

*Mnemiopsis leidyi*

## Amerikaanse ribkwal



**Lector**  
Lies Vansteenbrugge

© Aquapix

### **Wetenschappelijke naam**

*Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 <sup>[1]</sup>

De Amerikaanse ribkwal *Mnemiopsis leidyi* is een beruchte predator van dierlijk plankton en viseieren. Deze soort kwam oorspronkelijk enkel voor langs de **Atlantische kusten van Noord- en Zuid-Amerika**, maar werd in de jaren '80 via het **ballastwater** van vrachtschepen ongewild geïntroduceerd in de Zwarte Zee. De introductie leidde tot de ineenstorting van het ecosysteem. Sinds enkele jaren komt de Amerikaanse ribkwal nu ook voor in de Noordzee en werd ze voor de eerste maal in België waargenomen in **2007**. Het is nog onduidelijk wat de ecologische gevolgen zullen zijn in onze contreien tengevolg van de introductie van deze exoot.

## Oorspronkelijke verspreiding

Het oorspronkelijke verspreidingsgebied van de Amerikaanse ribkwal strekt zich uit over gematigde tot subtropische voedselrijke (eutrofe) riviermondingen en kustwateren langs de oostkusten van Noord- en Zuid-Amerika. In Noord-Amerika komt deze soort voor vanaf Rhode Island tot de Caraïben, terwijl hij in Zuid-Amerika voorkomt ter hoogte van de Braziliaanse en Argentijnse kusten <sup>[2,3]</sup>.

## Eerste waarneming in België

De aanwezigheid van de Amerikaanse ribkwal in het studiegebied werd voor het eerst aangetoond via genetische analyse van stalen met ribkwallen, die tussen augustus en november 2006 in de Westerschelde nabij Borssele (Nederland) genomen waren <sup>[4]</sup>. De eerste waarneming in België vond plaats in 2007, in de haven van Zeebrugge <sup>[5]</sup>.

## Verspreiding in België

Twee jaar na de eerste waarneming werd de Amerikaanse ribkwal langs de volledige Belgische kustlijn aangetroffen, zowel in de havens als 27 km uit de kust, ter hoogte van het offshore windmolenpark C-Power (Thorntonbank). Waarnemingen van adulte dieren in de koudste wintermaanden – zelfs tijdens de uitzonderlijk koude winter van 2010 – duiden erop dat de soort zonder problemen onze winters overleeft. Deze exoot kan lokaal in grote aantallen voorkomen: zo zwommen er in oktober 2010 in de Oostendse Spuikom tot 17 Amerikaanse ribkwallen per m<sup>3</sup> water, terwijl op zee maximaal één exemplaar per m<sup>3</sup> werd gerapporteerd <sup>[6,7]</sup>.

In 2011 en 2012 werd een grote bemonsteringscampagne ondernomen. In een aantal stations op het Belgische deel van de Noordzee werden maandelijks planktonstalen genomen <sup>[8]</sup>. Resultaten toonden aan dat *Mnemiopsis leidyi* vooral vanaf augustus tot december voorkomt. De ribkwal werd toen aangetroffen in de havens van Oostende en Zeebrugge, de Westerschelde en op zee, maar nooit verder dan op 30 km van de kust. Populatiedichtheden waren – vergeleken met de Zwarte Zee – relatief laag ( $\leq 0,5$  individuen per m<sup>3</sup>). Relatief hoge densiteiten werden gerapporteerd in september 2012 in de haven van Oostende (tot ruim 18 individuen per m<sup>3</sup>) en in oktober 2012 in het Schelde-estuarium (tot bijna 2 individuen per m<sup>3</sup>). Beide locaties worden gekenmerkt door halfopen bekkens met een milde hydrodynamica, wat de groei van grotere populaties ten goede komt. De Westerschelde en de havens langs de Belgische kust functioneren als een soort van broedplaatsen voor de Amerikaanse ribkwal. Dit werd bevestigd door de vondst van larven van *Mnemiopsis leidyi* tijdens de herfst- en wintermaanden in deze gebieden <sup>[8]</sup>.

In het najaar van 2014, het voor- en najaar van 2016 en het najaar van 2018 werden eveneens grote aantallen van de Amerikaanse ribkwal aangetroffen tijdens de Belgica-monitoringscampagne van ILVO, ter hoogte van de Thornton- en Hinderbanken (respectievelijk 30 en 60 km in zee), gebruik makend van een 22 mm boomkornet <sup>[9]</sup>.

