

Het invasieachtig voorkomen in de zuidelijke Noordzee van de hydromedusen *Nemopsis bachei* L. Agassiz, 1849 en *Eucheilota maculata* Hartlaub, 1894 in augustus-september 1996 (met aanvullende data voor 1997) (Hydrozoa : Athecata, Thecata)

E. Dumoulin

De mid- en nazomer van 1996 was een opmerkelijke periode aangaande het voorkomen van kleine kwalletjes. De waarnemingen werden in hoofdzaak verricht aan de Belgische oostkust en het aangrenzende Cadzand in Zeeuws-Vlaanderen.

Het begon al rond eind juli toen, te Cadzand in de monding van het Uitwateringskanaal, per toeval een klein hemisfeer-vormig kwalletje in ons plankton-netje verzeild was geraakt. Het diertje werd toen echter niet precies gedetermineerd (meded. R. van Outryve). Op 16/8/96 trok ik terug naar deze plaats in de hoop hetzelfde soort kwalletje van juli terug te kunnen vangen. Met resultaat, ik kon er 2 opvissen en later determineren (met Russell, 1963) als *Eucheilota maculata* (fig. 1a, b), het kwalstadium van de gelijknamige hydroïed (fig. 2) (Werner, 1968; Russell, 1970; Cornelius, 1995). In het verleden echter werden meduse en hydroïed vaak apart beschreven omdat nog niet altijd was uitgemaakt wat bij wat behoorde. Het gevolg hiervan was soms twee verschillende namen voor in feite éénzelfde organisme. Ook vandaag zijn alle dergelijke problemen nog niet opgelost.

Mijn nieuwsgierigheid was nu definitief gewekt zodat ik ook bij ons ging zoeken of de soort te vinden was. Een gerichte vangstcampagne op de oevers van het Wielingendok en het in aanbouw zijnde Containerdok in de voorhaven van Zeebrugge leverde op 2/9/96 13 exemplaren op. Naast nog enkele zeedruijjes *Pleurobrachia pileus* ving ik ook 2 kleine klokvormige kwalletjes. Toen we deze determineerden (met Russell, 1953b) als *Nemopsis bachei* (fig. 3, 4, 5), een lid van de familie der *Bougain illiidae*, bleek het tot onze verbazing om een nieuw vastgestelde hydromeduse voor België te gaan (vgl. Kramp, 1930; Leloup, 1947; 1952).

Omtrent de hydroïed van *N. bachei* blijkt nog heel wat onduidelijkheid te bestaan. Merkwaardig is dat ik er in de mij beschikbare (Amerikaanse) literatuur nergens een

afbeelding van kon vinden. Brooks (1883b) noteert enkel de algemene kenmerken ervan en ziet overeenkomst met de genera *Eudendrium* en *Bougain illia*. Mayer (1910a) geeft een lichtjes aangepaste versie van deze beschrijving. Kühl (1962, 1972) refereert naar Brooks maar stelt uit eigen waarnemingen (kweek) vast dat *N. bachei* slechts een klein solitair hydroïed-stadium heeft, dat niet overeenstemt met de beschrijving van Brooks. De foto's die Kühl geeft illustreren dit, maar zijn verder vanwege het vele detritus dat aan de diertjes kleeft weinig geschikt voor determinatie-doeleinden. In zijn publicatie van 1972 zijn ook tekeningen opgenomen van jonge ontwikkelings-stadia van de hydroïed. Deze auteur ziet gelijkenis met het genus *Rathkea*. Bouillon (1985) geeft kenmerken van de hydroïeden uit het genus *Nemopsis* aan de hand van Brooks (1883c) en Nagao (1964). Eigenaardig is dat in dit artikeltje van Brooks er nergens sprake is van *Nemopsis*. Is hier per abuis misschien de verkeerde referentie in de literatuurlijst geslopen ?

Goede discriminerende kenmerken met de vele gelijkaardige soorten kwalletjes zijn bij *E. maculata* de 4 donkere vlekken, één op elke zijde van het manubrium (klepelachtig aanhangsel onder de maag), de aan weerszijden van de tentakels aanwezige rudimentaire spiraalvormige aanhangseltjes of laterale cirri (fig. 1b) en bij *N. bachei* de in de bundels tentakels telkens 2 aanwezige kleinere tentakeltjes met knobbeltje (groep netelcellen of nematocysten) aan het uiteinde (fig. 5a, b).

Op 4/9/96 bemonsterde ik terug te Cadzand : 49 *E. maculata*, 11 *P. pileus* en nu ook 1 *N. bachei*. Op 7/9/96 ving ik in het Verbindingsdok (langs de W-oever nabij de zeesluis) van de Zeebrugse achterhaven zeer talrijk *N. bachei*, algemeen *P. pileus* en 1 kwalletje dat problematisch leek bij de determinatie omdat het binnenste-buiten was gekeerd en in geen al te 'fite' toestand meer verkeerde. Met Russell (1963) kwam ik eerst uit op *Phialella quadrata*, maar achteraf beschouwd kon het eigenlijk ook een wat verlepte *E. maculata* zijn geweest. Een twijfelachtige waarneming dus. Op 16/9/96 was *N. bachei* op dezelfde plaats nog steeds aanwezig. De exemplaren van deze localiteit zijn vermoedelijk meegekomen met zeewater dat via de zeesluis in het dok wordt gepompt.

Van mevrouw M.-Th. Vanhaelen vernam ik later dat ook zij in een op 20/8/96 te Oostduinkerke gevulde fles met zeewater een klein kwalletje had ontdekt. Voortgaande op haar beschrijving, waarbij ze het ontbreken van een maagsteel aanstipte, moet het waarschijnlijk ook *N. bachei* geweest zijn.

Zoals al aangegeven zijn deze kwalletjes slechts een tussenstadium in de levenscyclus van hydroïeden (Hydrozoa) en zijn het geen echte kwallen (Scyphozoa, resp. scyphomedusae) in engere zin zoals oorkwal, zeepaddestoel, kompaskwal, haarkwal en andere. Tot op zekere hoogte zijn beide groepen echter wel verwant en worden ze samen ondergebracht in het phylum stam der neteldieren (Cnidaria). Met de ribkwallen (Tentaculata), die tot een ander phylum (Ctenophora) behoren, verschillen ze grondig qua bouw en biologie (vgl. Hernandez-Nicaise & Franc, 1993). *E. maculata* wordt gerekend tot de suborde van de Thecata. Kenmerkend voor soorten uit deze groep is dat de poliepen omgeven zijn door een chitineus doosje (hydrotheca) en dat ten behoeve van de voortplanting hemisfeer-vormige medusen (leptomedusae) geproduceerd worden. *N. bachei* behoort tot de suborde der Athecata. Bij deze soorten ontbreekt het beschermende doosje of zijn hoogstens zeer dunne zogenaamde pseudohydrotheca aanwezig, en worden klokvormige medusen (anthomedusae) voortgebracht (Campbell, 1974; Cornelius *et al.*, 1990; Bouillon, 1993b; Cornelius, 1995). Vanwege hun slechts tijdelijke deelname aan het plankton-leven worden hydromedusae, samen met de larven van andere zeeorganismen, tot het meroplankton (><holoplankton) gerekend.

Om terug te komen op de levenscyclus. In het geval van onze kwalletjes verloopt deze als volgt : in eerste instantie zorgt de hydroïed voor de aanmaak van de hydromedusen (m. of vr.). Bij athecate soorten kunnen zowel de voedingspoliepen (hydranten), die in dit geval bezet zijn met meduse-knoppen, als gespecialiseerde voortplantingspoliepen (blastostylen) hiervoor instaan (fig. 9). Bij thecate species gebeurt dit enkel door voortplantingspoliepen (door hun andere bouw hier meestal gonangia genaamd) (fig. 8, 10). Van zodra de medusen een zekere grootte hebben (0,15 mm) worden ze in de waterkolom losgelaten. Bij het bereiken van hun maturiteit produceren zij dan ofwel de m of vr gameten. Na rijping ervan worden deze tijdens bepaalde periodes van het jaar in het water geloosd en kan de bevruchting plaatsgrijpen. De hieruit ontstane zygote ontwikkelt zich vervolgens tot een vrij-zwemmende larve, de planula. Na een pelagische fase van enkele dagen (?) vestigt de larve zich op een substraat waar ze metamorfoseert tot een primaire hydrant en verder kan uitgroeien tot een nieuwe hydroïed-kolonie; zo is de cirkel rond (Kühl, 1962; Nagao, 1964; Campbell, 1974; Bouillon, 1993a,b; Cornelius, 1995). De bedoeling van het kwalstadium is ongetwijfeld om op verre afstanden nieuwe gebieden te kunnen koloniseren. Niet alle hydrozoën echter produceren vrij-zwemmende medusen (vgl. Cornelius, 1992; Bouillon, 1993a).

