura a proposito delle condizioni che favoriscono le fioriture di *M. leidy*.

### 3. MATERIALI E METODI

I campionamenti sono stati effettuati in Laguna di Venezia meridionale, mediante l'utilizzo della barca della Stazione Idrobiologica di Chioggia del Dipartimento di Biologia dell'Università degli Studi di Padova.

La Laguna di Venezia è la più grande in Italia (550 km<sup>2</sup>) e si estende tra la foce del Sile a Nord e quella del Brenta a Sud. È collegata al Mar Adriatico attraverso tre bocche di porto: Lido, Malamocco e Chioggia (Brambati et al., 2003). La Laguna Sud è caratterizzata da una profondità generalmente bassa, dove l'escursione di marea è di circa 1 metro (Carniello et al., 2009). Il bacino è soggetto ad erosione: la corrente generata dalla marea è in grado di risospingere il sedimento solamente a livello delle bocche di porto – costituite da canali più profondi – mentre la risospensione a livello dei fondali più bassi avviene ad opera delle onde create dal vento (Carniello et al., 2005).

A differenza del bacino settentrionale della Laguna di Venezia, quello meridionale presenta barene distribuite verso l'interno. Inoltre, la perdita di sedimento attraverso le bocche di porto di Chioggia o Malamocco è abbastanza consistente, in quanto il percorso che le particelle devono seguire per uscire dalla laguna ed entrare in mare è più breve rispetto a quello in Laguna Nord (Carniello et al., 2009). Il fondale della Laguna Sud è composto prevalentemente da sabbia, il cui contenuto varia notevolmente a seconda della profondità. Limo e argilla compongono circa il 15% del sedimento (Amos et al., 2010).

L'ambiente lagunare potrebbe costituire un ambiente di rifugio invernale per *M. leidy*, in quanto durante i periodi freddi le popolazioni persistono in aree con le seguenti caratteristiche (Costello et al., 2006a):

- ridotti scambi di acque con le aree circostanti
- ridotte variazioni di salinità
- abbondante produzione zooplanctonica
- parametri ambientali favorevoli alla sopravvivenza di *M. leidy*.

Uno studio effettuato da Marchessaux e altri colleghi del 2020 ha dimostrato come il sottobacino di Vaine nella Laguna di Berre nel Sud della Francia costituisca un'area di rifugio in cui la popolazione di *M. leidy* persiste anche in inverno.

Durante questa tesi, sono stati effettuati quattro campionamenti in giugno e luglio (6/06/22, 22/06/22, 6/07/22 e 26/07/22, dalle 14 alle 18 circa), mesi nei quali questa specie è presente (Piccardi, 2020).

Durante i campionamenti è stato seguito un percorso che va dalla barena interna alla bocca di porto di Chioggia, in quanto si è voluta valutare la presenza di *M. leidy* in relazione ai diversi ambienti lagunari e ai differenti parametri ambientali. Sono stati consultati i grafici della marea astronomica a Venezia in modo da scegliere i giorni di campionamento caratterizzati da marea crescente ed entrante: con marea crescente aumenta l'influsso d'acqua all'interno della laguna e ci si può

assicurare che gli individui di *M. leidy* non vengano sospinti dalle correnti verso il mare.

I campionamenti sono stati eseguiti trascinando un retino da plancton (bongo-net) dalla barca in movimento a una velocità di 1.2 nodi (2 km/h) per 5 minuti. Ogni sito di campionamento dista da quello successivo circa 250 m e in totale i siti sono 15 (nella mappa Fig. 2 numerati da A ad O).

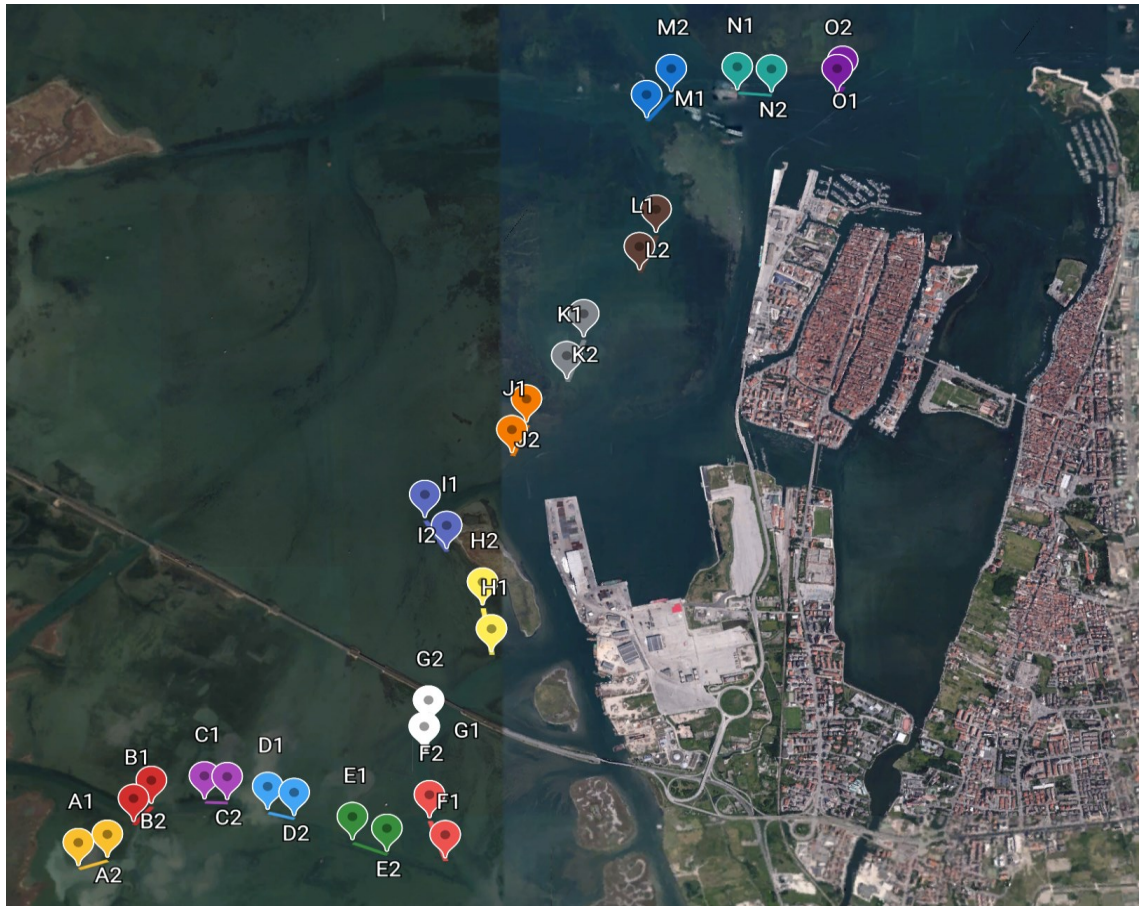


Figura 2 - Mappa realizzata utilizzando Google Earth che rappresenta i siti di campionamento in Laguna Sud. I diversi colori rappresentano i diversi transetti effettuati con il bongo-net.

Il bongo-net è un particolare retino da plancton, costituito da due bocche di 18 cm di diametro che confluiscono in due bicchierini in cui viene raccolto il materiale filtrato. Il vuoto di maglia delle due reti è rispettivamente di 200  $\mu\text{m}$  e 300  $\mu\text{m}$  (Fig. 3).

Per ogni campionamento è stato trascinato il bongo-net a una profondità di circa 50 cm in modo da catturare gli individui di *M. leidy*, che tendono a trovarsi in superficie. Alla fine della retinata, gli eventuali individui catturati sono stati prelevati dai bicchierini del bongo-net e successivamente contati, per poi venire misurati grazie all'aiuto di un calibro, che ha permesso di ottenerne la lunghezza e la larghezza.

I parametri ambientali – salinità, temperatura, percentuale di saturazione dell'ossigeno, concentrazione di ossigeno (mg/L) – sono stati misurati per ogni sito

di campionamento sia ad inizio che a fine retinata mediante l'utilizzo di una sonda multiparametrica "HANNA".

Per misurare la profondità del fondale è stato utilizzato l'ecoscandaglio presente nella barca.



Figura 3 - Bongo-net utilizzato per effettuare i campionamenti

Il bongo-net utilizzato è munito di flussometro, uno strumento che permette la misurazione del volume di acqua filtrato durante la retinata, in quanto è costituito da un'elica e da un contatore di giri effettuati dall'elica.