Gebieden met hoge dichtheden kunnen lijden onder de predatie en competitie van deze uitheemse ribkwal <sup>[8]</sup>. Door de hoge antropogene druk zou de Noordzee net zo kwetsbaar kunnen zijn als de Zwarte Zee <sup>[10-15]</sup>. Een geringe verandering in omgevingscondities zou reeds een exponentiële toename van de soort in de hand kunnen werken <sup>[16]</sup>. Kwallen die zich voeden met andere kwallen, zoals de inheemse *Beroe gracilis* (i.e. een natuurlijke predator van Zeedruifjes *Pleurobrachia pileus*), kunnen optreden als natuurlijke vijand van *Mnemiopsis leidyi* <sup>[17]</sup>. Zo heeft de Meloenkwal *Beroe ovata* in de Zwarte Zee de uitbraak kunnen inperken <sup>[8,18,19]</sup>.

## Verspreiding in onze buurlanden

De eerste introductie in Europa was in de Zwarte Zee, waar de Amerikaanse ribkwal via het ballastwater van schepen terecht kwam en in het jaar 1982 voor het eerst opgemerkt werd <sup>[20]</sup>. Tegen de zomer van 1988 had de soort zich al over de volledige Zwarte Zee verspreid met gemiddelde dichtheden tot 310 kwallen per m<sup>3</sup> (ongeveer 1 kg natgewicht per m<sup>3</sup>) <sup>[20]</sup>. Via zeestraten zette de verspreiding zich verder naar aanpalende bekkens (**figuur 1**).

De exponentiële groei werd in de hand gewerkt door de lokale overbevissing van ansjovis, waardoor er meer zoöplankton beschikbaar was voor de kwallen. Bovendien zorgde extensieve landbouw voor anoxisch bodemwater, wat in het voordeel van de tolerante *Mnemiopsis leidyi* werkte, wiens prooi gevoeliger is voor zuurstoftekorten en dus makkelijker te vangen is <sup>[21]</sup>.

In de Zwarte Zee bracht de Amerikaanse ribkwal een grote verschuiving in de samenstelling van het bodemleven teweeg. De ribkwal voedt zich namelijk op de larven van bivalven. Toen de populaties van *Mnemiopsis leidyi* in 1999 in elkaar stortte door predatie van de Meloenkwal *Beroe ovata*, keerden de bivalven niet terug, maar ontstond er een ecosysteem gedomineerd door borstelwormen <sup>[22]</sup>.

In 1990 werd de Amerikaanse ribkwal voor de eerste maal in de Egeïsche Zee (Middellandse Zee) gespot <sup>[22]</sup>. Van hieruit verspreidde de soort zich snel naar de Levantijnse Zee (oostelijk deel van de Middellandse Zee) <sup>[23]</sup>. In 2005 werd *Mnemiopsis leidyi* in de Adriatische Zee aangetroffen en in de kustwateren van Frankrijk (**figuur 1**) <sup>[24-26]</sup>. Ondertussen had de Amerikaanse ribkwal ook reeds de Kaspische Zee bereikt (1999) <sup>[22]</sup>. In 2009 werden op verschillende plaatsen in de Middellandse Zee enorme bloeien van deze soort gerapporteerd, zoals in Italië <sup>[27]</sup> en Spanje <sup>[28]</sup>. De snelle verspreiding in de Middellandse Zee betreft allicht een gevolg van ballastwatertransport in combinatie met transport via natuurlijke stromingen <sup>[28]</sup>.

Wellicht opnieuw via ballastwater, werd de Amerikaanse ribkwal vanuit de noordwestelijke Atlantische Oceaan ook naar de Baltische Zee en de Noordzee getransporteerd, waar ze begin de jaren 2000 voor de eerste maal opgemerkt werd <sup>[4,29,30]</sup>.

In Nederland werd in 2004 een ribkwal gefotografeerd die later gedetermineerd werd als de Amerikaanse ribkwal <sup>[31]</sup>. In juli 2005 werd deze ribkwal opnieuw – en sinds augustus 2006 veelvuldig – in Zeeland (o.a. het Grevelingenmeer) aangetroffen <sup>[4]</sup>. Eind juli 2006 werden in Lauwersoog (Waddenzee) ook ribkwalletjes gevangen, die eveneens de Amerikaanse ribkwal bleken te zijn <sup>[32]</sup>. De soort bleek zelfs massaal voor te komen in de Waddenzee, waarbij men denkt dat het warme zomerweer in 2006 aan de basis lag van een bloei van deze exoot.