Opmerkelijk was dat in dezelfde periode augustus-september het zeewater bijzonder rijk aan plankton was (nazomer-bloei). De te Cadzand op 4/9/96 genomen monsters werden

microscopisch bekeken en toonden de aanwezigheid van een uitgebreid gamma aan microalgen. Ook zoöplankton zoals zeevlonk en roeipootkreeftjes (Copepoda) waren zeer talrijk vertegenwoordigd. Onder de binoculair kon ik waarnemen hoe zo'n klein kreeftje zich onder de klok van een *N. bachei* bevond, waarschijnlijk gevangen om als voedsel te dienen. Onderzoek in de Chesapeake Bay aan de Amerikaanse oostkust toonde inderdaad aan dat *N. bachei* een belangrijke predator is van copepoden (Purcell & Nemazie, 1992). Controle van de maaginhoud van exemplaren uit de Mississippi Sound toonde tevens aan dat de soort naast pekelkreeftjes (*Artemia*) zich ook tegoed doet aan dinoflagelaten, micro-crustacea en larven van andere kreeftachtigen (Phillips *et al.*, 1969). Door dezelfde auteurs werd vastgesteld dat op haar beurt *N. bachei* ten prooi valt aan de gele haarkwal en gegeten wordt door de ter plaatse voorkomende Gulf butterfish *Peprilus burti* (een pelagische soort, niet te vergelijken met de botervis zoals wij die kennen uit de getijdenzone). Ook andere vissoorten kunnen mogelijk predateren op hydromedusen (vgl. Mansueti, 1963).

Op basis van een uitvoerig literatuur-onderzoek probeer ik de verspreiding van de twee kwalletjes te schetsen. Voor Noordwest-Europa kwamen de volgende publicaties hiervoor in aanmerking : Haeckel (1879, 1880), Hartlaub (1894, 1897, 1911, 1918), van Breemen & Redeke (1907), van Breemen (1908), Mayer (1910a, b), Tesch (1912), Le Danois (1913a, b, c), Kramp (1919, 1927, 1930, 1933, 1942, 1947, 1959, 1961), van Kampen (1922), Kramp & Damas (1925), Marshall (1925), Ranson (1926, 1934), Thiel (1932a, b, 1967, 1969), Russell (1938, 1953a, 1963, 1970), Leloup (1947, 1952), Wagenaar Hummelinck (1954), Tiffon (1956), Kühl (1957, 1962, 1964, 1971, 1972), Edwards (1966), Kühl & Mann (1968, 1969, 1971), Maillard & Gruet (1972), Denayer (1973), Fraser (1974), Cornelius (1995). Beide medusen zijn neritische soorten, dit wil zeggen dat ze hoofdzakelijk voorkomen in ondiepe kustnabije zeeën. De voor de hand liggende reden hiervoor is dat de hydroïeden waaruit ze voortkomen deze gebieden als biotoop hebben. Voor wat *E. maculata* aangaat kunnen we stellen : algemene (endemische ?) soort uit de zuidelijke tot centrale Noordzee; sommige jaren zeer talrijk aanwezig in de maanden juli/augustus tot september/oktober, in de loop van november verdwijnen ze geleidelijk aan. Verder is ze vastgesteld in Het Kanaal en het Kattegat. Gegevens over het voorkomen van *N. bachei* in de Noordoost-Atlantische Oceaan en de Noordzee zijn erg schaars. De literatuur bevat slechts een paar, vaak zeer oude, authentieke waarnemingen die herhaaldelijk door verschillende auteurs geciteerd worden. Hiernavolgend het resumé. Westkust van Schotland : Tobermory (syn. *N. crucifera*), nabij Scourie voor de kust van Handa Island (syn. *N. crucifera*), Little Minch (syn. *Bougain illia charcoti*), Firth of Clyde; ?Zuid-Noorwegen :

monding Sognefjord (syn. *N. heteronema*); Skagerrak; Duitse Bocht : nabij Helgoland, estuaria van de Elbe, de Weser en de Eider; voormalige Zuiderzee en in de Golf van Biscaye : estuaria van de Gironde en de Loire. Haeckel (1879) vermeldt *N. bachei* (syn. *N. heteronema*) ook van IJsland. Het betreft hier 2 beschadigde exemplaren uit de collectie van J. Steenstrup (Zoölogisch Museum Kopenhagen) die in 1839 zouden verzameld zijn. Kramp (1926, 1939, 1955) besloot na herbekijken van dit materiaal dat de specimen tot *Bougain illia principis* dienen gerekend te worden. Waarnemingen van *N. bachei* uit IJslandse wateren zijn verder, voor zover ik kon nagaan, nog steeds onbekend. In verband met Haeckel's waarneming van *N. heteronema* in de Sognefjord opperen Kramp & Damas (1925) dat er mogelijk verwarring is geweest met één van de *Bougain illia*-soorten die in Noorwegen voorkomen.

De jaargetijde waarin de soort in Noordwest-Europa voornamelijk gesignaleerd werd is tijdens de zomer. Auteurs die een grondiger onderzoek naar het kwalletje deden namen ze ook nog in de lente en de herfst waar; van mei/juni tot september/oktober (november). Kühl (1962, 1972) maakt melding van 2 (in slechte staat verkerende) exemplaren die in januari 1942 nabij Helgoland zouden gevangen zijn en door dhr. John Hinrichs, preparateur aan het plaatselijk biologisch station, in een planktonmonster zouden zijn waargenomen. Opmerkelijk is ook dat *N. bachei* vaak werd aangetroffen in riviermondingen (Elbe, Weser, Eider, Gironde, Loire) of in andere gebieden met vermoedelijk een lagere saliniteit (Zuiderzee, ?Sognefjord, Firth of Clyde). Dit kan er op wijzen dat de soort over een grote euryhaliniteit beschikt, die haar toelaat te anticiperen op wisselende zoutgehaltes (vgl. Kühl & Mann, 1968). Ook Burke (1975) stelde vast dat in de Mississippi Sound *N. bachei* de enige soort was die regelmatig in brakwater verzameld kon worden. Verder zou de soort ook eurytherm zijn, dit betekent dat ze een breed scala aan temperaturen verdraagt. Dergelijk opportunisme is handig bij de kolonisatie van nieuwe gebieden. Milieus die voor andere soorten te veel stress opleveren worden door deze gemakkelijk bezet en kunnen soms als springplank dienen voor verdere areaal-uitbreiding.

Bovenstaande data wijzen erop dat de jongste invasie één van de zeldzame keren was dat *N. bachei* zo zuidelijk in de Noordzee is gesignaleerd. De laatste literatuurgegevens voor Noordwest-Europa dateren uit het begin van de jaren zeventig (Loire). Werd de soort sindsdien nog ergens in Europa vastgesteld ? Het belangrijkste verspreidingsgebied van *N. bachei* bevindt zich echter langs de Atlantische kust van Noord-Amerika : van Cape Cod zuidwaarts tot aan Florida. Ze is er waargenomen van april tot in oktober (Brooks, 1883a, b; Nutting, 1899; Hargitt, 1901, 1904; Sumner *et*

al., 1911; Bigelow, 1914; Allwein, 1967; Gosner, 1978). Fish (1925) geeft voor de regio rond Woods Hole (Massachusetts) een discontinu voorkomen : rond half maart, eind juli en half oktober. Purcell & Nemazie (1992) noteerden de soort er het talrijkst van april tot juni, met veel kleinere dichtheden tussen juli en oktober. Calder (1972) stelt evenwel dat *N. bachei* in de Chesapeake Bay mogelijks gans het jaar aanwezig is. In de periode 1957-60 is *N. bachei* bovendien vastgesteld (geïntroduceerd ?, of voordien nooit goed bestudeerd ?) in het noorden van de Golf van Mexico, tussen Florida en Texas. Ze werd er waargenomen van januari tot mei (Moore, 1962). Aanvullend hierop zijn de verzamelde gegevens van Cooley (1978) die ze vermeldt van januari (1942, 1963, 1964) en maart (1966) uit de Pensacola Bay. Verder vonden Phillips *et al.* (1969) het kwalletje tussen januari en maart 1969 in de Mississippi Sound. De waarnemingen van Burke (1975) uit hetzelfde gebied geven precieser data over het seizoenale voorkomen van de soort (periode maart 1968 - maart 1971) : van de late herfst (nov.) tot de vroege lente (mei), waarbij massaal tijdens de herfst en winter. Aan de Canadese oostkust is *N. bachei* in juni-augustus 1958 ook aangetroffen in het Minas Basin, een uitloper van de Bay of Fundy (Bousfield & Leim, 1959; Shih *et al.*, 1971).

Naar de oorzaken van het plots zo talrijk optreden van *N. bachei* in de zuidelijke Noordzee hebben we het raden. Is de soort er autochtoon, semi-autochtoon of adventief? In het eerste geval kunnen we dan spreken van een vruchtbaar jaar, en zijn ze er vroeger steeds geweest maar nooit opgemerkt. In het tweede geval zou het om een aangevoerde (tijdelijke ?) populatie kunnen gaan die nu massaal haar hydromedusen loslaat. Het voorkomen van *N. bachei* in enkele estuaria uit de Duitse Bocht vanaf eind jaren vijftig tot begin jaren zeventig laat zien dat nieuwe kolonisaties lang stand kunnen houden. Misschien heeft de soort er zich wel onopgemerkt tot op vandaag kunnen handhaven en heeft er aanvoer vanuit deze regio plaatsgevonden (met tussenstappen in Nederland ?). Is het kwalletje daarentegen slechts een occasionele bezoeker van de Noordzee dan spelen in het verspreidingsmechanisme bijkomende factoren een rol. Jonge kwalstadia kunnen met de Golfstroom en de Noord-Atlantische Drift de noordelijke Noordzee hebben bereikt. Een gunstige 'overflow' van oceanisch water ter hoogte van de Faeroer- en Shetland-eilanden op het continentaal plat van de Noordzee (vgl. Fraser, 1968; Otto *et al.*, 1983), de langdurige noord tot noordwesten-wind van de eerste helft van 1996 en de zware noordnoordwesten-storm van eind augustus kunnen de soort in versneld tempo zuidwaarts hebben gestuwd. Niettegenstaande het stromingspatroon van de Noordzee (Böhnecke, 1922) (fig. 11) vrijwel niet toelaat dat oceanisch plankton uit het noorden onze contreien kan bereiken, zou *N. bachei* toch de zuidelijke Noordzee zijn kunnen binnendringen. Vooral de noordoost-gerichte

reststroom (de resterende circulatie na eliminatie van de getijcomponent) vanuit Het Kanaal vormt een constante tegenstroom die aanvoer vanuit het noorden belemmert (Fraser, 1968; Edwards, 1968; Otto *et al.*, 1983; 1990). Ook noordwesten-wind zou geen specifieke invloed hebben op de toevoer van oceanisch water in de Noordzee. Door het anticyclonale karakter van deze winden wordt zelfs het stromingspatroon van de zuidelijke Noordzee maar in beperkte mate beïnvloed (Backhaus, 1984). De impact van wind is in bepaalde gevallen dus sterk te relativiseren. Of is *N. bachei* vanuit het zuidwesten tot bij ons gekomen ?