La formula utilizzata per calcolare il volume di acqua filtrato (in L) è:

$$0.3 \times (A2 - A1) \times A_{cerchio}$$

dove:

$$A2 - A1 = \text{numero di giri}$$

$$A_{cerchio} = r^2 \times \pi = 0.09^2 \times \pi = 0.025434 \text{ m}^2$$

Il volume di acqua filtrato (L) è stato utilizzato per calcolare il rapporto *M. leidy*/L: è da precisare che il risultato è stato moltiplicato per 10, in maniera da rendere più effettiva la lettura dei numeri. Da qui in poi *M. leidy*/L×10 sarà indicato come *M. leidy*/L, in modo da semplificare l'analisi.

Per effettuare l'analisi dei dati ottenuti dai campionamenti è stato utilizzato il software Microsoft® Excel® per Microsoft 365 MSO (Versione 2206 Build 16.0.15330.20260) a 64 bit.

#### 4. RISULTATI

È stata effettuata una statistica descrittiva per quanto riguarda la media dei parametri ambientali misurati con la sonda multiparametrica (temperatura, salinità, concentrazione di O<sub>2</sub>, percentuale di saturazione di O<sub>2</sub>) relativi alle 4 giornate di campionamento, i cui risultati sono riportati nella seguente tabella:

Tabella 1 - Statistica descrittiva

DATA		T (°C)	SALINITA' (PSU)	O <sub>2</sub> mg/L	% SAT
06/06/22	<b>MEDIA</b>	26.430	35.591	7.841	117.563
	<b>±DEV. ST.</b>	2.109	0.366	1.134	20.232
22/06/22	<b>MEDIA</b>	26.477	36.265	8.011	116.517
	<b>±DEV. ST.</b>	0.931	0.611	0.883	13.089
06/07/22	<b>MEDIA</b>	28.491	36.955	7.658	120.567
	<b>±DEV. ST.</b>	0.695	0.247	1.568	25.758
26/07/22	<b>MEDIA</b>	30.344	37.935	8.798	144.48
	<b>±DEV. ST.</b>	0.730	0.893	1.289	21.285

Si può notare come con l'avanzare della stagione estiva la temperatura dell'acqua aumenti gradualmente: a giugno la temperatura era di ~26°C, mentre a fine luglio è arrivata a 30°C.

La salinità riflette l'assenza delle precipitazioni e dell'evaporazione: è osservabile un sostanziale aumento, da ~35.5 a quasi 38.

A livello di singolo campionamento giornaliero è stata correlata l'abbondanza di *M. leidy*/L ai parametri ambientali più variabili tra i diversi siti (A-O), cioè temperatura e profondità.

La salinità, infatti, non è stata presa in considerazione in quanto sostanzialmente costante da un sito di campionamento all'altro, come dimostrato dai seguenti grafici (Fig. 4, 5, 6, 7).

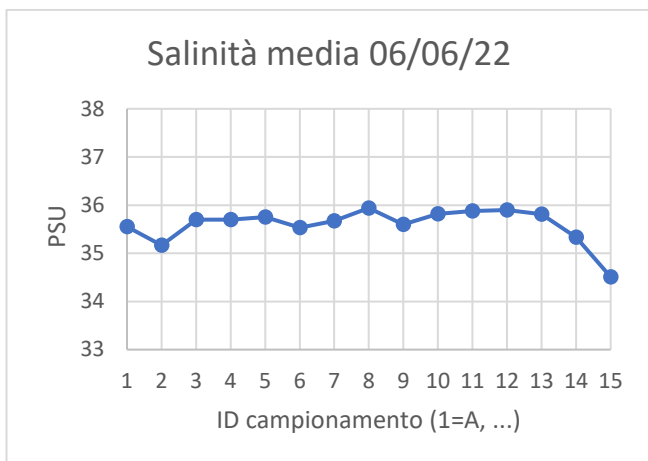


Figura 4 - Salinità media del 06/06/22. Sull'asse delle ascisse è rappresentato l'ID del campionamento, sull'asse delle ordinate è rappresentata la salinità espressa in PSU.

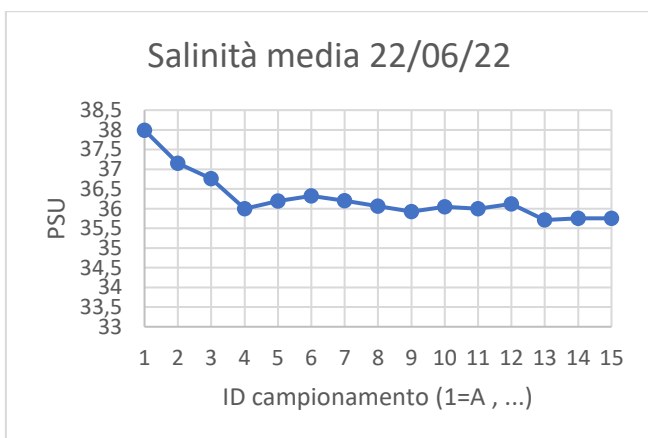


Figura 5 - Salinità media del 22/06/22. Sull'asse delle ascisse è rappresentato l'ID del campionamento, sull'asse delle ordinate è rappresentata la salinità espressa in PSU.

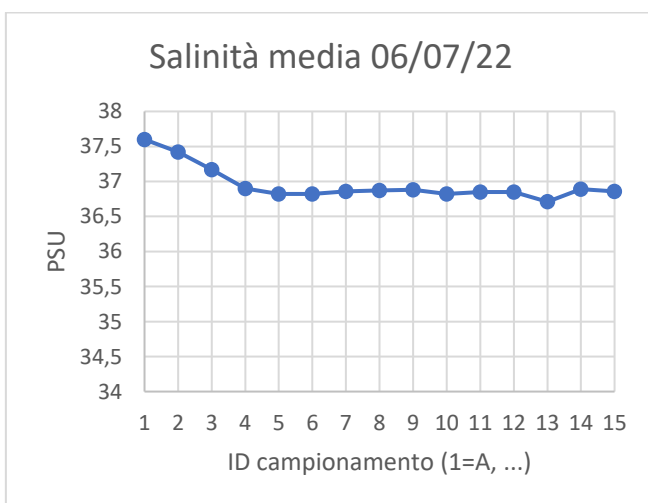


Figura 6 - Salinità media del 06/07/22. Sull'asse delle ascisse è rappresentato l'ID del campionamento, sull'asse delle ordinate è rappresentata la salinità espressa in PSU.



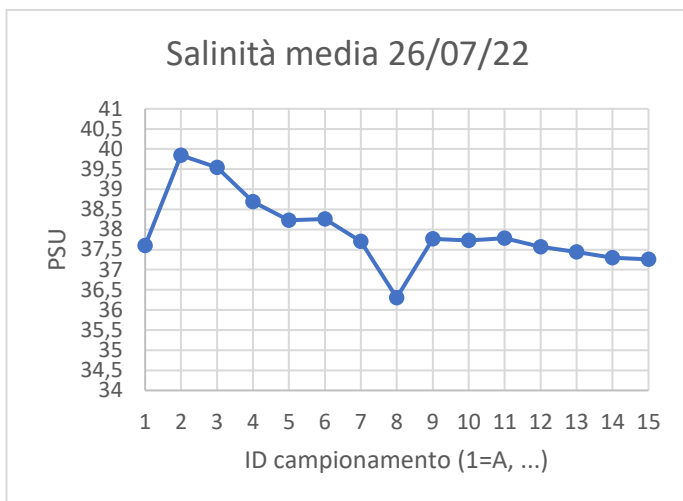


Figura 7 - Salinità media del 26/07/22. Sull'asse delle ascisse è rappresentato l'ID del campionamento, sull'asse delle ordinate è rappresentata la salinità espressa in PSU.

La temperatura ha mostrato in tutti i campionamenti una maggiore variabilità e valori tendenzialmente maggiori nei transetti più vicini alle zone interne, come dimostrato dai seguenti grafici. Si può inoltre notare un trend stagionale di innalzamento della T media a causa dell'incremento della radiazione solare e delle T atmosferiche (Fig. 8, 9, 10, 11).

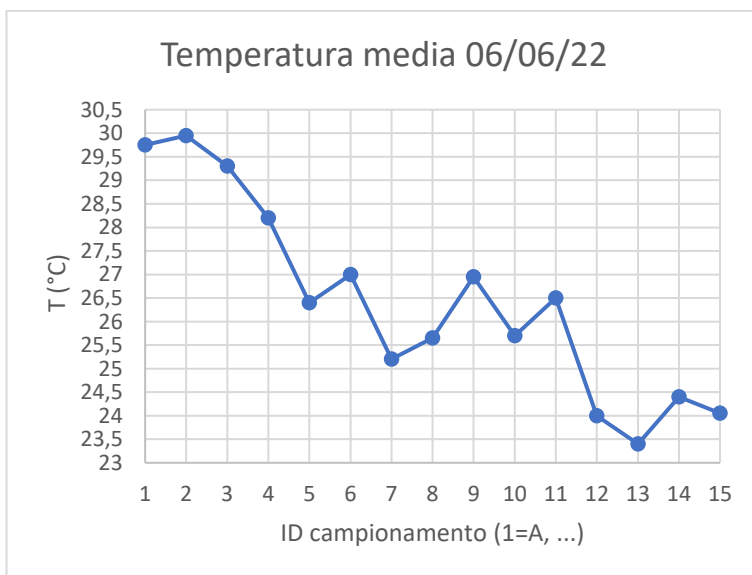


Figura 8 - Temperatura media del 06/06/22. Sull'asse delle ascisse è rappresentato l'ID del campionamento, sull'asse delle ordinate la temperatura espressa in °C.