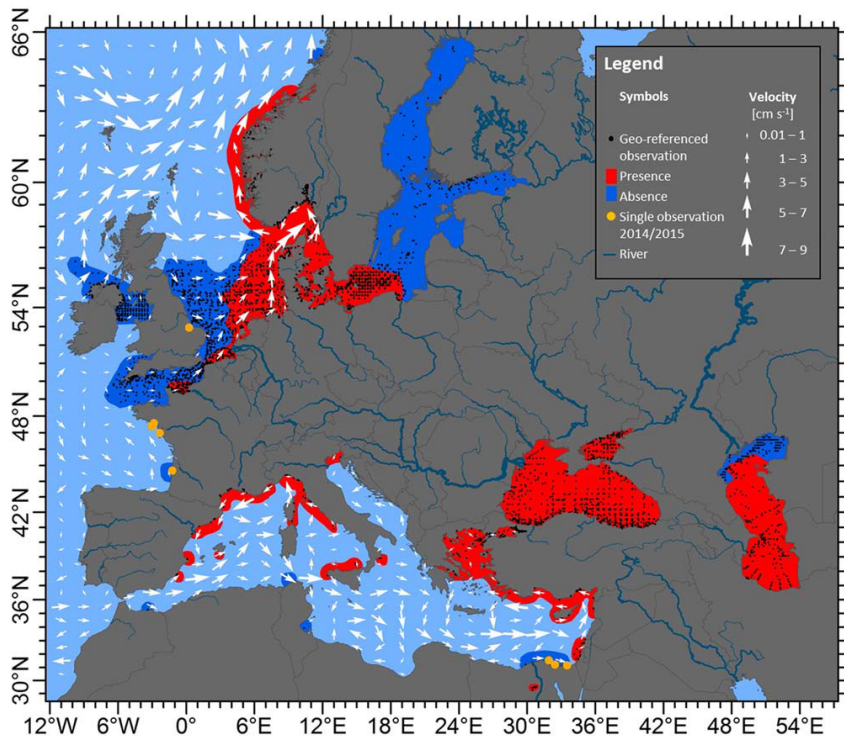
De Amerikaanse ribkwal was waarschijnlijk al eerder in Nederlandse wateren aanwezig, maar kon mogelijk – door onoplettendheid en gebrek aan kennis over deze soort – niet onderscheiden worden van sterk gelijkaardige ribkwallen <sup>[4]</sup>. Zo kunnen jonge exemplaren verward worden met Zeedruifjes *Pleurobrachia pileus*, en lijken grotere exemplaren op de ribkwalsoort *Bolinopsis infundibulum*, die in onze streken weliswaar vrij zeldzaam voorkomt <sup>[4]</sup>.

Ook de Duitse wateren bleven niet gevrijwaard van de Amerikaanse ribkwal (**figuur 1**). De soort werd zowel gevonden in de Noordzee als de Baltische Zee <sup>[33-36]</sup>. Opvallend was dat deze inwijkeling de winter in deze streken had weten te overleven. Tussen januari en mei 2007 bleken 80% van de gevangen individuen jonge diertjes te zijn, met een lichaamsgrootte van minder dan 1 mm. Dit betekent dat deze exoot zich zelfs in de zuidelijke Baltische Zee permanent zou hebben gevestigd.

De soort heeft zich tevens verder noordwaarts in de Baltische Zee verspreid, tot aan de Zweedse westkust <sup>[4]</sup>. Ook in de Oslofjorden (Noorwegen) werden deze ribkwallen al waargenomen <sup>[34]</sup>. In Engeland en langs de Atlantische kusten van Spanje werd de Amerikaanse ribkwal tot op heden niet waargenomen (**figuur 1**) <sup>[34]</sup>.

## Wijze van introductie

Deze niet-inheemse kwalensoort zou passief meegevoerd worden in het ballastwater van vrachtschepen <sup>[34]</sup>. Genetische analyses maken gewag van meerdere (primaire) introducties in de Euraziatische zeeën, waarbij de kwalen uit de Zwarte Zee vanuit Centraal-Amerika (Golf van Mexico) afkomstig zijn en de kwalen in Noord/West-Europese zeeën Noord-Amerikaanse wateren als oorsprongsgebieden kennen <sup>[29, 30]</sup>.