De vraag is of de hydroïed van *N. bachei* niet bij ons *in situ* voorkomt. Het ontbreken van een accurate afbeelding (en beschrijving ?) maakt het echter moeilijk om de soort te identificeren. Brooks (1883b) beschrijft de hydroïede als volgt (vertaald naar Mayer, 1910a) :

"De stelen an de hydroïed zijn ongeer 25 mm groot. Elke hoofdsteel bezit 3 à 4 alternerende takken. Zowel de hoofdsteel als de zijtakken eindigen in een hydrant, die door een plooi of kraag (diafragma) duidelijk an de steel is gescheiden. De stelen zijn bedekt met een dun, doorzichtig hoornachtig ectosarc (perisarc) dat zich uitstrekt tot aan de kraag. Op de zijtakken, dicht tegen de hoofdsteel, beinden zich op de ectosarc 2 à 3 onregelmatige ringgetjes (annuli). Elk poliepje bezit 24 lange dunne tentakels die in een cirkel op het uiteinde er an ontspringen. De mond beindt zich op het einde an een goed ontwikkelde trechter-ormige proboscis (hypostoom) die duidelijk an het lichaam (coelenteron) an de hydrant te onderscheiden is. Op sommige hydranten beinden zich in cirkels erspreid, in erschillende stadia an ontwikkeling, 6 tot 8 meduse-knoppen. De eindstandige hydranten en deze op het einde an de hoofdsteel dragen geen meduse-knoppen. Deze zijn slechts ontwikkeld op de oudere hydranten."

(de tussen haakjes vermelde technische benamingen zijn door ondergetekende toegevoegd; vgl. figuur 8).

Al deze kenmerken zijn eigenlijk grotendeels meer algemene karakteristieken van een bepaalde groep hydroïeden (vgl. *Eudendriidae*). Alleen het aantal tentakels en meduse-knoppen zouden meer specifieke eigenschappen kunnen zijn. Hierop aansluitend dient vermeld te worden dat Kühl (1962, 1972) in verband met het aantal tentakels spreekt van slechts 6 tot 14 stuks. Dit is ongeveer in overeenstemming met Nagao (1964) die voor de verwante *Nemopsis dofleini* uit de Pacific min. 5 max. 17, maar gewoonlijk tussen de 7 en 11 opgeeft. Ook over de grootte van het diertje verschillen de gegevens :

Brooks (1883b) geeft als hoogte ongeveer 1 inch (2,54 cm) op. De grootte van de door Kühl (1962) bestudeerde exemplaren ligt rond de 0,6 mm, met een tentakel-lengte tot 0,9 mm. Nagao meet voor *N. dofleini* een hoogte van 0,4 tot 0,6 mm. Ook in verband met de habitus zijn er discrepanties. Brooks spreekt van een hoofdsteel met zijtakken, terwijl Kühl zegt dat het om een solitaire soort gaat (idem voor Nagao). De data van Kühl en Nagao zijn evenwel gebaseerd op in het laboratorium gekweekte hydroïeden. Vanwege deze onnatuurlijke omstandigheden zou het ook kunnen zijn dat hun specimens zich slechts ontwikkelden tot de zogenaamde *muscus*- of mosvorm, een soort afwijkende dwerguitvoering. Anderzijds kan men zich ook de vraag stellen of Brooks wel degelijk de hydroïede van *N. bachei* in handen had. Als zou blijken dat het inderdaad om zo'n heel kleine soort gaat, dan kan deze gemakkelijk over het hoofd zijn gezien en nooit in monografieën over hydrozoa zijn opgenomen. De nood aan een goeie tekening en een moderne beschrijving van de hydroïed is dus groot. Of bestaat deze ergens in een door mij over het hoofd geziene publicatie? De hier toegevoegde afbeeldingen van *N. dofleini* (fig. 7) en jonge stadia van *N. bachei* (fig. 6) kunnen eventueel helpen een beeld te vormen van de habitus van deze laatste.

De afstand tussen Noord-Amerika en de noordelijke Noordzee bedraagt ongeveer 6500 à 7000 km. Grondvragen zijn hier: leven de kwalletjes lang genoeg om zo'n afstand te kunnen overbruggen, en tegen welke snelheid worden ze verplaatst? De Golfstroom zou zich maximaal aan 9 km/uur voortbewegen (Thurman, 1990); een kwalletje zou dan ruim een maand nodig hebben om de oversteek te maken. De preciese levensduur van het meduse-stadium van *N. bachei* is mij niet bekend. Van haar zuster-soort *N. dofleini* is evenwel geweten dat de medusen 60 tot 80 dagen nadat ze werden losgelaten ongeveer volgroeid zijn (Nagao, 1964). Indien dit ook voor *N. bachei* zou gelden, dan hebben de kwalletjes in principe ruim de tijd om de Atlantische Oceaan over te geraken. Gelijkaardige vragen zou men kunnen stellen in verband met de voortplantingscellen en de larven. De eersten zouden over het algemeen een korte levensduur hebben, terwijl de larven van enkele uren tot een paar dagen kunnen overleven. Er is echter nog zeer weinig geweten hierover (Cornelius, 1992). Het ziet er op het eerste gezicht dus niet naar uit dat gameten en planulae op natuurlijke wijze de oceaan kunnen overbruggen. Het is anderzijds wel mogelijk dat de juveniele hydromedusen, nadat ze gelost zijn, hun verdere ontwikkeling tot volgroeide exemplaren tijdens de reis met de stroming doormaken. Onder andere Nederlandse expedities naar de centrale noordelijke Atlantische Oceaan (1963-1972, 1964-1965, 1980-1983) leverden evenwel geen specimen van *N. bachei* op (van Soest, 1973; Winkler, 1982; Bleeker & van der Spoel, 1988). Indien *N. bachei* inderdaad niet in staat is om de oceaan in één reis over te

steken, dan wordt gestipuleerd (Kramp, 1959) dat ze eventueel nog de kusten van Groenland en IJsland kan volgen om zo (na meerdere generaties ?) de Noordzee te bereiken. Anderzijds kon *N. bachei* noch door Thiel (1932a, b) noch door Kramp (1942, 1943) of Petersen (1957) in Groenland vastgesteld worden. Een klein continentaal plat en vrij onherbergzame omstandigheden voor boreale species zouden hier de redenen voor zijn. Als *N. bachei* in Groenland niet kan gedijen is er nog de mogelijkheid van IJsland als tussenstation. Omdat de soort ook daar niet is vastgesteld, is dit scenario eveneens onwaarschijnlijk.

De theorie van het trans-atlantisch transport blijkt uiteindelijk dan toch niet zo evident te zijn. Dat er bepaalde fauna-overeenkomsten zijn tussen Noord-Amerika en Noordwest-Europa is bekend (vgl. Gosner, 1978). Moest de natuurlijke uitwisseling tussen deze continenten echter zo gemakkelijk verlopen, dan zouden de gelijkenissen nog veel groter moeten zijn. Periodieke en/of seizoenale schommelingen in de hydrografische regimes (getijdenwerking, stroomsnelheid, stroomrichting, ontwikkeling van draaikolken, e.a.) van de oceanen, wisselende meteorologische omstandigheden (luchtdruk, windsterkte, windrichting, e.a.) bepalen samen met de fysiologische vereisten van een soort (temperatuur, saliniteit, e.a.) en de grootte van de stock aan medusen de slaagkansen van een overtocht. Aangezien hydromedusen planktotrofisch zijn, dit wil zeggen zich voeden met plankton, zal ongetwijfeld ook het aanbod van plankton (in tijd en ruimte) zijn invloed hebben op de overlevingskansen van de kwalletjes. De in 1996 opmerkelijke nazomer-bloei van het zeewater (of leek het uitzonderlijk doordat ik er toen speciaal op lette ?) zou er dan eventueel voor gezorgd hebben dat massaal volwassen medusen de zuidelijke Noordzee bereikten. Kramp (1959) postuleerde echter al dat ook via de scheepvaart introducties in Noordwest-Europa konden plaatsgrijpen. Met name de waarnemingen uit de Elbe-monding (Kühl, 1957; 1962; 1964; Kühl & Mann, 1968; Thiel, 1969), de Gironde (Tiffon, 1956) de monding van de Weser (Kühl & Mann, 1969; Kühl, 1971) en de Loire (Maillard & Gruet, 1972; Denayer, 1973) wijzen in die richting. Zo'n 'alternatieve wijze van verspreiding' kan gebeuren door vasthechting op scheepsrampen (hydroïed) of transport in ballast-water (meduse/larve). Dergelijk water moet echter aan een reeks fysisch-chemische omgevingsfactoren (licht, temperatuur, zuurstofgehalte, saliniteit, geen toxische bezoedeling, e.a.) voldoen wil het transport succesvol kunnen verlopen. Door het gebruik van 'efficiënte' anti-fouling verven is aangroei op scheepswanden bovendien ook niet meer zo evident (vgl. Carlton, 1985). De invoer als epizoiet (hydroïed) op commerciële oesters is eveneens mogelijk (vgl. Scheltema, 1986). Of is het allemaal nog heel anders kunnen verlopen ?