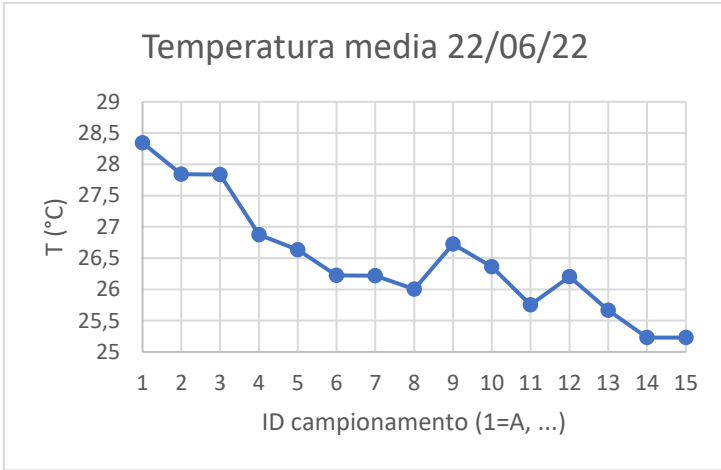


Figura 9 - Temperatura media del 22/06/22. Sull'asse delle ascisse è rappresentato l'ID del campionamento, sull'asse delle ordinate la temperatura espressa in °C.

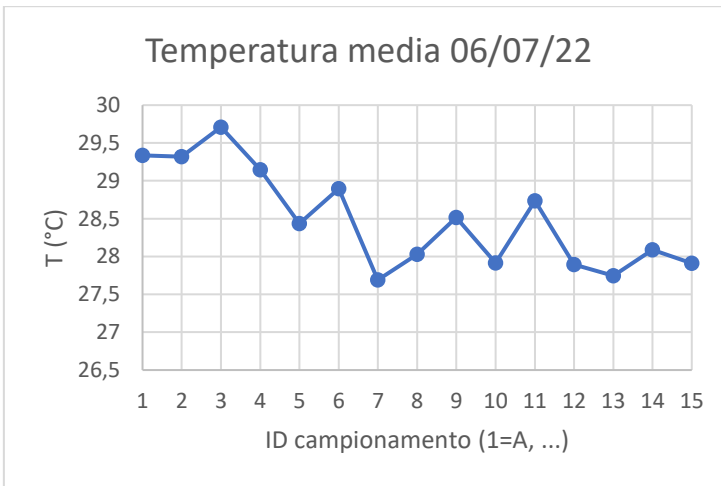


Figura 10 - Temperatura media del 06/07/22. Sull'asse delle ascisse è rappresentato l'ID del campionamento, sull'asse delle ordinate la temperatura espressa in °C.

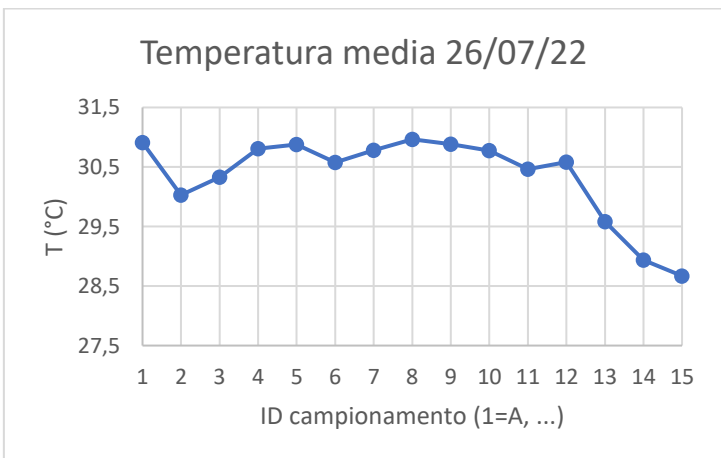


Figura 11 - Temperatura media del 26/07/22. Sull'asse delle ascisse è rappresentato l'ID del campionamento, sull'asse delle ordinate la temperatura espressa in °C.

Anche la profondità è variabile da un sito di campionamento all'altro (Fig. 12): a livello dei primi siti localizzati nelle barene la profondità risulta compresa tra 0.5 e 1.5 m, mentre le profondità maggiori si trovano a livello del canale della bocca di porto di Chioggia (~13 m).

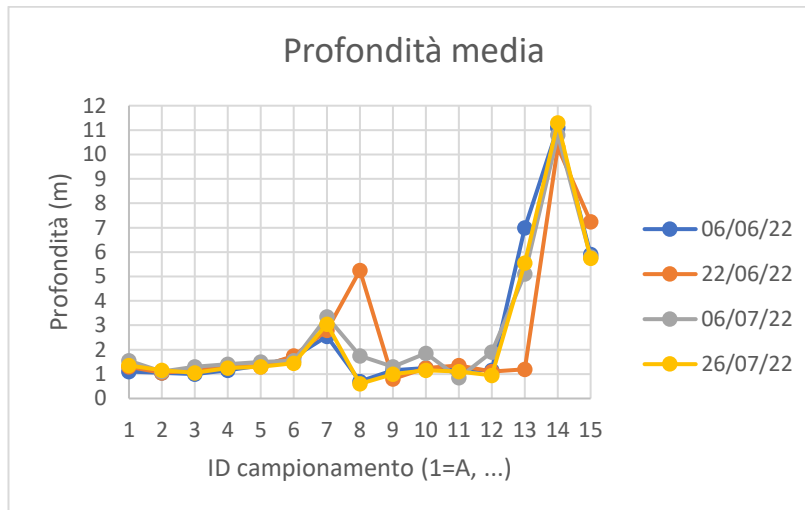


Figura 12 - Profondità media dei 15 siti di campionamento. Sull'asse delle ascisse è indicato l'ID del campionamento, su quello delle ordinate la profondità espressa in metri.

La correlazione tra il numero di *M. leidy*/L e la temperatura superficiale dell'acqua ha permesso di mettere in evidenza come gli organismi si concentrassero maggiormente in corrispondenza di temperature comprese tra 27.7 e 29.6°C (Fig. 13).

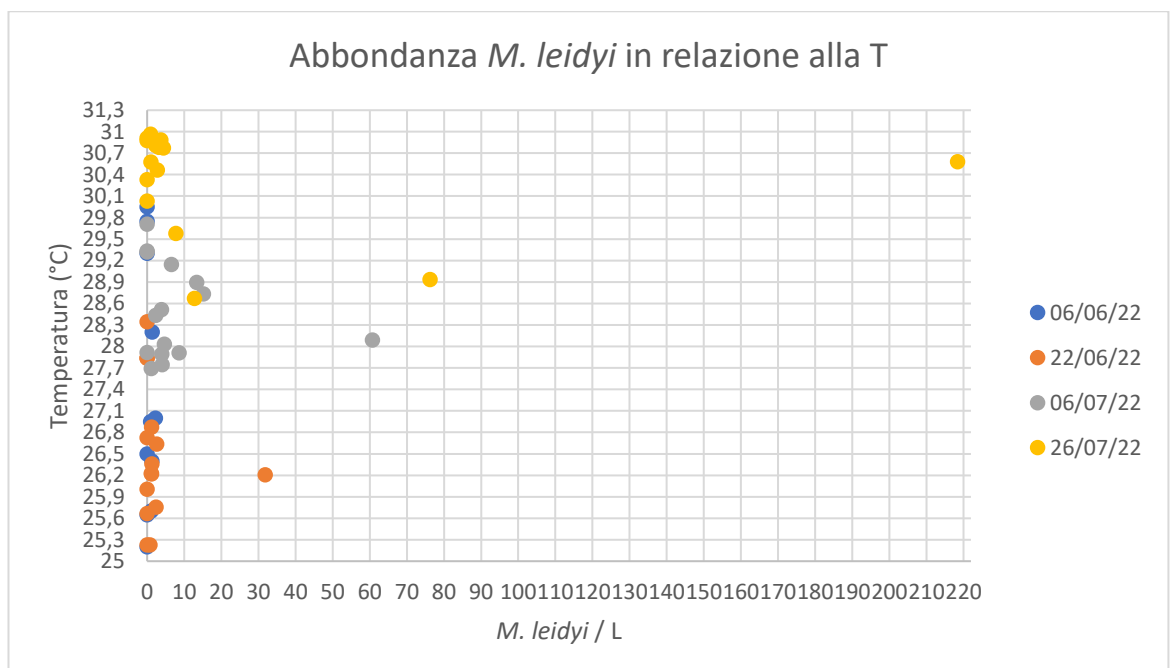


Figura 13 - Grafico che mostra l'abbondanza di *M. leidy*/L in relazione alla temperatura media. Sull'asse delle ascisse è rappresentato il numero di *M. leidy* per litri di acqua filtrata, sull'asse delle ordinate la temperatura espressa in °C.