Figuur 1: Verspreiding van *Mnemiopsis leidyi* in de westelijke Euraziatische wateren in de periode 1990 tot 2016, gebaseerd op 12.400 geogerefererde waarnemingen (zwarte stippen). Afzonderlijke waarnemingen van enkele dieren of omgevings-DNA in de periode 2014-2015 zijn aangegeven aan de hand van oranje stippen. In de in blauw gemarkeerde regio's is de soort afwezig, in de rode regio's is de kwal aanwezig (Bron: Jaspers et al. 2018) <sup>[37]</sup>.

## Factoren waardoor deze soort zo succesrijk is in onze contreien

De Amerikaanse ribkwal is tweeslachtig (hermafrodiet) en kan bijgevolg aan zelfbevruchting doen. Dit betekent dat een enkele ribkwal aanleiding kan geven tot een nieuwe populatie <sup>[38,39]</sup>. De kwal kan tot 8.000 eitjes geproduceren in 23 dagen, en geslachtsrijpheid van de nakomelingen treedt al op na 13 dagen <sup>[38]</sup>. Dergelijke ontwikkelingsnelheid vereist een hoge voedselopname, waarbij de kwalen weinig selectiviteit aan de dag leggen <sup>[40]</sup>. Hun prooien omvatten in hoofdzaak zoöplankton, maar daarnaast worden ook viseieren en vislarven gegeten <sup>[41]</sup>.

Daarbij stelt de ribkwal weinig strikte eisen aan zijn omgeving. De soort heeft een hoge tolerantie voor variërende omgevingsfactoren zoals temperatuur, saliniteit, zuurstofgehalte en vervuiling. Dit, in combinatie met hun snelle ontwikkeling, geeft de Amerikaanse ribkwal het potentieel om andere soorten weg te concurreren (zoals zoöplanktivore vissen) en een enorme druk te zetten op prooi-soorten <sup>[40,42]</sup>.

## Factoren die de verspreiding beïnvloeden

De Amerikaanse ribkwal komt voor in wateren waar de temperatuur op jaarschaal schommelt tussen 0 en 32 °C [43-45], en waar het zoutgehalte varieert van minder dan 2 psu tot 40 psu [28,46,47]. Ter vergelijking: de Noordzee heeft een zoutgehalte van ongeveer 35 psu. Dit optimale zoutgehalte, in combinatie met een zeewatertemperatuur van ongeveer 20 °C, biedt ideale omstandigheden voor het voorkomen en overleven van deze soort [48].

Het kolonisatiesucces van de Amerikaanse ribkwal blijkt sterk beïnvloed te worden door de intensiteit en de duur van de winterperiodes [49]. Niettegenstaande de hoge tolerantie voor de individuele omgevingsparameters (temperatuur, saliniteit en zuurstof (tot 1 mg/l)) [28,45,48] blijken ongunstige combinaties van deze paramters wel zijn overleving in te perken. Zo kan de soort bijvoorbeeld de winter niet overleven in de Zee van Azov, waar de oppervlaktesaliniteit varieert tussen 0 en 14 psu en de temperatuur <4 °C bedraagt [24].

In principe kunnen koude winters, of te koude temperaturen op open zee, de vestiging van deze soort in onze contreien dus belemmeren. Biologische factoren, zoals het voedselaanbod en de aanwezigheid van predatoren, kunnen tevens een bepalende rol hebben in het al dan niet voorkomen van de Amerikaanse ribkwal in een bepaalde streek [28,46].

Verder vertoont de Amerikaanse ribkwal een aantal typische kenmerken die eigen zijn aan pestsoorten: (1) een uitgebreid oorspronkelijk verspreidingsgebied met hoge en lage temperatuurextremen, (2) de mogelijkheid om zich heel snel voort te planten, (3) de mogelijkheid om zowel in mariene als estuariene (brakke) wateren, alsook in eutrofe en vervuilde wateren, te gedijen, en (4) goede verspreidingscapaciteiten die ervoor zorgen dat de soort zich na zijn vestiging nog verder kan verspreiden [50].

## (Potentiële) effecten en maatregelen

In de Zwarte Zee is de controle van de Amerikaanse ribkwal het resultaat van twee factoren. Enerzijds heeft zijn natuurlijke vijand – de Meloenkwal *Beroe ovata* - het gebied kunnen koloniseren. Anderzijds was de bemesting drastisch verminderd door de val van het communisme, wat de instroom aan nutriënten reduceerde [21].