Addendum

Vanaf de late zomer tot in de herfst kon *N. bachei* in 1997 opnieuw worden vastgesteld langs de Belgische kust. Op volgende data en plaatsen werd ze waargenomen :

16/8/97 : achterhaven Zeebrugge (Verbindingsdok); min. 3 ex.

9/9/97 : idem (VB-dok); algemeen.

1ste week/9/97 : havengebied Oostende; zeer algemeen.

15/9/97 : achterhaven Zeebrugge (VB-dok); algemeen.

26/10/97 : idem (VB-dok); 3 ex. westoever, 2 ex. oostoever.

Bij de waarnemingen van Zeebrugge werd telkens ook *P. pileus* aangetroffen. Op 26/10 werd tevens 1 *Beroë gracilis* gevangen.

Of *N. bachei* in 1997 ook werd aangevoerd is moeilijk te bepalen. Indien hier enigszins relevant, kan aangestipt worden dat we niet de aanhoudende noordoost-winden kenden zoals in 1996. Het zo talrijk voorkomen doet echter veeleer vermoeden dat hydroïeden van de soort zich hebben gevestigd en tot voortplanting in staat zijn.

In Zeeland bij onze noorderburen werd eveneens al geruime tijd een opvallend kwalletje gesignaleerd. Nu *N. bachei* bekend is wist Marco Faasse mij te vertellen dat sinds een paar jaar, onder andere tijdens het duiken, enkele exemplaren van deze soort opgemerkt waren. De eerste waarnemingen uit de Oosterschelde dateren al van juli/augustus 1993 (Burghsluis, Zierikzee). In 1996 zijn er ook nabij Neeltje Jans en in de koelwater-inlaat van de kerncentrale te Borssele langs de Westerschelde aangetroffen. In 1997 zijn ze op deze laatste plaats opnieuw gevonden (Faasse *in lit.*, 1997). Deze gegevens zijn meteen de bevestiging dat het verschijnen van *N. bachei* in de zuidelijke Noordzee al een aantal jaren geleden moet hebben plaatsgevonden.

Naschrift

Bepaalde gangbare terminologie met betrekking tot hydrozoa is dikwijls verwarrend. Cornelius (1995) schept hier wat orde op zaken en toont hoe deze termen op een juiste wijze gebruikt moeten worden. Bijvoorbeeld : hydroïed-poliep moet zijn hydroïed of hydroïed-kolonie. Met een 'poliep' wordt bedoeld de individuele poliep op een hydroïed, deze hebben gewoonlijk een eigen naam zoals hydrant, gonangium, en andere. In hydroïed- en meduse-generatie moet generatie vervangen worden door stadium. Een

generatie zou betekenen de volledige cyclus van meduse tot meduse, wat hier niet het geval is. Wanneer hydroïed-kwalletjes en andere cnidaria samen vernoemd worden is het beter niet gewoon van meduse te spreken, maar voor de hydrozoa de benaming hydromeduse en voor de echte kwallen scyphomeduse te gebruiken.

Bij deze wil ik F. Kerckhof (Oostende) en R. an Outry e (Oostende) bedanken oor hun hulp bij het determineren an de kwalletjes, en eerst ermelde ook oor het doorge en an de waarnemingen uit Oostende. Te ens dank aan me rouw M.-Th. Vanhaelen (Machelen) oor haar waarneming an Oostduinkerke. Verder dank ik M. Faasse (Arnemuiden) en R. Ates (Zaandam) oor hun gege ens uit Nederland en oor het doorge en an aan ullende literatuur. Speciale dank ook aan de mensen an het Instituut oor Zeewetenschappelijk Onderzoek (Oostende) oor de ele faciliteiten tijdens mijn bezoeken aan de bibliotheek.

Summary

During the months of August and September 1996 many specimens of the hydromedusae *Nemopsis bachei* and *Eucheilota maculata* were caught at the east-coast of Belgium (Zeebrugge) and some at the adjacent seaside place Cadzand in The Netherlands. *E. bachei* is the first record in Belgian waters and possibly also a first ascertainment of the species so far south in the Southern Bight of the North Sea.

As also appears from literature, it does not seem likely that *N. bachei* is indigenous in the North Sea. On the other hand settlement of small temporary populations of hydroid colonies, producing fertile medusae, is not impossible. Perhaps old settlements from late fifties till early seventies in several estuaries from the German Bight could have survived unnoticed up to the present and have supplied the Belgian coast (passing through multiple generations along the Dutch coast ?). Another possible explanation for the invasion-like occurrence is a big supply of young medusae from atlantic origin in the northern North Sea. The persisting N to NW-winds during the first half of 1996, together with a heavy NNW-storm at the end of August could then have drifted the species southward. The prevailing late summer plankton-bloom could also have had an influence on the fact that so many mature individuals reached the Southern Bight. But maybe other unknown reasons, such as introduction by way of navigation (hydroid/medusa/larva) or import with commercial oysters (hydroid), could have played a role herein.

Remarkable concerning the hydroid stage of *N. bachei* is, although the medusa is common along the North American east coast, that no appropriate modern description nor a good picture of the former is given in literature. Only Brooks (1883b), Mayer (1910a) and Kühl (1962, 1972) give general descriptions, the latter added with some photographs and drawings of young development stages of the hydroid. These photographs are however not quite usable for determination purposes. The possibly very small dimensions of the animal (about 1 inch high according to Brooks, but only 0.6 mm height and 0.9 mm tentacle length according to Kühl) could be one of the reasons why the species is lacking in monographs regarding Hydroida. Other discrepancies in the observations of Brooks and Kühl concern the number of tentacles of the hydranth (Brooks : 24, Kühl : 6-14) and the nature of the habitus (Brooks : branched stems, Kühl : solitary hydroid).

In an addendum the new records of *N. bachei* for 1997 along the Belgian coast (Zeebrugge, Oostende) are mentioned. Also recently received complementary data from The Netherlands (Faasse *in lit.*, 1997) are given. From this country finds of 1993 and 1996 now prove to be known from the Eastern-Scheldt (Burghsluis, Zierikzee, Neeltje Jans) and of 1996 and 1997 from the cooling-water inlet of the nuclear power station at Borssele along the Western-Scheldt. These data confirm that the appearance of *N. bachei* in the Southern Bight must have happened a number of years ago, and possibly indicates a more long-term settlement of the hydroid.

As postscript some recommendations of Cornelius (1995), about the use of terminology in literature on hydrozoa, are presented.

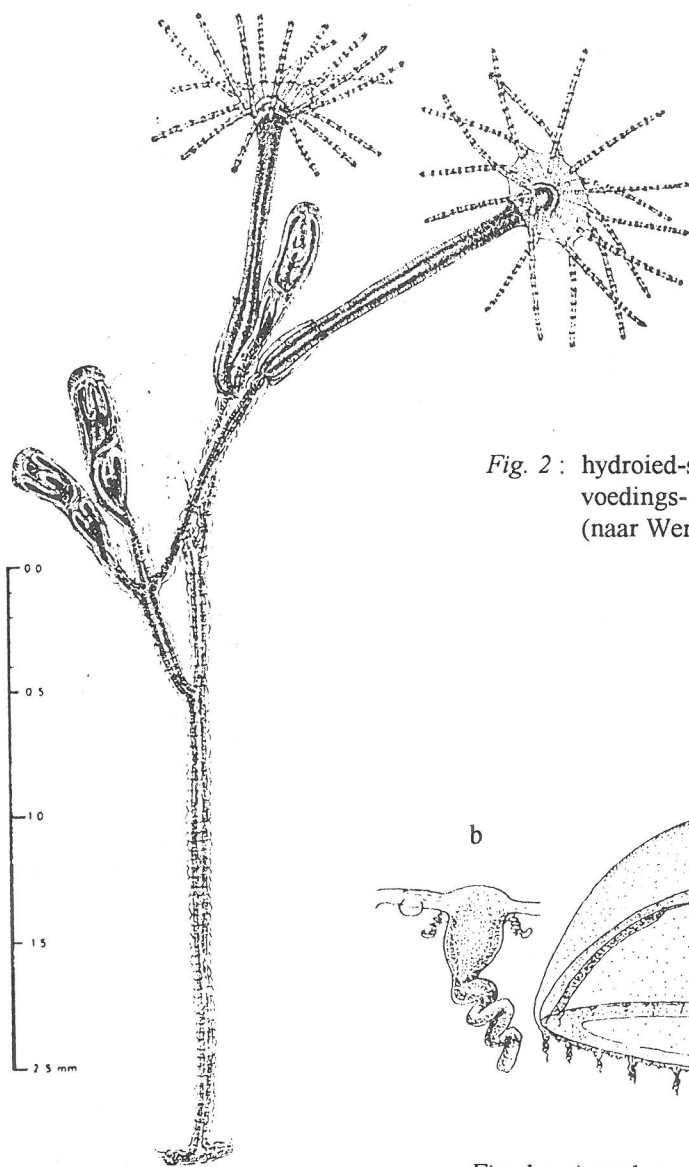
Plaat I. *Eucheilota maculata*

Fig. 2 : hydroïed-stadium, met afbeelding van voedings- en voortplantingspoliepen. (naar Werner, 1968)