Il dato 218.430 (*M. leidy*/L) non è considerabile veritiero, in quanto il flussometro ha segnato solamente 3 giri e con molta probabilità si è trattato di un malfunzionamento dello strumento.

Per quanto riguarda la profondità, si può notare un range di presenza di *M. leidy* abbastanza ampio (Fig. 14): sono stati catturati più spesso individui in corrispondenza di fondali poco profondi (da 1 a 3 m), ma anche in corrispondenza di fondali intermedi (da 5 a 6 m) e di canali più profondi (da 10.5 a 11.4 m).

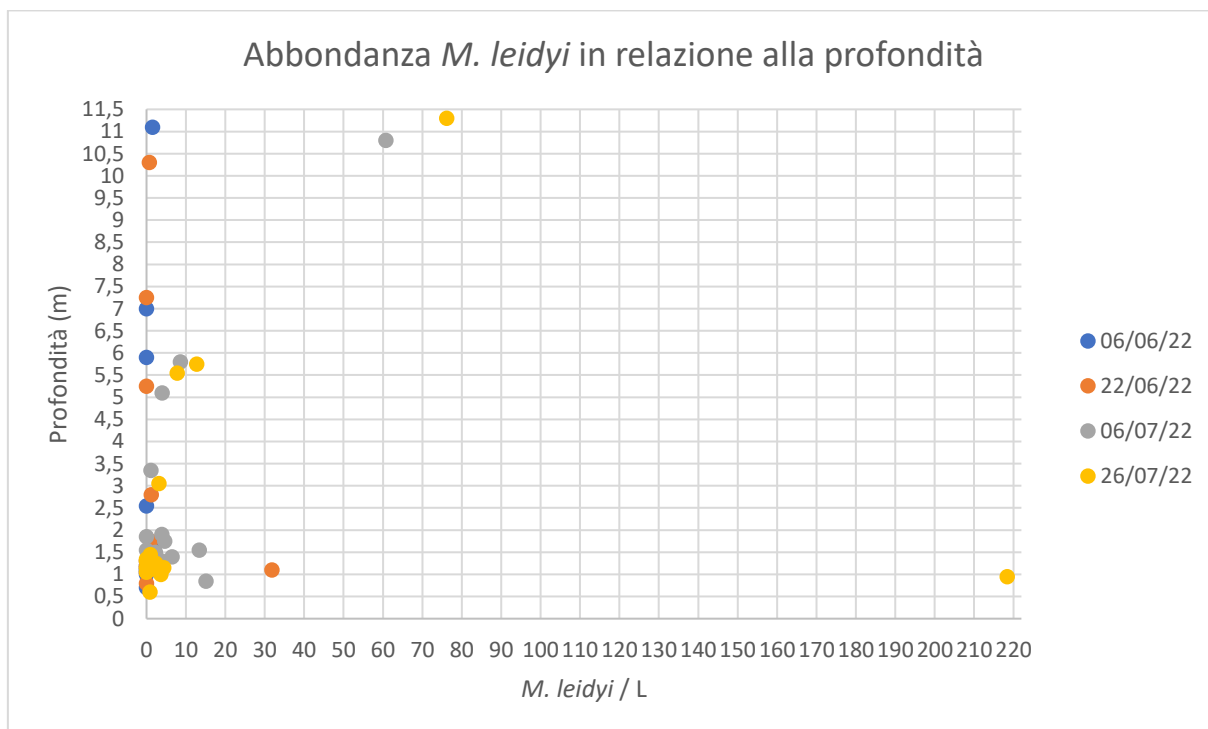


Figura 14 - Grafico che mostra l'abbondanza di *M. leidy*/L in relazione alla profondità media. Sull'asse delle ascisse è rappresentato il numero di *M. leidy* per litri di acqua filtrata, sull'asse delle ordinate la profondità espressa in metri.

Sono state inoltre effettuate delle misurazioni della taglia degli organismi campionati in relazione alla giornata di campionamento, per poter comprendere in che stadio del ciclo biologico la popolazione di *M. leidy* si trovasse.

Innanzitutto, è stata eseguita un'analisi di correlazione tra la lunghezza e la larghezza dell'individuo, utilizzando la funzione CORRELAZIONE di Microsoft Excel. Più il risultato si avvicina a +1, più la correlazione risulta positiva. I risultati ottenuti dai calcoli hanno dimostrato in tutti i casi una elevata correlazione, come mostrato in seguito:

- dati del 06/06 → 0.868
- dati del 22/06 → 0.777
- dati del 06/07 → 0.880
- dati del 26/07 → 0.892

Alla luce di questo, per eseguire le analisi di frequenza di taglia di *M. leidyi* è stata presa in considerazione la lunghezza dell'organismo.

I risultati hanno dimostrato come ad inizio giugno fossero più frequenti pochi individui di taglia intermedia: le dimensioni erano comprese tra i 3.3 e i 6.1 cm, con la frazione più abbondante compresa tra 5.5-5.7 cm (Fig. 15).

Verso la fine di giugno la taglia era compresa tra i 4.5 e i 9.9 cm, con dominanza della frazione 7.2-7.5 cm (Fig. 16).

A inizio luglio sono stati catturati individui di dimensioni molto più variabili, da 0.5 a 8.6 cm. La frazione dominante risulta quella 2.9-3.2 cm (Fig. 17).

Anche a fine luglio i risultati hanno dimostrato estrema variabilità nella taglia, gli individui erano compresi tra 0.5 e 9.8 cm. La frazione più abbondante è risultata 5.9-6.2 cm (Fig. 18).

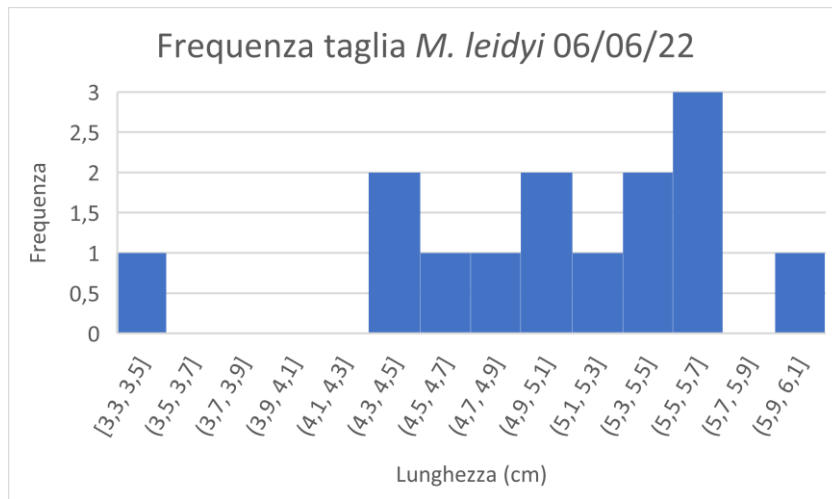


Figura 15 - Istogramma che rappresenta la frequenza delle classi di taglia di *M. leidyi* raccolti durante il campionamento del 06/06/22. Sull'asse delle ascisse sono rappresentate le classi di lunghezza degli individui (espresse in cm), sull'asse delle ordinate è rappresentata la frequenza delle suddette classi di lunghezza.

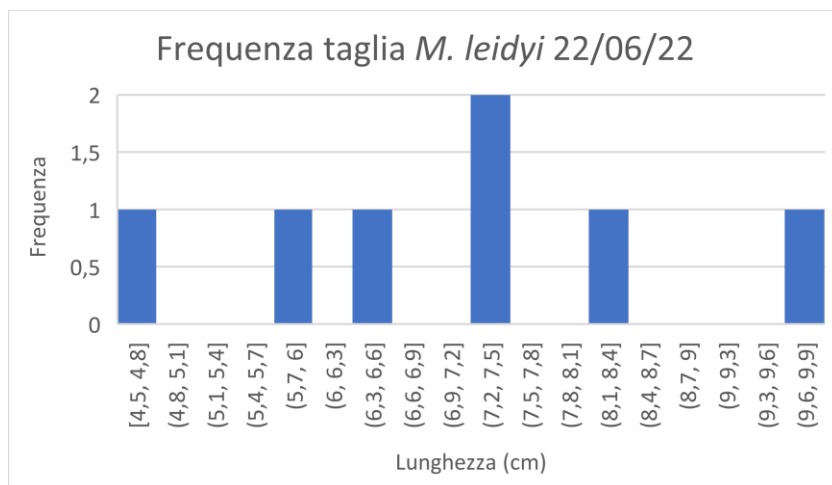


Figura 16 - Istogramma che rappresenta la frequenza delle classi di taglia di *M. leidyi* raccolti durante il campionamento del 22/06/22. Sull'asse delle ascisse sono rappresentate le classi di lunghezza degli individui (espresse in cm), sull'asse delle ordinate è rappresentata la frequenza delle suddette classi di lunghezza.