## Specifieke kenmerken

De Amerikaanse ribkwal kan in haar oorsprongsgebied tot 18 cm worden, wat aanzienlijk groot is voor een ribkwal [32]. In onze streken werden tot op heden echter nog geen exemplaren groter dan 7 cm teruggevonden, gemeten van de orale tot aborale zijde (zonder lobben) [8]. De kwal is cilindervormig, met twee beweeglijke lepelvormige lobben [32]. Over

elk van deze lobben lopen vier ribben waaraan deze dieren hun naam danken (ribkwallen). Deze ribben bestaan eigenlijk uit een aaneenschakeling van ‘zwemplaatjes’, die nodig zijn voor hun voortbeweging. Bij aanraking kunnen deze ribben sterk fosforesceren en zo een groene gloed geven (bioluminescentie) <sup>[51]</sup>. Centraal in het dier loopt een gelatineuze kolom, van aan de mond aan de onderzijde – vanwaar het darmkanaal vertrekt – tot aan de bovenzijde van het dier. Om zich te oriënteren in de waterkolom, beschikken deze kwalletjes over een speciaal evenwichtsorgaan, een statocyst.

## Referenties

- [1] World Register of Marine Species (WoRMS) (2024). *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865. <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=106401> (2024-10-18).
- [2] Mayer, A.G. (1912). Ctenophores of the Atlantic coast of North America., 162. Carnegie Institution of Washington: Washington D.C. 126 pp. [<http://www.vliz.be/en/imis?module=ref&refid=114421>]
- [3] 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. London. (58):84 pp. [<http://www.vliz.be/en/imis?module=ref&refid=114772>]
- [4] Faasse, M.; Bayha, K. (2006). The ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in coastal waters of the Netherlands: an unrecognized invasion? Aquat. Invasions 1(4): 270-277. [<http://www.vliz.be/en/imis?module=ref&refid=120680>]
- [5] Dumoulin, E. (2007). De Leidy's ribkwal (*Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865) al massaal in het havengebied Zeebrugge-Brugge, of: exoten als de spiegel van al te menselijk handelen. De Strandvlo 27(2): 44-60. [<http://www.vliz.be/en/imis?module=ref&refid=116929>]
- [6] Van Ginderdeuren, K.; Hostens, K.; Hoffman, S.; Vansteenbrugge, L.; Soenen, K.; De Blauwe, H.; Robbens, J.; Vincx, M. (2012). Distribution of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Belgian part of the North Sea. Aquat. Invasions 7(2): 163-169. [<http://www.vliz.be/en/imis?module=ref&refid=215779>]
- [7] Soenen, K.; Rappé, K.; van Ginderdeuren, K.; Vansteenbrugge, L. (2010). *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz, 1865): Weldra heer en meester in de Spuikom van Oostende? De Strandvlo 30(4): 131-137. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=201771>]
- [8] Vansteenbrugge, L.; Ampe, B.; De Troch, M.; Vincx, M.; Hostens, K. (2015). On the distribution and population dynamics of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Belgian part of the North Sea and Westerschelde estuary. Mar. Environ. Res. 110: 33-44. [<http://www.vliz.be/en/imis?module=ref&refid=250698>]
- [9] Hostens, K. (2019). Persoonlijke mededeling
- [10] De Backer, A.; Van Hoey, G.; Coates, D.; Vanaverbeke, J.; Hostens, K. (2014). Similar diversity-disturbance responses to different physical impacts: Three cases of small-scale biodiversity increase in the Belgian part of the North Sea. Mar. Pollut. Bull. 84(1-2): 251-262. [<http://www.vliz.be/en/imis?module=ref&refid=239585>]
- [11] Debusschere, E.; De Coensel, B.; Bajek, A.; Botteldooren, D.; Hostens, K.; Vanaverbeke, J.; Vandendriessche, S.; Van Ginderdeuren, K.; Vincx, M.; Degraer, S. (1988). In situ mortality experiments with juvenile sea bass (*Dicentrarchus labrax*) in relation to impulsive sound levels caused by pile driving of windmill foundations. PLoS One 9(10): e109280. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=242269>]
- [12] Devriese, L.; Hostens, K.; De Witte, B.; Robbens, J.; Polet, H. (2016). Beleidsinformerende nota: zwerfvuil en (micro)plastics in de Noordzee. Oostende. 14 + annex pp. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=286345>]