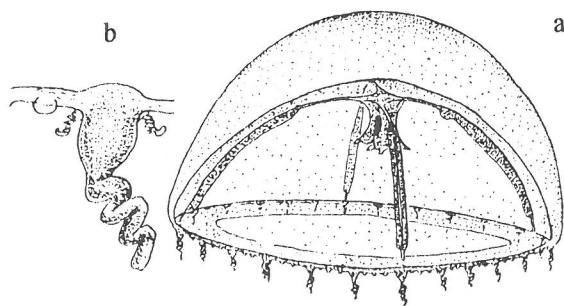


Fig. 1 : a) meduse-stadium
b) detail van tentakel en laterale cirri
(naar Russell, 1963)

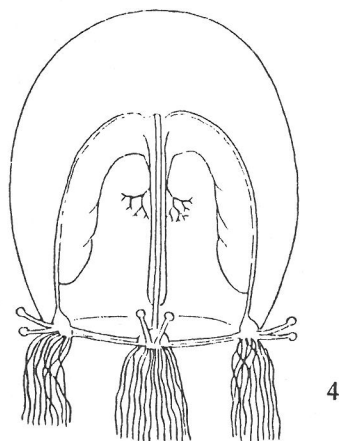
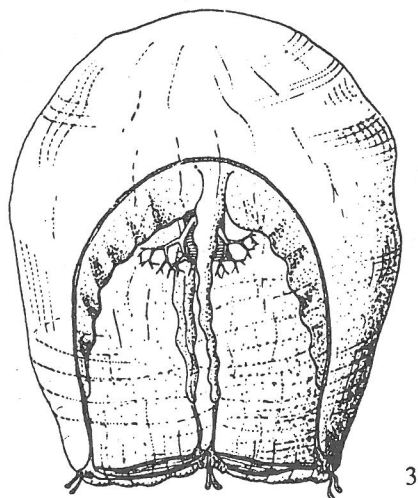
Plaat II. *Nemopsis bachei*

Fig. 3 en 4 : meduse-stadium
(resp. naar Tiffon, 1956 en Russell, 1953b)

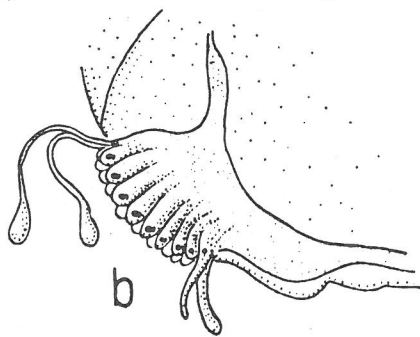
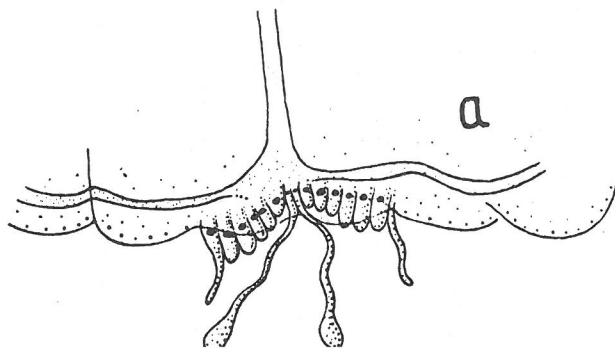


Fig. 5 : detail van de tentakels met netcellen (2) en
gewone tentakels (samengetrokken)
a) vooraanzicht
b) zijaanzicht
(naar Tiffon, 1956)



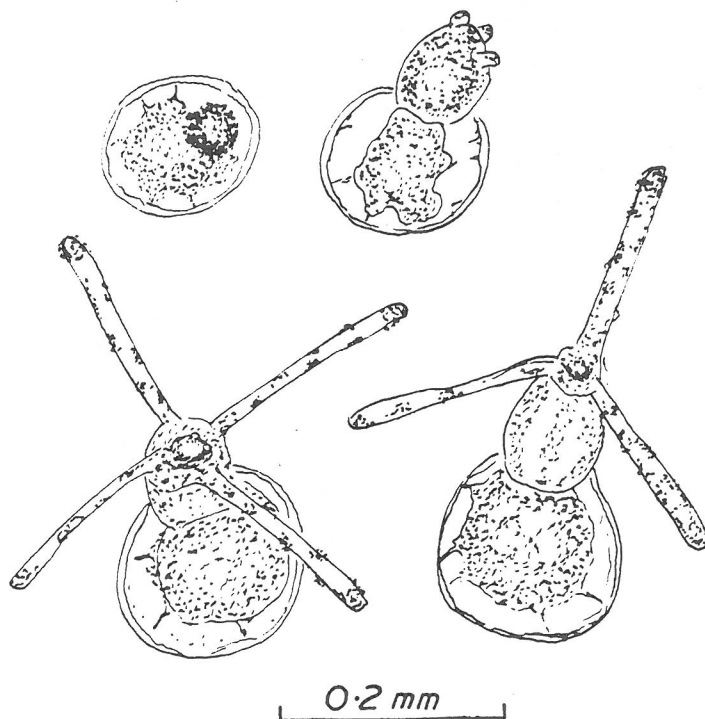
Plaat III. *Nemopsis bachei*

Fig. 6 : ontwikkelingsstadia van de hydroïed (o.a. windmolen-stadium)
(naar Kühl, 1972)

Plaat IV. *Nemopsis dofleini*

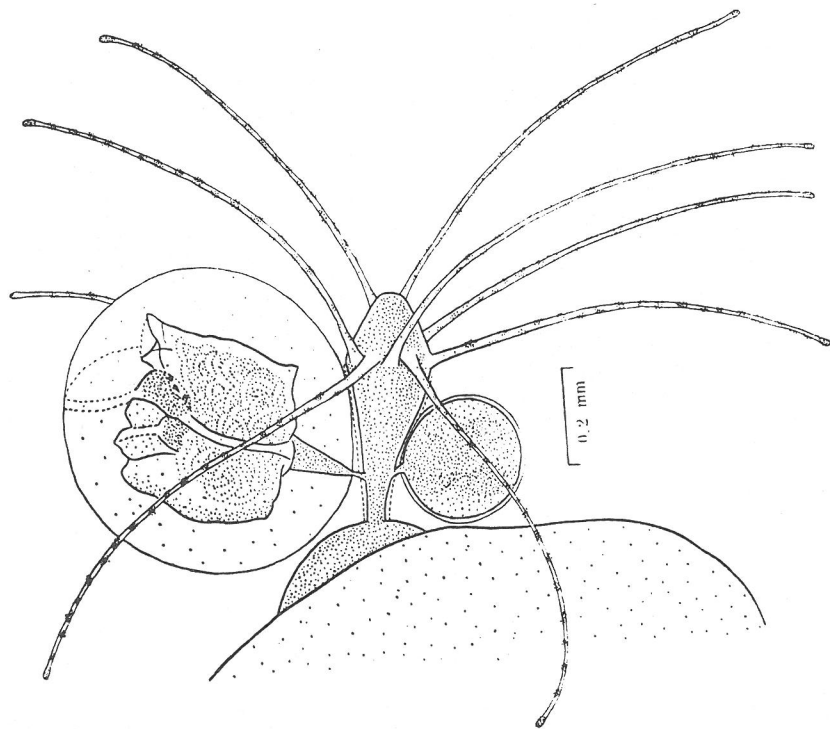


Fig. 7 : hydroïed met 2 meduse-knoppen
(naar Nagao, 1964)

Plaat V.