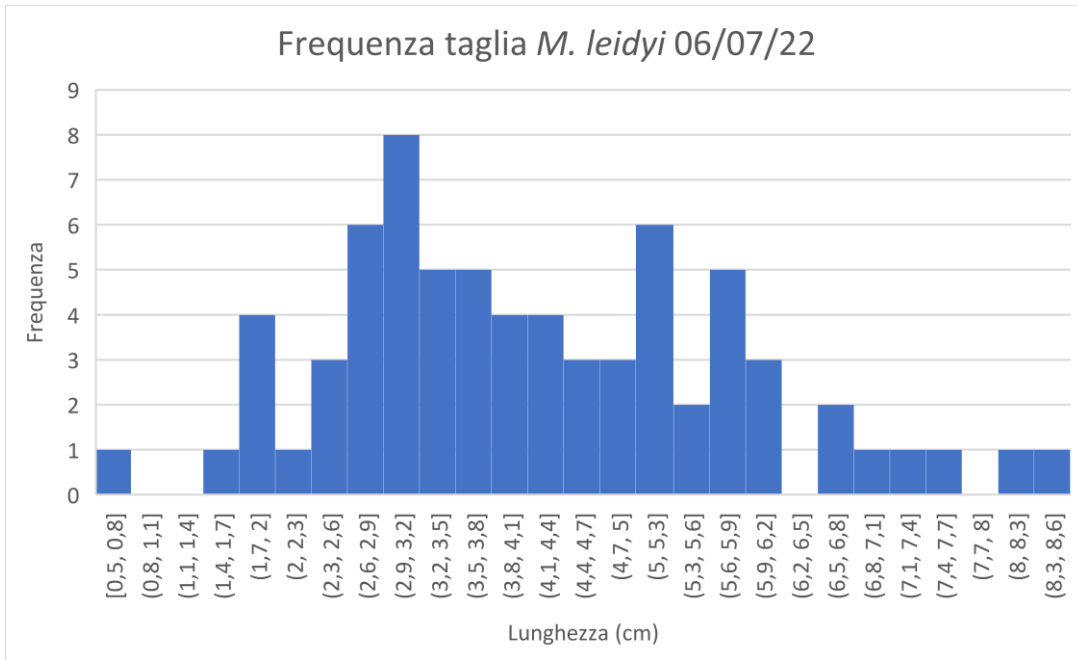


Figura 17 - Istogramma che rappresenta la frequenza delle classi di taglia di *M. leidy* raccolti durante il campionamento del 06/07/22. Sull'asse delle ascisse sono rappresentate le classi di lunghezza degli individui (espresse in cm), sull'asse delle ordinate è rappresentata la frequenza delle suddette classi di lunghezza.

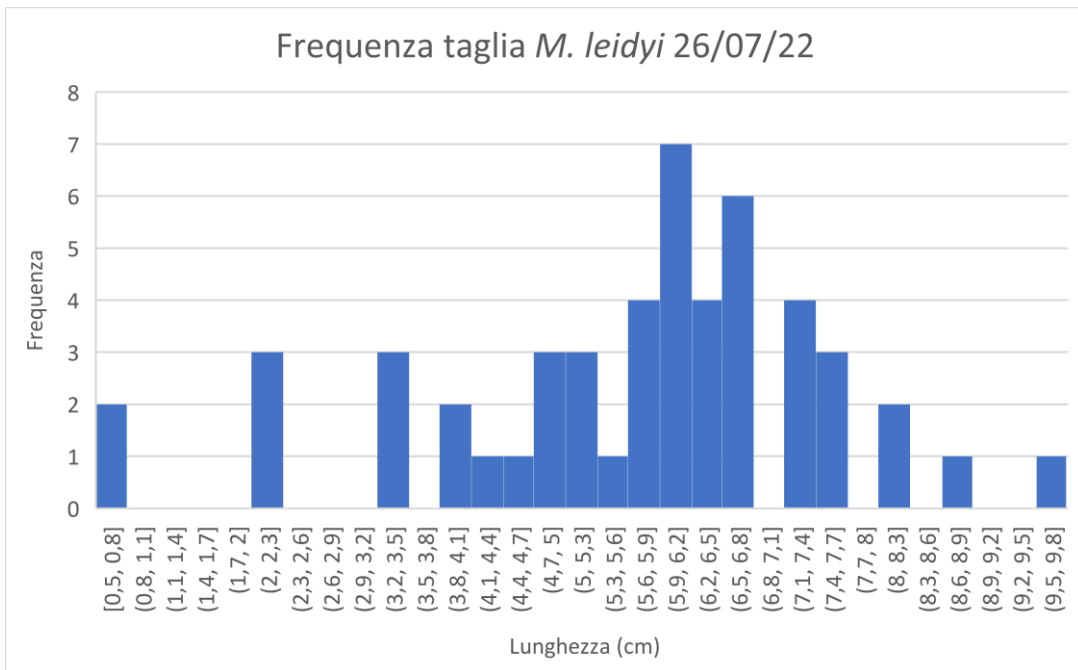


Figura 18 - Istogramma che rappresenta la frequenza delle classi di taglia di *M. leidy* raccolti durante il campionamento del 26/07/22. Sull'asse delle ascisse sono rappresentate le classi di lunghezza degli individui (espresse in cm), sull'asse delle ordinate è rappresentata la frequenza delle suddette classi di lunghezza.

Sono state costruite delle mappe che rappresentano l'abbondanza di *M. leidy* (*M. leidy*/L) nei diversi siti di campionamento.

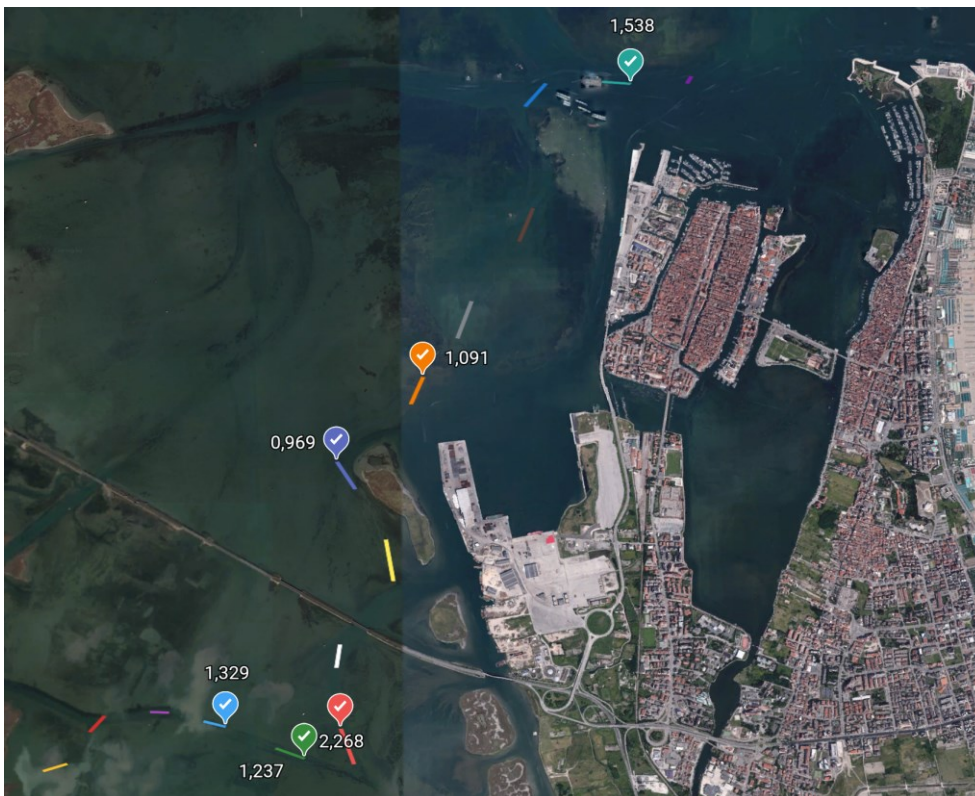


Figura 19 - Mappa realizzata utilizzando Google Earth che rappresenta M. leidy/L nei siti di campionamento (06/06/22)