- [13] Pecceu, E.; Vanellander, B.; Vandendriessche, S.; Van Hoey, G.; Hostens, K.; Torrele, E.; Polet, H. (2014). Beschrijving van de visserijactiviteiten in het Belgisch deel van de Noordzee in functie van de aanvraag bij de Europese Commissie voor visserijmaatregelen in de Vlaamse Banken (Habitatrichtlijngebied). ILVO Mededeling, 156. ILVO. Merelbeke. 92 + annexes pp. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=246414>]
- [14] ICES (2005). Report of the ICES Advisory Committee on Fishery Management, Advisory Committee on the Marine Environment and Advisory Committee on Ecosystems, 2005 (6): North Sea. ICES Advice. 2005(6). CIEM/ICES: Copenhagen. 279 pp. [<http://www.vliz.be/en/imis?module=ref&refid=96777>]
- [15] ICES Advisory Committee on the Marine Environment (2006). Report of the Working Group on the Assessment of Demersal Stocks in the North Sea and Skagerrak (WGNSSK), 6-15 September 2005, ICES Headquarters, Copenhagen. CM Documents - ICES. CM 2006/ACFM:09. ICES: Copenhagen. 981 pp. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=302997>]
- [16] van der Molen, J.; Van Beek, J.; Augustine, S.; Vansteenbrugge, L.; van Walraven, L.; van Langenberg, V.; Van der Veer, H.W.; Hostens, K.; Pitois, S.; Robbens, J. (2015). Modelling survival and connectivity of *Mnemiopsis leidyi* in the south-western North Sea and Scheldt estuaries. *Ocean Sci.* 11(3): 405-424. [<http://www.vliz.be/en/imis?module=ref&refid=248976>]
- [17] Vansteenbrugge, L.; Van Regenmortel, T.; De Troch, M.; Vincx, M.; Hostens, K. (2015). Gelatinous zooplankton in the Belgian part of the North Sea and the adjacent Schelde estuary: Spatio-temporal distribution patterns and population dynamics. *J. Sea Res.* 97: 28-39. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=244594>]
- [18] Finenko, G.; A. Romanova, Z.; I. Abolmasova, G.; E. Anninsky, B.; Svetlichny, L.; Hubareva, E.; Bat, L.; Kideys, A. (2003). Population dynamics, ingestion, growth and reproduction rates of the invader *Beroe ovata* and its impact on plankton community in Sevastopol Bay, the Black Sea. *J. Plankton Res.* 25(5): 539-549. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=213091>]
- [19] Hosaia, A.; Titelman, J.; Hansson, L.J.; Haraldsson, M. (2011). Interactions between native and alien ctenophores: *Beroe gracilis* and *Mnemiopsis leidyi* in Gullmarsfjorden. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 422: 129-138. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=302996>]
- [20] Vinogradov, M.E.; Shiuishkina, E.A.; Musaeva, E.I.; Sorokin, P.Y. (1989). A newly acclimated species in the Black Sea: The ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora: Lobata). *Oceanology* 29(2): 220-224. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=204693>]
- [21] Richardson, A.J.; Bakun, A.; Hays, G.C.; Gibbons, M.J. (2009). The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends Ecol. Evol.* 24(6): 312-322. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=302999>]
- [22] Shiganova, T.A.; Mirzoyan, Z.A.; Studenikina, E.A.; Volovik, S.P.; Siokou-Frangou, I.; Zervoudaki, S.; Christou, E.D.; Skirta, A.Y.; Dumont, H.J. (2001). Population development of the invader ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea and other seas of the Mediterranean basin. *Mar. Biol. (Berl.)* 139(3): 431-445. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=211199>]
- [23] Galil, B.; Kress, N.; Shiganova, T. (2009). First record of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 (Ctenophora; Lobata; Mnemiidae) off the Mediterranean coast of Israel. *Aquat. Invasions* 4(2): 357-360. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=312590>]
- [24] Shiganova, T.A.; Malej, A. (2009). Native and non-native ctenophores in the Gulf of Trieste, Northern Adriatic Sea. *J. Plankton Res.* 31(1): 61-71. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=297493>]
- [25] Bayha, K.M.; Harbison, G.R.; McDonald, J.H.; Gaffney, P.M. (2004). Preliminary investigation on the molecular systematics of the invasive ctenophore *Beroe ovata*, in: Dumont, H. et al. Aquatic invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean Seas: The ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe* in the Ponto-Caspian and other aquatic invasions. *Nato Science Series: 4. Earth and Environmental Sciences*, 35. Kluwer Academic: Dordrecht: pp. 167-175. [<http://www.vliz.be/en/imis?module=ref&refid=114246>]