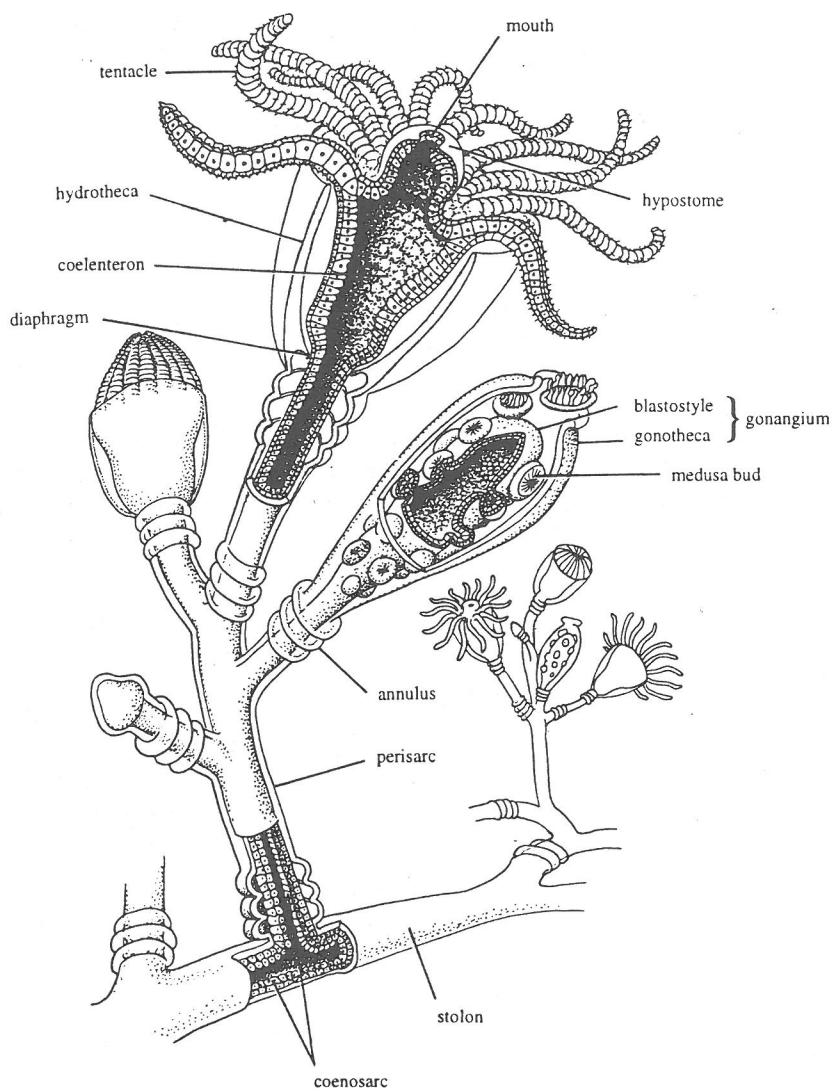


Fig. 8 : algemene kenmerken van thecate hydroïeden (*Obelia* sp.)
(naar Cornelius, 1995 op cit. Kershaw, 1983)

Plaat VI.

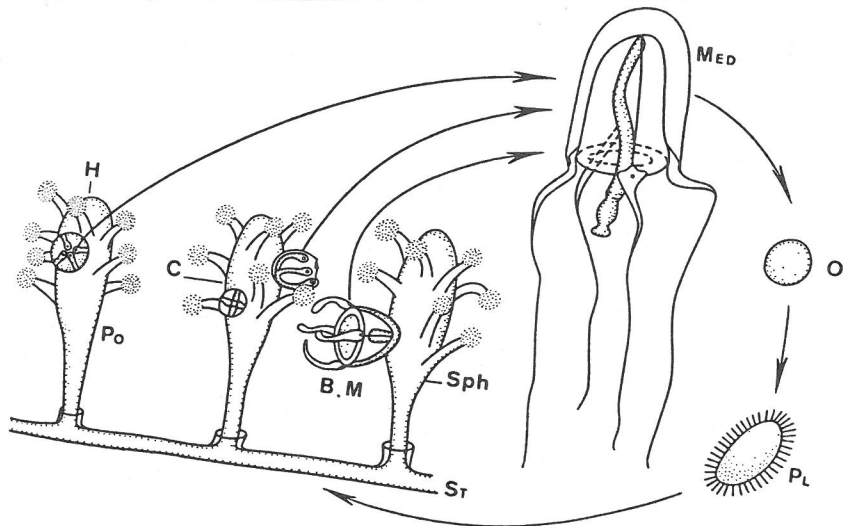


Fig. 9 : voortplantingscyclus van athecate soort (*Sarsia tubulosa*)

Po=poliep, Med=meduse, B.M.=meduse-knop, C=maagsteel, H=hypostoom
O=bevruchte eikel (zygote), Pl=planula, Sph=sphincter (sluitspier), St=stolon (tak)
(naar Bouillon, 1993a)

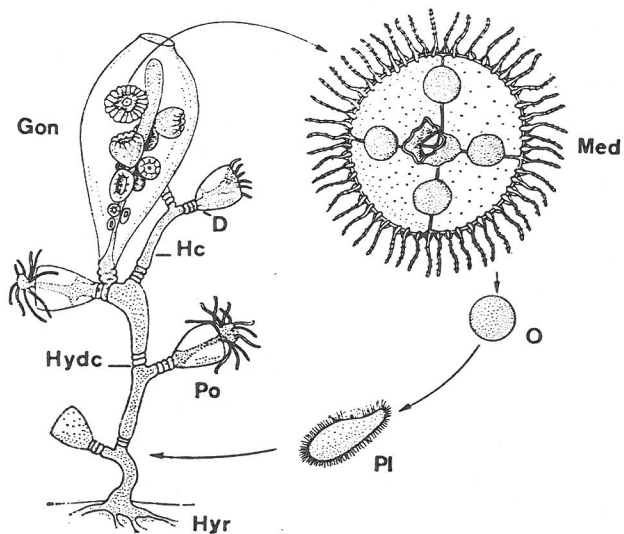


Fig. 10 : voortplantingscyclus van athecate soort (*Obelia geniculata*)

Po=poliep, Med=meduse, D=diafragma, Gon=gonofoor (voortplantingspoliep),
Hc=hydrocladium (zijtak), Hydc=hydrocaulus (hoofdsteel), Hyr=hydrorhiza,
O=zygote, Pl=planula (naar Bouillon, 1993a)

Plaat VII.

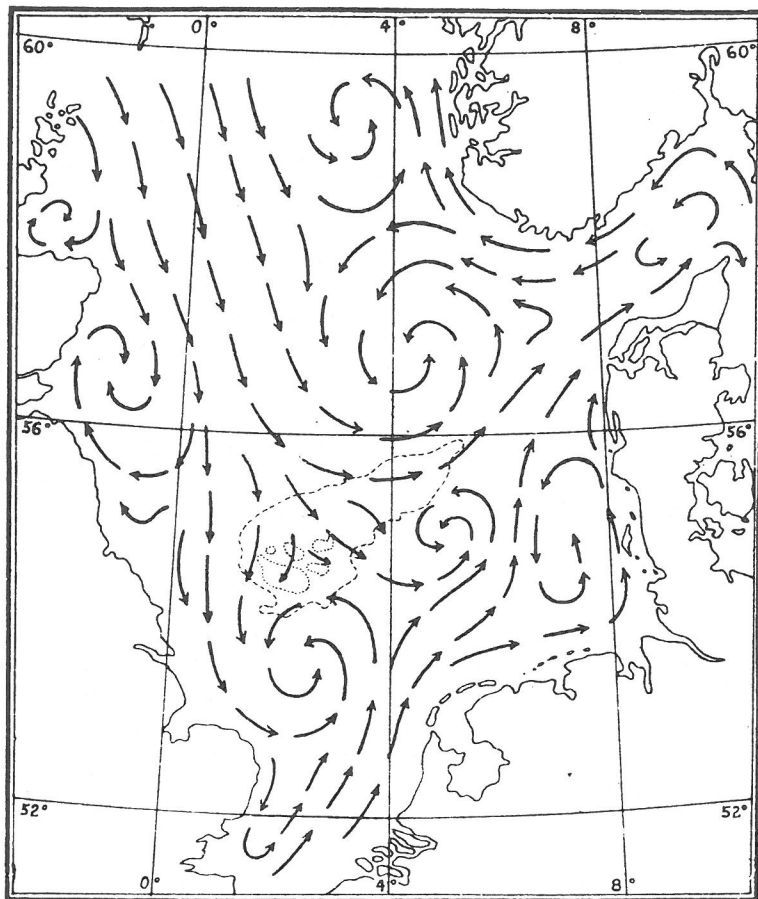


Fig. 11 : gemiddelde oppervlakte-stromingen in de Noordzee voor augustus
(naar Böhnecke, 1922)