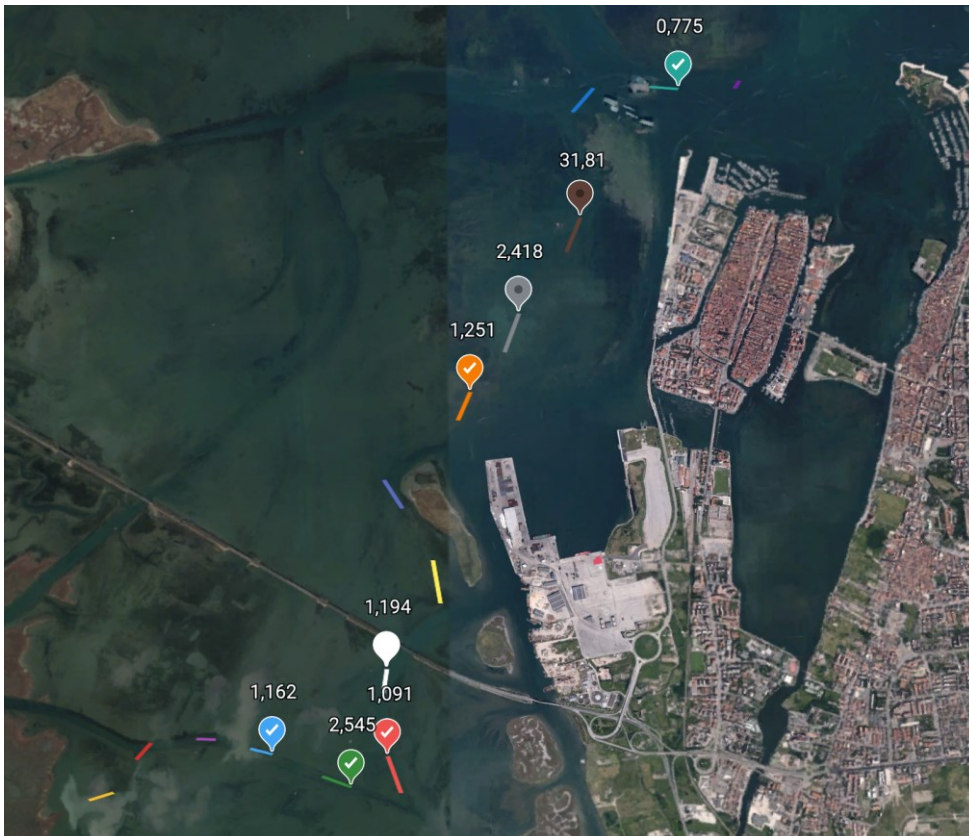


Figura 20 - Mappa realizzata utilizzando Google Earth che rappresenta M. leidy/L nei siti di campionamento (22/06/22)

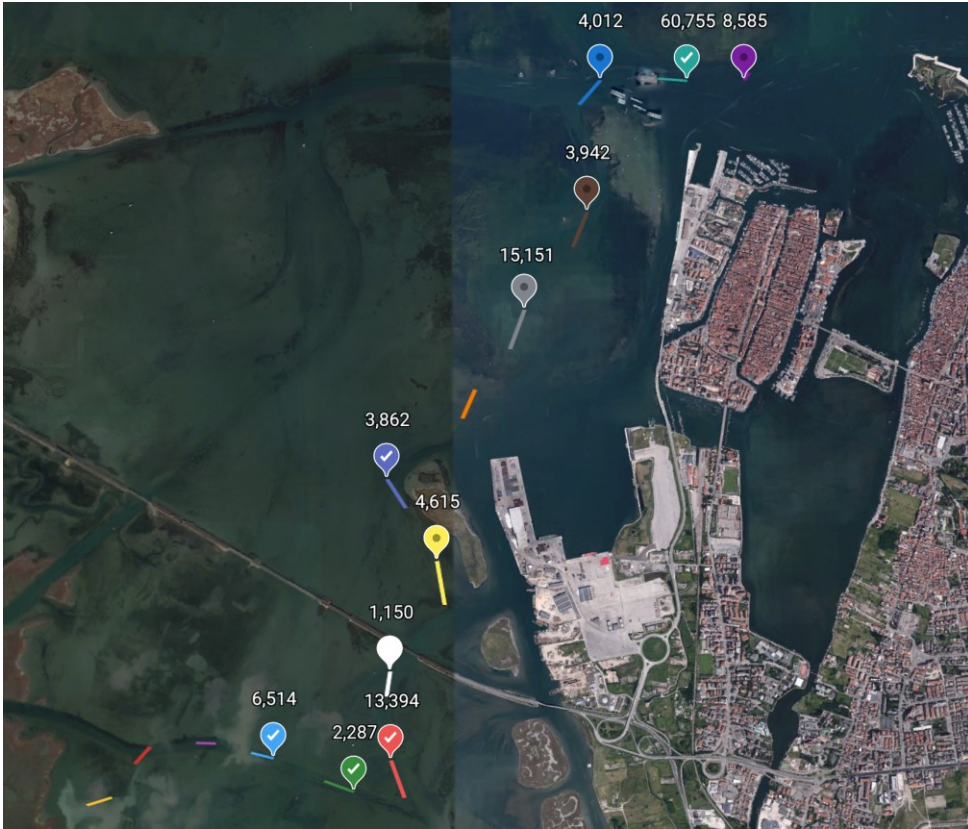


Figura 21 - Mappa realizzata utilizzando Google Earth che rappresenta *M. leidy/L* nei siti di campionamento (06/07/22)

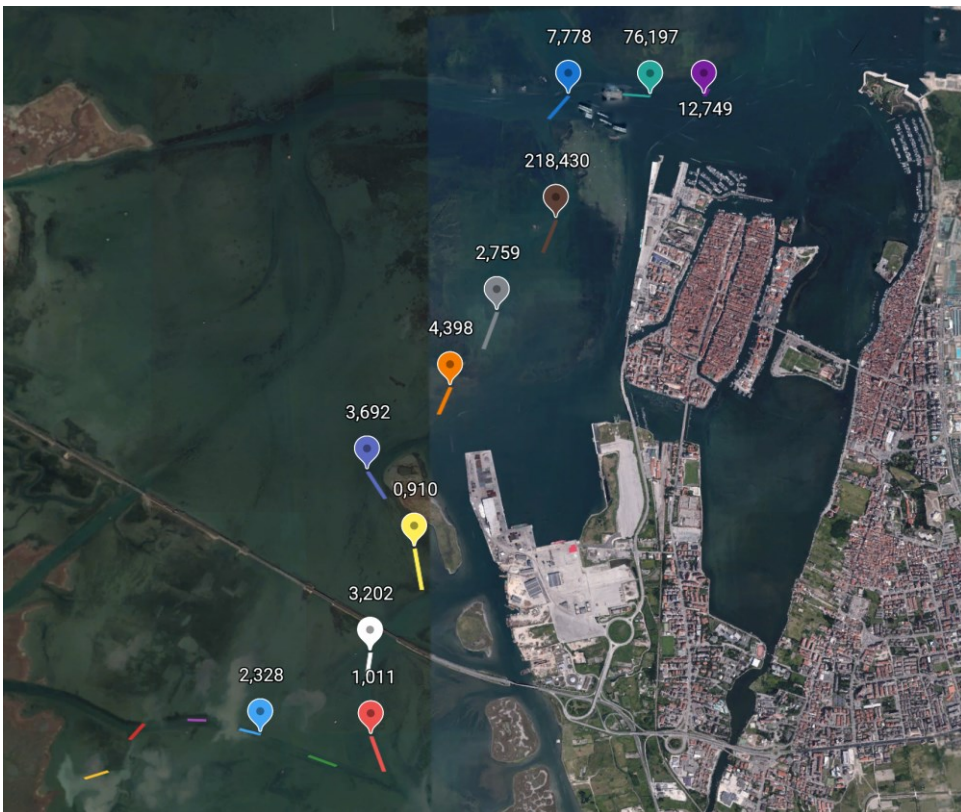


Figura 22 - Mappa realizzata utilizzando Google Earth che rappresenta *M. leidy/L* nei siti di campionamento (26/07/22)



I risultati del 06/06/22 evidenziano la presenza di *M. leidy* tra i siti D e J e a livello del canale della bocca di porto (sito N), come rappresentato nella Fig. 19.

Il 22/06/22 si nota una presenza abbastanza uniforme tra i siti D e G e tra i siti J e N, con un'abbondanza maggiore (31.81) a livello del sito L (Fig. 20).

Il 06/07/22 l'abbondanza degli individui aumenta considerevolmente, così come le aree da loro occupate: numeri elevati si trovano in corrispondenza dei siti D-I e K-O. I valori maggiori di *M. leidy*/L riguardano il sito K e i siti situati nel canale che conduce alla bocca di porto (N e O), come mostrato nella Fig. 21.