- [26] Antajan, E.; Bastian, T.; Raud, T.; Jean-michel, B.; Hoffman, S.; Breton, G.; Cornille, V.; Delegrange, A.; Vincent, D. (2014). The invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 along the English Channel and the North Sea French coasts: another introduction pathway in northern European waters? *Aquat. Invasions* 9(2): 167-173. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=246991>]
- [27] Boero, F.; Putti, M.; Trainito, E.; Prontera, E.; Piraino, S.; Shiganova, T.A. (2009). First records of *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) from the Ligurian, Thyrrenian and Ionian Seas (Western Mediterranean) and first record of *Phyllorhiza punctata* (Cnidaria) from the Western Mediterranean. *Aquat. Invasions* 4(4): 675-680. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=253655>]
- [28] Fuentes, V.L.; Angel, D.L.; Bayha, K.M.; Atienza, D.; Edelist, D.; Bordehore, C.; Gili, J.M.; Purcell, J.E. (2010). Blooms of the invasive ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*, span the Mediterranean Sea in 2009. *Hydrobiologia* 645(1): 23-37. [<http://www.vliz.be/en/imis?module=ref&refid=198337>]
- [29] Ghabooli, S.; Shiganova, T.; Zhan, A.; Cristescu, M.; Egtesadi Araghi, P.; Maclsaac, H. (2011). Multiple introductions and invasion pathways for the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Eurasia. *Biol. Invasions* 13(3): 679-690. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=312595>]
- [30] Reusch, T.B.; Bolte, S.; Sparwel, M.; Moss, A.G.; Javidpour, J. (2010). Microsatellites reveal origin and genetic diversity of Eurasian invasions by one of the world's most notorious marine invader, *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora). *Mol. Ecol.* 19(13): 2690-2699. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=312599>]
- [31] Faasse, M. (2019). Persoonlijke mededeling
- [32] Tulp, A. (2006). *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz, 1865) (Ctenophora, Lobata) in de Waddenzee. *Het Zeepaard* 66(6): 183-189. [<http://www.vliz.be/en/imis?module=ref&refid=106309>]
- [33] Kube, S.; Postel, L.; Honnef, C.; Augustin, C.B. (2007). *Mnemiopsis leidyi* in the Baltic Sea: distribution and overwintering between autumn 2006 and spring 2007. *Aquat. Invasions* 2(2): 137-145. [<http://www.vliz.be/en/imis?module=ref&refid=120679>]
- [34] Oliveira, O.M.P. (2007). The presence of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Oslofjorden and considerations on the initial invasion pathways to the North and Baltic Seas. *Aquat. Invasions* 2(3): 185-189. [<http://www.vliz.be/en/imis?module=ref&refid=120697>]
- [35] Javidpour, J.; Sommer, U.; Shiganova, T. (2006). First record of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in the Baltic Sea. *Aquat. Invasions* 1(4): 299-302. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=312705>]
- [36] Boersma, M.; Malzahn, A.; Greve, W.; Javidpour, J. (2007). The first occurrence of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the North Sea. *Helgol. Mar. Res.* 61(2): 153-155. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=312601>]
- [37] Jaspers, C.; Huwer, B.; Antajan, E.; Hosia, A.; Hinrichsen, H.-H.; Biastoch, A.; Angel, D.; Asmus, R.; Augustin, C.; Bagheri, S.; Beggs, S.E.; Balsby, T.J.S.; Boersma, M.; Bonnet, D.; Christensen, J.T.; Dänhardt, A.; Delpy, F.; Falkenhaug, T.; Finenko, G.; Fleming, N.E.C.; Fuentes, V.; Galil, B.; Gittenberger, A.; Griffin, D.C.; Haslob, H.; Javidpour, J.; Kamburska, L.; Kube, S.; Langenberg, V.T.; Lehtiniemi, M.; Lombard, F.; Malzahn, A.; Marambio, M.; Mihneva, V.; Møller, L.F.; Niemann, U.; Okyar, M.I.; Özdemir, Z.B.; Pitois, S.; Reusch, T.B.H.; Robbens, J.; Stefanova, K.; Thibault, D.; van der Veer, H.W.; Vansteenbrugge, L.; van Walraven, L.; Woźniczka, A. (2018). Ocean current connectivity propelling the secondary spread of a marine invasive comb jelly across western Eurasia. *Global Ecology and Biogeography* 27(7): 814-827. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=300166>]
- [38] Baker, L.D.; Reeve, M.R. (1974). Laboratory culture of the lobate ctenophore *Mnemiopsis mccradyi* with notes on feeding ecology and fecundity. *Mar. Biol. (Berl.)* 26(1): 57-62. [<http://www.vliz.be/en/imis?module=ref&refid=115686>]
- [39] Jaspers, C.; Costello, J.; Colin, S. (2015). Carbon content of *Mnemiopsis leidyi* eggs and specific egg production rates in northern Europe. *J. Plankton Res.* 37(1): 11-15. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=289267>]