Literatuur

- ✧ Allwein, J., 1967. North American hydromedusae from Beaufort, North Carolina.- Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren., 130: 117-136.
- Backhaus, J.O., 1984. Estimates of the variability of low frequency currents and flushing-times of the North Sea.- ICES, C.M./C:24, 1-23.
- ✧ Bigelow, H.B., 1914. Fauna of New England, 12 : List of the Medusae Craspedotae, Siphonophorae, Scyphomedusae, Ctenophorae.- Occ. Papers Boston Soc. Nat. Hist., 7: 1-37.
- Bleeker, J. & S. van der Spoel, 1988. Medusae of the Amsterdam Mid North Atlantic Plankton Expeditions (1980-1983) with description of two new species.- Bijdr. Dierk., 58(2): 227-258.
- Böhnecke, G., 1922. Salzgehalt und Strömungen der Nordsee.- Veröff. Inst. Meeresk. Berlin (N.F.), Reihe A, 10: 1-34, 1 Taf.
- Bouillon, J., 1985. Essai de classification des Hydropolypes-Hydroméduses (Hydrozoa-Cnidaria).- Indo-Malayan Zoology, 2(1): 29-243.
- Bouillon, J., 1993a. Embranchement des Cnidaire (Cnidaria).- In: Grassé, P.-P. (ed.). Traité de Zoologie : Cnidaire, Cténaire.- Paris: Masson, Tome 3, fascicule 2, p. 1-28.
- Bouillon, J., 1993b. Classe des Hydrozoaires.- In: Grassé, P.-P. (ed.). Traité de Zoologie : Cnidaire, Cténaire.- Paris: Masson, Tome 3, fascicule 2, p. 29-416.
- Bousfield, E.L. & A.H. Leim, 1959. The fauna of Minas Basin and Minas Channel.- Bull. Nat. Mus. Canada, 166: 1-30.
- ✧ Brooks, W.K., 1883a. List of Medusae found at Beaufort, N.C., during the summers of 1880 and 1881.- Studies from the Biological Laboratory, John Hopkins University, Baltimore, 2: 135-146.
- ✧ Brooks, W.K., 1883b. Notes on the Medusae of Beaufort, N.C. : part 2.- Stud. Biol. Lab., J. Hopkins Univ., Baltimore, 2: 465-475.
- Brooks, W.K., 1883c. On the origin of alternation of generations in hydro-medusae.- John Hopkins University Circulars, 2: 73; zie ook : The Annals and Magazine of Natural History, (5th ser.), 11(66): 458-459.
- Burke, W.D., 1975. Pelagic Cnidaria of Mississippi Sound and adjacent waters.- Gulf Research Reports, 5(1): 23-38.
- Calder, D.R., 1972. Cnidaria of the Chesapeake Bay.- In: McErlean, A.J., C. Kerby & M.L. Wass (eds). Biota of the Chesapeake Bay.- Chesapeake Science, 13(suppl.): 100-102.
- Campbell, R.D., 1974. Cnidaria.- In: Giese, A.C. & J.S. Pearse (eds). Reproduction of marine invertebrates, volume I : Acoelomate and Pseudocoelomate Metazoans.- New York: Academic Press, p. 133-199.
- Carlton, J.T., 1985. Transoceanic and interoceanic dispersal of coastal marine organisms : the biology of ballast water.- Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 23: 313-371.
- Cooley, N.R., 1978. An inventory of the estuarine fauna in the Vicinity of Pensacola, Florida.- Florida Marine Research Publications, 31: 1-119.

- Cornelius, P.F.S., R.L. Manuel & J.S. Ryland, 1990. Cnidaria.- In: Hayward, P.J. & J.S. Ryland (eds). The Marine Fauna of the British Isles and North-West Europe, volume 1 : Introduction and Protozoans to Arthropods.- Oxford: Clarendon Press, p. 101-180 (part 4).
- Cornelius, P.F.S., 1992. Medusa loss in leptolid Hydrozoa (Cnidaria), hydroid rafting, and abbreviated life-cycles among their remote-island faunae : an interim review.- *Scientia Marina*, 56(2-3): 245-261.
- Cornelius, P.F.S., 1995. North-West European Thecate Hydroids and their Medusae, part 1 : Introduction, Laodiceidae to Haleciidae.- *Synopsis of the British Fauna (N.S.)*, 50: 1-347.
- Denayer, J.-C., 1973. Trois méduses nouvelles ou peu connues des côtes Françaises : *Maeotias inexpectata* Ostrooumov 1896, *Blackfordia virginica* Mayer, 1910, *Nemopsis bachei* Agassiz, 1849.- *Cah. Biol. Mar.*, 14(3): 285-294.
- Edwards, C., 1966. The hydroid and the medusa *Bougainvillia principis*, and a review of the British species of *Bougainvillia*.- *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 46: 129-152.
- Edwards, C., 1968. Water movement and the distribution of hydromedusae in British and adjacent waters.- *Sarsia*, 34: 331-346.
- Fish, C.J., 1925. Seasonal distribution of the plankton of the Woods Hole region.- *Bull. U.S. Bur. Fish.*, 41: 91-179.
- Fraser, J.H., 1968. The overflow of oceanic plankton to the shelf waters of the north-east Atlantic.- *Sarsia*, 34: 313-330.
- Fraser, J.H., 1974. The distribution of medusae in the Scottish area.- *Proc. R.S.E. (B)*, 74(1971/72): 1-25.
- × Gosner, K.L., 1978. A field guide to the Atlantic seashore.- Boston: Houghton Mifflin, 329 p., 64 pl.
- Haeckel, E., 1879. Das System der Medusen. Erster Theil einer Monographie der Medusen.- *Denkschriften der Medicinisch - Naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena*, 1: 1-360 + Atlas, 1-40, Taf. 1-20.
- Haeckel, E., 1880. System der Acraspeden. Erster Theil einer Monographie der Medusen. Zweite Hälfte des Systems der Medusen.- *Denkschr. Med.-Naturwiss. Ges. Jena*, 1: 361-672 + Atlas, 41-80, Taf. 21-40.
- × Hargitt, C.W., 1901. Synopsis of North-American invertebrates : XIV. The Hydromedusae, Part 3.- *The American Naturalist*, 35(410): 575-595.
- × Hargitt, C.W., 1904. The Medusae of the Woods Hole region.- *Bull. Bur. Fisheries*, 24: 23-79, 7 pl.
- Hartlaub, C., 1894. Beiträge zur Meeresfauna von Helgoland : IV. Die Coelenteraten Helgolands.- *Helgoländer wiss. Meeresunters. (N.F.)*, 1(1): 161-206.
- Hartlaub, C., 1897. Beiträge zur Meeresfauna von Helgoland : X. Die Hydromedusen Helgolands, Zweiter Bericht.- *Helgoländer wiss. Meeresunters. (N.F.)*, 2(1): 449-536, Taf. 14-22.

- Hartlaub, C., 1911. Craspedote Medusen, Anthomedusen : Familie III. Margelidae.- In: Nordisches Plankton, Zoologischer Teil, Coelenterata, 1933.- Kiel: Von Lipsius & Tischer, Bd 6, 1(2), 137-235 (herdruk 1964).
- Hartlaub, C., 1918. Craspedote Medusen, Anthomedusen : Familie V. Williadae & Anhang.- In: Nordisches Plankton, Zoologischer Teil, Coelenterata, 1933.- Kiel: Von Lipsius & Tischer, Bd 6, 1(4): 365-418.
- Hernandez-Nicaise, M.-L. & J.M. Franc, 1993. Embranchement des Cténaires : Morphologie, biologie, écologie.- In: Grassé, P.-P. (ed.). Traité de Zoologie : Cnidaire, Cténaires.- Paris: Masson, Tome 3, fascicule 2, p. 994-1056.
- Kramp, P.L., 1919. Medusae, I : Leptomedusae.- The Danish Ingolf-Expedition, 5(8): 1-111, 5 pl.
- Kramp, P.L., 1926. Medusae, II : Anthomedusae.- The Danish Ingolf-Expedition, 5(10): 1-102, 2 pl.
- Kramp, P.L., 1927. The hydromedusae of the Danish waters.- D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter, naturvidensk. Og mathem. Afd., 8 Raekke, 12(1): 1-291.
- Kramp, P.L., 1930. Hydromedusae collected in the south-western part of the North Sea and in the eastern part of the Channel in 1903-1914.- Mém. Mus. r. hist. nat. Belg., 45: 1-55.
- Kramp, P.L., 1933. Craspedote Medusen : Leptomedusen.- In: Nordisches Plankton, Zoologischer Teil, Coelenterata.- Kiel: Von Lipsius & Tischer, Bd 6, 3, 541-602 (herdruk 1964).
- Kramp, P.L., 1939. The Zoology of Iceland - Volume II, part 5b : Medusae, Siphonophora, and Ctenophora.- Copenhagen: Munksgaard, 37 p.
- Kramp, P.L., 1942. The Godthaab Expedition 1928 : Medusae.- Meddelelser om Grönland, 81(1): 1-168.
- Kramp, P.L., 1943. The Zoology of East Greenland : Medusae, Siphonophora, and Ctenophora.- Meddelelser om Grönland, 121(12): 1-20.
- Kramp, P.L., 1947. Medusae, III : Trachylina and Scyphozoa, with zoogeographical remarks on all medusae of the Northern Atlantic.- The Danish Ingolf-Expedition, 5(14): 1-66, 6 pl.
- Kramp, P.L., 1955. A revision of Ernst Haeckel's determinations of a collection of Medusae belonging to the Zoological Museum of Copenhagen.- Deep-Sea Research, 3(suppl.): 149-168.
- Kramp, P.L., 1959. The Hydromedusae of the Atlantic Ocean and adjacent waters.- Dana-Report, 46: 1-283, 2 pl.
- Kramp, P.L., 1961. Synopsis of the medusae of the world.- J. mar. biol. Ass. U.K., 40: 1-469.
- Kramp, P.L. & D. Damas, 1925. Les Méduses de la Norvège : Introduction et Partie spéciale I.- Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren., 80: 217-323, 1 pl.
- Kühl, H., 1957. Ein Neubürger der Elbmündung.- Kosmos, 53(3): 132-133.
- Kühl, H., 1962. Die Hydromedusen der Elbmündung.- Abh. u. Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg (N.F.), 6(Festband): 209-232, 2 Taf.