Il 26/07/22 *M. leidy* risulta largamente presente in tutta la laguna, ad eccezione delle barene più interne: abbondanze maggiori si localizzano a livello dei siti G, I, J e del canale della bocca di porto (M, N, O), come mostrato in Fig. 22.

Il dato relativo al sito L è con grande probabilità non rappresentativo dell'effettiva presenza di *M. leidy*, in quanto il flussometro ha segnato solamente 3 giri e questo fa ipotizzare un malfunzionamento dello strumento (come un blocco dell'elica causato da intasamento da parte di materiale algale).

## 5. DISCUSSIONE

Questo lavoro ha messo in evidenza l'occorrenza di *M. leidy* sin da inizio giugno. La misurazione dei parametri ambientali a livello dei siti di campionamento ha permesso di trarre alcune considerazioni sull'occorrenza di *M. leidy*. Si è registrata la presenza di *M. leidy* a temperature comprese tra 25°C e 31°C. Tuttavia, è stato possibile individuare una fascia di temperature nella quale si sono registrate le massime abbondanze di *M. leidy*, quella tra i 27.7°C e i 29.6°C. I risultati sono in linea con quelli di altri campionamenti eseguiti nell'Adriatico settentrionale dove, tra luglio e dicembre 2016, è stata registrata la presenza di *M. leidy* a temperature che raggiungevano i 29°C, anche in aree lagunari (Malej et al., 2017).

Per quanto riguarda la profondità, *M. leidy* è stata catturata in aree caratterizzate da fondali profondi da 1 m a 11.4 m. Bisogna ricordare che il bongo-net veniva calato sempre alla stessa profondità durante i campionamenti, ma è interessante considerare la profondità delle aree campionate in quanto potrebbero essere interessate da maggiori o minori flussi d'acqua in grado di influenzare la presenza di *M. leidy*. Le abbondanze maggiori sono state registrate in corrispondenza di profondità pari a 1.2 m, 5.7 m, 10.9 m e 11.3 m. Non è evidente un pattern chiaro di distribuzione degli individui in relazione alla profondità media, è quindi ipotizzabile una distribuzione determinata perlopiù dalle correnti di marea.

*M. leidy* non è stata campionata in nessun caso nelle aree di barena più interne e questo fa ipotizzare un habitat non adatto per lo sviluppo e la riproduzione della specie. Non si può escludere l'utilizzo di questo habitat in periodi diversi da quello di campionamento, per esempio in inverno, come zona di rifugio con la funzione di garantire la sopravvivenza della specie durante i mesi più freddi; durante i periodi di massimo sviluppo, invece, sembra che *M. leidy* prediliga zone a corrente maggiore, come il canale della bocca di porto di Chioggia. Un'altra spiegazione possibile è che durante quest'anno non ci siano state correnti abbastanza forti da trasportare gli individui verso la porzione di laguna più interna.

Le altre aree di laguna campionate, invece, hanno sempre fatto registrare la presenza di *M. leidy*, che è andata ad aumentare con l'avanzare dell'estate. I siti più interessati dai *blooms* estivi risultano quelli davanti alla città di Chioggia e quelli situati in corrispondenza del canale che porta alla bocca di porto di Chioggia. Le fioriture di *M. leidy* sono avvenute come precedentemente dimostrato da altri studi, cioè quando le temperature dell'acqua si sono alzate fino ai 29°C: valori molto alti, infatti, aumentano la capacità di riproduzione della specie (Purcell et al., 2001).

L'accumulo degli individui in corrispondenza della porzione di laguna più esterna e vicina al collegamento con il mare fa ipotizzare che *M. leidy* sia molto soggetta ai ritmi mareali, che provocano un continuo scambio di acqua tra la laguna e il mare. È importante sottolineare, a tal proposito, che i campionamenti sono stati effettuati in condizioni di marea simili: durante i primi tre (06/06, 22/06, 06/07) la

marea era crescente ed entrante, mentre il 26/07 la marea era uscente fino alle 16.30 per poi diventare entrante.

L'analisi della frequenza di taglia degli individui è un altro punto focale di questa tesi, perché viene dimostrato l'andamento del ciclo vitale della popolazione lagunare.

Durante il mese di giugno, infatti, è possibile notare come gli individui campionati rappresentino adulti in fase di crescita: le dimensioni sono infatti relativamente grandi e vanno dai 3.3 ai 9.9 cm.

La classe di taglia più frequente a inizio mese è 5.5-5.7 cm, mentre a fine mese è 7.2-7.5 cm: è evidente un aumento della taglia degli esemplari catturati, probabilmente dovuto a condizioni ambientali e trofiche ideali per l'accrescimento e per la successiva riproduzione di *M. leidy*.

Infatti, i risultati di una riproduzione avvenuta con successo sono dimostrati dai campionamenti avvenuti in luglio, in cui sono stati catturati individui giovanili dalle dimensioni molto contenute, cioè da 0.5 a 2.3 cm.

Aver trovato individui giovanili dalle ridotte dimensioni sia a inizio mese che a fine mese suggerisce che siano avvenuti almeno due eventi di massa di rilascio e successiva fecondazione di uova (fioritura o *bloom*).

Tra il primo campionamento del mese e l'ultimo, inoltre, è osservabile uno spostamento delle frequenze di taglia verso valori più elevati: ciò dimostra come anche l'accrescimento degli individui sia avvenuto con successo, grazie alla disponibilità alimentare e alle condizioni ambientali favorevoli, come presumibilmente il mantenimento di alte temperature nelle acque della laguna.

## 6. CONCLUSIONE

Da questo lavoro sono emersi alcuni punti rilevanti. Innanzitutto, il più significativo è quello relativo alla presenza di *blooms* estivi a partire dal mese di luglio, in quanto sono stati catturati individui giovanili dalle contenute dimensioni solo durante questo periodo.

In secondo luogo, si può ipotizzare un range di temperature più favorevoli alla presenza di *M. leidy*: i dati in possesso suggeriscono un range di temperature ideali che va dai 27.7°C ai 29.6°C, dati in linea con quanto dimostrato dallo studio effettuato da Malej e colleghi nel 2017 nel Mar Adriatico settentrionale.

Non è stato possibile evidenziare, invece, una correlazione tra la profondità del fondale e la presenza della specie. È ipotizzabile una distribuzione legata perlopiù alle correnti di marea.

Sicuramente saranno necessari ulteriori studi in futuro con un arco temporale più ampio per comprendere al meglio le dinamiche di popolazione e l'intero ciclo riproduttivo di *M. leidy* all'interno della Laguna di Venezia.

Un'altra ipotesi di studio potrebbe essere quella di capire se la laguna rappresenti un'area di rifugio per la specie durante i mesi invernali più freddi.

## BIBLIOGRAFIA

Amos, C. L., Umgiesser, G., Ferrarin, C., Thompson, C. E. L., Whitehouse, R. J. S., Sutherland, T.F., Bergamasco, A., 2010. *The erosion rates of cohesive sediments in Venice lagoon, Italy*. Continental Shelf Research, Volume 30, Issue 8, Pages 859-870

Anninsky, B. E., Finenko, G. A., Abolmasova, G. I., Hubareva, E. S., Svetlichny, L. S., Bat, L., Kideys, A. E., 2005. *Effect of starvation on the biochemical compositions and respiration rates of ctenophores Mnemiopsis leidyi and Beroe ovata in the Black Sea*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 85: 549–561

Bolte, S., Fuentes, V., Haslob, H., Huwer, B., Thibault-Botha, D., et al., 2013. *Population genetics of the invasive ctenophore Mnemiopsis leidyi in Europe reveal source-sink dynamics and secondary dispersal to the Mediterranean Sea*. Mar. Ecol. Prog. Ser.