- [40] Costello, M.J.; Bayha, K.; 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, in: Purcell, J.E. Jellyfish blooms IV: Interactions with humans and fisheries. Developments in Hydrobiology. Springer: Dordrecht: pp. 21-46. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=297513>]
- [41] Waggett, R. (1999). Capture mechanisms used by the lobate ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*, preying on the copepod *Acartia tonsa*. J. Plankton Res. 21(11): 2037-2052. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=312602>]
- [42] Decker, M.B.; Breitbart, D.L.; Purcell, J.E. (2004). Effects of low dissolved oxygen on zooplankton predation by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 280: 163-172. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=297520>]
- [43] Kremer, P.; Reeve, M. (1989). Growth dynamics of a ctenophore (*Mnemiopsis*) in relation to variable food supply. II. Carbon budgets and growth model. J. Plankton Res. 11(3): 553-574. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=244460>]
- [44] Lehtiniemi, M.; Andreas, L.; Javidpour, J.; Myrberg, K. (2011). Spreading and physico-biological reproduction limitations of the invasive American comb jelly *Mnemiopsis leidyi* in the Baltic Sea. Biol. Invasions 14(2): 341-354. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=312603>]
- [45] Purcell, J.E.; Shiganova, T.A.; Decker, M.B.; Houde, E.D. (2001). The ctenophore *Mnemiopsis* in native and exotic habitats: US estuaries versus the Black Sea basin. Hydrobiologia 451(1-3): 145-176. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=302998>]
- [46] Kremer, P. (1994). Patterns of abundance for *Mnemiopsis* in U.S. coastal waters: a comparative overview. ICES J. Mar. Sci./J. Cons. int. Explor. Mer 51(4): 347-354. [<http://www.vliz.be/en/imis?module=ref&refid=119134>]
- [47] Shiganova, T.A.; Dumont, H.J.; Mikaelyan, A.; Glazov, D.M.; Bulgakova, Y.V.; Musaeva, E.I.; Sorokin, P.Y.; Pautova, L.A.; Mirzoyan, Z.A.; Studenikina, E.I. (2004). Interactions between the invading ctenophores *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) and *Beroe ovata* Mayer 1912, and their influence on the Pelagic ecosystem of the Northeastern Black Sea, in: Dumont, H. et al. Aquatic Invasions in the Black, Caspian, and Mediterranean Seas: The ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe* in the Ponto-Caspian and other aquatic invasions. Nato Science Series: 4. Earth and Environmental Sciences, 35. Kluwer Academic: Dordrecht: pp. 33-70. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=114240>]
- [48] 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(1-3): 113-120. [<http://www.vliz.be/en/imis?module=ref&refid=120917>]
- [49] Delpy, F.; Boyer, S.; Pagano, M.; Thibault-Botha, D.; Blanchot, J.; Bonnet, D. (2013). Does latitude matter? A comparison of three non-indigenous species between the North and Mediterranean Seas, in: Robbens, J. et al. Non-indigenous species in the North-East Atlantic. Ostend, 20-22 November 2013: Book of abstracts. VLIZ Special Publication, 66. Institute for Agricultural and Fisheries Research (ILVO)/Flanders Marine Institute (VLIZ): Oostende: pp. 10-11. [<http://www.vliz.be/nl/catalogus?module=ref&refid=230681>]
- [50] Faasse, M.; Ligthart, M. (2007). De Amerikaanse ribkwal *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz, 1865) in Zeeland. Het Zeepaard 67(1): 27-32. [<http://www.vliz.be/en/imis?module=ref&refid=107189>]
- [51] Kideys, A. (2002). The comb jelly *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea, in: Leppäkoski, E. et al. Invasive aquatic species of Europe: Distribution, impacts and management. Kluwer Academic: Dordrecht: pp. 56-61. [<http://www.vliz.be/en/imis?module=ref&refid=40582>]