- Kühl, H., 1964. Veränderungen des Zooplanktons während einer Tide in der Elbmündung bei Cuxhaven.- In: Levring, T. (ed.). Proceedings of the Fifth Marine Biological Symposium, Göteborg.- Göthoburgensia, 3: 113-126.
- Kühl, H., 1971. Die hydromedusen der Wesermündung.- In: Troisième Symposium Européen de Biologie Marine.- Vie et Milieu, suppl. 22 (vol. 2, salle B): 803-810.
- Kühl, H., 1972. Hydrography and biology of the Elbe estuary.- Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 10: 225-309.
- Kühl, H. & H. Mann, 1968. Biologische Bedeutung der Wasserführung eines Tideflusses.- Gewässer und Abwässer, 47: 41-60.
- Kühl, H. & H. Mann, 1969. Ueber das Zooplankton der Unterweser und Wesermündung.- Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh., 12(2): 43-64.
- Kühl, H. & H. Mann, 1971. Ueber Hydrochemie und Plankton der Eidermündung.- Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh., 13: 163-181.
- Le Danois, E., 1913a. Note sur trois nouvelles méduses et liste des coelentérés du plankton, recueillis à bord du Pourquoi-Pas ? dans sa croisière dans les mers du Nord.- Bull. Mus. nat. Hist. Nat. Paris, 19(1): 110-113.
- Le Danois, E., 1913b. Sur les méduses recueillies dans le plankton pendant la croisière d'été 1912 du "Pourquoi-Pas ?" dans les mers du Nord, sous le commandement du Dr. J.-B. Charcot.- Compt. R. hebdomadaire. Séances Acad. Sci. Paris, 156(4): 351-354.
- Le Danois, E., 1913c. Coelentérés du plankton recueillis pendant la croisière océanographique du yacht "Pourquoi Pas ?" dans l'Atlantique nord et l'Océan Glacial (sous le commandement du Dr. Charcot). - Été 1912. -Bull. Soc. Zool. France, 38: 13-25.
- Leloup, E., 1947. Les Coelentérés de la faune Belge.- Mém. Mus. r. hist. nat. Belg., 107: 1-73.
- Leloup, E., 1952. Faune de Belgique : Coelentérés.- Bruxelles: Patr. Inst. r. Sci. nat. Belg., 283 p.
- Maillard, Y.P. & Y. Gruet, 1972. Introduction à l'hydroécologie des marais saumâtres du Bassin du Brivet (Loire-Atlantique).- Congr. nat. Soc. Sav. Nantes, mars 1972, 39 p.
- Mansueti, R.J., 1963. Symbiotic behavior between small fishes and jellyfishes, with new data on that between the stromateid, *Peprilus alepidotus*, and the scyphomedusa, *Chrysaora quinquecirrha*.- Copeia, 1963 (1): 40-80.
- Marshall, S.M., 1925. A Survey of Clyde Plankton.- Proc. R. Soc. Edinburgh, 45(2): 117-141.
- Mayer, A.G., 1910a. Medusae of the world, I : The Hydromedusae.- Washington: Carnegie Institution, Publication 109: 1-230, I-XV, 29 pl.
- Mayer, A.G., 1910b. Medusae of the world, II : The Hydromedusae.- Washington: Carnegie Institution, Publ. 109: 231-498, I-XV, 55 pl.
- Moore, D.R., 1962. Occurrence and distribution of *Nemopsis bachei* Agassiz (Hydrozoa) in the northern Gulf of Mexico.- Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb., 12(3): 399-402.
- Nagao, Z., 1964. The life cycle of the hydromedusa, *Nemopsis dofleini* Maas, with a supplementary note on the life-history of *Bougainvillia superciliaris* (L. Agassiz).- Annotationes Zoologicae Japonenses, 37(3): 153-162.

- × Nutting, C.C., 1899. The hydroids of the Woods Hole region.- Bull. U.S. Fish Comm., 19: 325-386.
- Otto, L., J.A. Adams, M.Y. Adam *et al.*, 1983. Flushing times of the North Sea.- ICES Coop. Res. Report, 123: 1-159.
- Otto, L., J.T.F. Zimmerman, G.K. Furnes, M. Mork, R. Saetre & G. Becker, 1990. Review of the physical oceanography of the North Sea.- *Neth. J. Sea Res.*, 26(2-4): 161-238.
- Petersen, K.W., 1957. On some medusae from the North Atlantic (Papers from the "Dana" oceanographical collection, nr. 48).- *Vidensk. Medd. D. naturhist. Foren.*, 119: 25-45.
- Phillips, P.J., W.D. Burke & E.J. Keener, 1969. Observations on the trophic significance of jellyfishes in Mississippi Sound with quantitative data on the associative behaviour of small fishes with medusae.- *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 98(4): 703-712.
- Purcell, J.F. & D.A. Nemazie, 1992. Quantitative feeding ecology of the hydromedusan *Nemopsis bachei* in Chesapeake Bay.-*Marine Biology*, 113(2): 305-311.
- Ranson, G., 1926. Sur quelques Méduses des côtes de la Manche (Suite et fin).- *Bull. Mus. nat. Hist. Nat. Paris*, 32(5): 296-302.
- Ranson, G., 1934. Révision de la collection des Méduses du Muséum National d'Histoire Naturelle : IV.- *Bull. Mus. nat. Hist. Nat. Paris*, 2e S., 6(1): 68-77.
- Russell, F.S., 1938. The Plymouth offshore medusa fauna.- *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 22(2): 411-439.
- Russell, F.S., 1953a. The medusae of the British Isles : Anthomedusae, Leptomedusae, Trachymedusae and Narcomedusae.-*Cambridge: Cambridge University Press*, 530 p., 35 pl.
- Russell, F.S., 1953b. Hydromedusae : Families Rathkeidae and Bougainvilliidae.- *Fich. Ident. Zooplancton*, 51: 1-4.
- Russell, F.S., 1963. Hydromedusae : Families Campanulariidae, Lovenellidae and Phialellidae.- *Fich. Ident. Zooplancton*, 101: 1-4.
- Russell, F.S., 1970. The medusae of the British Isles, II : Pelagic Scyphozoa with a supplement to the first volume on hydromedusae.- *Cambridge: Cambridge University Press*, 284 p., XI p., 15 pl., 1 pl.s.
- Scheltema, R.S., 1986. On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates : an eclectic overview and summary of problems.- *Bull. Mar. Sci.*, 39(2): 290-322.
- Shih, C.-T., A.J.G. Figueira & E.H. Grainger, 1971. A synopsis of Canadian marine zooplankton.- *Bull. Fish. Res. Board Canada*, 176: 1-264, 1 map.
- × Sumner, F.B., R.C. Osburn & L.J. Cole, 1911. A biological survey of the waters of Woods Hole and Vicinity, part 2, section 3 : A catalogue of the marine fauna.- *Bull. Bur. Fisheries*, 31: 545-794.
- Tesch, J.J., 1912. Over twee merkwaardige Zuiderzee-bewoners.- *De Levende Natuur*, 17(4): 73-79.
- Thiel, M.E., 1932a. Übersicht über die Hydromedusen der Arktis.- In: Römer, F. & F. Schaudinn. *Fauna Arctica*.- *Jena: Gustav Fischer*, Band 6, Lieferung 2, p. 119-158.
- Thiel, M.E., 1932b. Die Hydromedusenfauna des Nördlichen Eismeer in tiergeographischer Betrachtung.- *Archiv f. Naturgeschichte (N.F.)*, 1(3): 435-514.

- Thiel, M.E., 1967. Die Einwanderung der Hydromeduse *Nemopsis bachei* L. Ag. aus dem ostamerikanischen Küstengebiet in die westeuropäischen Gewässer und die Elbmündung.- Abh. u. Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg (N.F.), 12: 81-94.
- Thiel, M.E., 1969. Untersuchungen zur Systematik der Gattung *Nemopsis* (Hydromedusae).- Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst., 66: 71-91, 1 Taf.
- Thurman, H.V., 1990. Essentials of oceanography.- Colombus: Merrill Publishing Company, 398 p.
- Tiffon, Y., 1956. Recherches sur la faune de l'estuaire de la Gironde : II. Présence de *Nemopsis bachei* (Agassiz) dans les eaux saumâtres de la Gironde (Anthoméduse).- Vie et Milieu, 7(4): 550-553.
- van Breemen, P.J., 1908. Verslag van de wetenschappelijke vergadering van 24 november 1906.- Tijdschr. Ned. Dierk. Ver., 2^e serie, deel 10, aflevering 3 (1907), p. xxii-xxiv.
- van Breemen, P.J. & H.C. Redeke, 1907. Bijdrage tot de kennis van de flora en fauna der Zuiderzee.- In: Redeke, H.C. (ed.). Rapport over onderzoekingen betreffende de visscherij in de Zuiderzee ingesteld in de jaren 1905 en 1906, Bijlage 5.- 's Gravenhage: van Cleef, p. 1-21, pl. 37-38.
- van Kampen, P.N., 1922. Hydromedusen, Actinien en Ctenophoren.- In: Redeke, H.C. et al. (eds). Flora en fauna der Zuiderzee.- Den Helder: de Boer, p. 211-213.
- van Soest, R.W.M., 1973. Planktonic Coelenterates collected in the north Atlantic Ocean.- Bijdr. Dierk., 43(1): 119-125.
- Wagenaar Hummelinck, P., 1954. Coelenterata.- In: De Beaufort, L.F. (ed.). Veranderingen in de flora en fauna van de Zuiderzee (thans IJsselmeer) na de afsluiting in 1932.- Den Helder: de Boer, p. 158-168.
- Werner, B., 1968. Polypengeneration und Entwicklungsgeschichte von *Eucheilota maculata* (Thecata-Leptomedusae).- Helgoländer wiss. Meeresunters., 18(1-2): 136-168.
- Winkler, J.T., 1982. The hydromedusae of the Amsterdam Mid North Atlantic Plankton Expedition, 1980 (Coelenterata, Hydrozoa).- Beaufortia, 32(3): 27-56.

H. Consciencestraat, 67
8301 Heist aan Zee