Brambati, A., Carbognin, L., Quaia, T., Teatini, P., Tosi, L., 2003. *The Lagoon of Venice: geological setting, evolution and land subsidence*. Episodes; 26:264-268

Breitburg, D. L., Pihl, L., Kolesar, S. E., 2001. *Effects of low dissolved oxygen on the behavior, ecology and harvest of fishes: a comparison of the Chesapeake Bay and Baltic–Kattegat systems*. In: Rabalais, N.N., Turner, R.E. (eds) Coastal hypoxia: consequences for living resources and ecosystems. Coastal and Estuarine Studies, American Geophysical Union, Washington, DC, p 241–268

Cardin, V., Bensi, M., Pacciaroni, M., 2011. *Variability of water mass properties in the last two decades in the South Adriatic Sea with emphasis on the period 2006–2009*. Cont. Shelf Res. 31, 951–965

Carniello, L., Defina, A., D'Alpaos, L., 2009. *Morphological evolution of the Venice lagoon: Evidence from the past and trend for the future*. Journal of Geophysical Research: Earth Surface, Volume 114, Issue F4

Carniello, L., Defina, A., Fagherazzi, S., D'Alpaos, L., 2005. *A combined wind wave–tidal model for the Venice lagoon, Italy*. J. Geophys. Res., 110, F04007

Costello, J. H., Loftus, R., Waggett, R., 1999. *The influence of prey detection on capture success by the ctenophore Mnemiopsis leidyi feeding upon adult Acartia tonsa and Oithona colcarva copepods*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 191, 207-216

Costello, J. H., Sullivan, B. K., Gifford, D. J., Van Keuren, D., Sullivan, L. J., 2006a. *Seasonal refugia, shoreward thermal amplification and metapopulation dynamics of the ctenophore Mnemiopsis leidyi in Narragansett Bay, Rhode Island*. Limnology and Oceanography 51: 1819–1831

Costello, J. H., Sullivan, B. K., Gifford, D. J., 2006b. *A physical-biological interaction underlying variable phenological responses to climate change by coastal zooplankton*. Journal of Plankton Research 28: 1099–1105

- 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*. Springer Science+Business Media B.V. 2012. Hydrobiologia
- Dodson S. I. & Frey D. G., 2001. *Cladocera and other branchiopoda*. In: Thorp, J. H. and Covich, A. P., Eds., *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*, Academic Press, London, 850-914
- Fonda Umani, S., Franco, P., Ghirardelli, E., Malej, A., 1992. *Outline of oceanography and the plankton of the Adriatic Sea*. In: Colombo, G., Ferrari, I., Ceccherelli, V.U., Rossi, R. (Eds.), *Marine Eutrophication and Population Dynamics*. Olsen & Olsen, Fredesborg, pp. 347–365
- Galil, B. S., Gollasch, S., Minchin, D., Olenin, S., 2009. *Alien marine biota of Europe*. In *Handbook of Alien Species in Europe*. Edited by: DAISIE. Dordrecht: Springer; 2009:93-104
- Gallardo, B., Clavero, M., Sánchez M. I. and Vilà, M., 2016. *Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems*. *Global Change Biology*, 22: 151–163
- 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*, Volume 8, Issue 11
- Harbison, G. R., Madin, L. P., Swanberg, N. R., 1978. *On the natural history and distribution of oceanic ctenophores*. *Deep-Sea Research* 25: 233–256
- Havel, J. E., Kovalenko, K. E., Thomaz, S. M., et al., 2015. *Aquatic invasive species: challenges for the future*. *Hydrobiologia* 750: 147–170
- Heath, M. R., Speirs, D. C., Steele, J. H., 2014. *Understanding patterns and processes in models of trophic cascades*. *Ecology Letters*, 17: 101–114
- Jones, C.G., Lawton, J. H., Shachak, M., 1996. *Organisms as ecosystem engineers*. In: *Ecosystem Management* (ed. Lawson FB), pp. 130–147. Springer, New York, NY, USA
- Keller, R. P., Drake, J. M., Drew, M. B., Lodge, D. M., 2010. *Linking environmental conditions and ship movements to estimate invasive species transport across the global shipping network*. *Diversity and Distributions* 17.1: 93-102
- Keller, R. P., Geist, J., Jeschke, J. M., Kühn, I., 2011. *Invasive species in Europe: ecology, status, and policy*. *Environmental Sciences Europe* 23.1: 1-17
- Kettunen, M., Genovesi, P., Gollasch, S., Pagad, S., Starfinger, U., ten Brink, P., Shine, C., 2009. *Technical support to EU strategy on invasive alien species (IAS) - Assessment of the impacts of IAS in Europe and the EU*. Brussels: Institute for European Environmental Policy
- Kremer, P. & Reeve, M. R., 1989. *Growth dynamics of a ctenophore (Mnemiopsis) in relation to variable food supply. II. Carbon budgets and growth model*. *Journal of Plankton Research* 11: 553–574

Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., De Poorter, M., 2007. *100 Espèces Exotiques Envahissantes parmi les plus néfastes au monde. Une sélection de la Global Invasive Species Database*. In: Groupe de spécialistes des espèces envahissantes (Invasive Species Specialist Group—ISSG). Commission de la Sauvegarde des Espèces (CSE) de l'Union Mondiale pour la Nature (UICN, p. 12.)

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

Marchessaux, G., Faure, V., Chevalier, C., Thibault, D., 2020. *Refugia area for the ctenophore Mnemiopsis leidyi A. Agassiz 1865 in the Berre Lagoon (southeast France): The key to its persistence*. Regional Studies in Marine Science 39: 101409

Mianzan, H. W., Mari, N., Prenski, B., Sanchez, F., 1996. *Fish predation on neritic ctenophores from the Argentine continental shelf: a neglected food resource?* Fisheries Research 27: 69–79

Monteleone, D. M. & Duguay, L. E., 1988. *Laboratory studies of predation by the ctenophore Mnemiopsis leidyi on the early stages in the life history of the bay anchovy, Anchoa mitchilli*. Journal of Plankton Research 10.3: 359-372

Mooney H. A., & Cleland, E. E., 2001. *The evolutionary impact of invasive species*. Proc. Natl. Acad. Sci. 98, 5446–5451

Morello, E. B. & Arneri, E., 2009. *Anchovy and sardine in the Adriatic Sea — an ecological review*. In: Gibson, R.N., Atkinson, R.J.A., Gordon, J.D.M. (Eds.), Oceanography and Marine Biology. An Annual Review 47: 209–256

Nentwig, W., *Biological Invasion*, 2007, p. 2. Springer, Berlin, Heidelberg

Ordóñez, J., Armengol, J., Moreno-Ostos, E., Caputo, L., García, J. C., Marcé, R., 2010. *On non-Eltonian methods of hunting Cladocera, or impacts of the introduction of planktivorous fish on zooplankton composition and clear-water phase occurrence in a Mediterranean reservoir*. Hydrobiologia, 653, 119– 129

Pace, M. L., Cole, J. J., Carpenter, S. R., Kitchell, J. F., 1999. *Trophic cascades revealed in diverse ecosystems*. Trends in Ecology & Evolution, 14: 483–488

Piccardi, F., 2020. *Analisi dell'occorrenza e degli effetti sulla piccola pesca lagunare dello ctenoforo invasivo Mnemiopsis leidyi A. Agassiz, 1865 in Laguna di Venezia*.

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

Purcell, J. E., Uye, S. I., Lo, W. T., 2007. *Anthropogenic causes of jellyfish blooms and direct consequences for humans: a review*. Marine Ecology Progress Series 350: 153–174

- Rapoza, R., Novak, D., Costello, J. H., 2005. *Life-stage dependent, in situ dietary patterns of the lobate ctenophore Mnemiopsis leidyi Agassiz 1865*. Journal of Plankton Research, Volume 27, Issue 9, Pages 951–956
- Reeve, M. R. & Walter, M. A., 1978. *Nutritional ecology of ctenophores – a review of recent research*. Advances in Marine Biology 15: 249–287
- 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*. Journal of Plankton Research 11: 535–552
- Ricciardi, A., Hoopes, M. F., Marchetti, M. P., Lockwood, J. L., 2013. *Progress toward understanding the ecological impacts of nonnative species*. Ecological monographs 83.3: 263-282
- Romanuk, T. N., Zhou, Y., Brose, U., Berlow, E. L., Williams, R. J., Martinez, N. D., 2009. *Predicting invasion success in complex ecological networks*. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 364.1524: 1743-1754
- Shiganova, T. A. & Malej, A., 2009. *Native and non-native ctenophores in the Gulf of Trieste, Northern Adriatic Sea*. Journal of Plankton Research 31: 61–71
- Shiganova, T. A., 2002. *Invasion of the Black Sea by the ctenophore Mnemiopsis leidyi and recent changes in pelagic community structure*. Fisheries Oceanography, Volume 7, Issue 3-4 p. 305-310
- Simberloff, D., 2010. *Invasive species*. Conservation biology for all: 131-152
- Singh, K. P., 2005. *Invasive alien species and biodiversity in India*. Current Science 88.4: 539
- Sullivan, L. J. & Gifford, D. J., 2004. *Diet of the larval ctenophore Mnemiopsis leidyi A. Agassiz (Ctenophora, Lobata)*. Journal of Plankton Research 26: 417–431
- Ward, J. M. & Ricciardi, A., 2007. *Impacts of Dreissena invasions on benthic macroinvertebrate communities: a meta-analysis*. Diversity and Distributions, 13, 155-165
- Yazdani Foshtomi, M., Abtahi, B., Esmaili Sari, A., Taheri, M., 2007. *Ion composition and osmolarity of Caspian Sea ctenophore, Mnemiopsis leidyi, in different salinities*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 352: 28–34