

**Le Cténophore invasif *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz est dans le port
du Havre (Manche orientale) depuis septembre 2005.**

**The invasive Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz is in the harbour
of Le Havre (Eastern English Channel) since September 2005.**

par Gérard Breton¹

Résumé : Le suivi de l'évolution des populations biologiques du port du Havre (Manche Orientale) en plongée subaquatique par les plongeurs de l'association « Port Vivant », a permis de détecter, en septembre 2005, l'introduction d'un Cténophore. D'abord confondu avec *Bolinopsis infundibulum* (O.F. Müller), ce Cténophore, qui s'est rapidement avéré invasif, a été identifié grâce aux photos archivées comme *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz. Sa présence, dès 2005, dans le port du Havre, amènera à reconsidérer l'historique de l'expansion de ce Cténophore en mer du Nord et en Manche.

Summary : The monitoring of the changes in the biological populations of the harbour of Le Havre (Eastern English Channel) by the divers of the association "Port Vivant" using scuba diving, allowed the detection in September 2005 of the introduction of a Ctenophore. For a start misidentified as *Bolinopsis infundibulum* (O. F. Müller), this Ctenophore, which soon appeared to be invasive, was recently correctly identified from archived pictures as *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz. Its presence, as soon as 2005 in the harbour of Le Havre, will lead to reconsider the dates and pathway of its expansion in the North Sea and the Eastern English Channel.

Mots-clés : Cténophore, espèce introduite, espèce invasive, *Mnemiopsis leidyi*, *Bolinopsis infundibulum*, paralytique, port du Havre, Manche orientale.

Keywords: Ctenophore, non-native species, invasive species, *Mnemiopsis leidyi*, *Bolinopsis infundibulum*, paralytic, harbour of Le Havre, Eastern English Channel.

Introduction : l'histoire d'une (ou de plusieurs ?) invasion (s)

Originaire des côtes orientales des Amériques, ce Cténophore opportuniste, qui semble préférer les eaux plutôt froides et littorales, a été cité pour la première fois hors de sa zone d'origine dans la mer Noire en novembre 1982 (Peraladov, 1983 cité par Ivanov et al., 2000 et par Shiganova et al., 2001). La prolifération de ce planctonophage très vorace a entraîné une chute de la productivité et un effondrement drastique des ressources halieutiques, par exemple, la pêche à l'anchois avait pratiquement disparu de mer Noire en 1994 (Viard et Courtet, 2003). *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz envahit la mer Caspienne en 2000 (Ivanov et al., 2000) où son invasion entraîne une chute sévère de la biodiversité (comme il est généralement observé lors d'une invasion : Amara, 2010). Au cours de l'été 2009, il envahit les mers Ligurienne, Tyrrhénienne et Ionienne (Boero et al., 2009) ainsi que les côtes méditerranéennes de l'Espagne (Fuentes et al., 2009).

Entre temps, Oliveira (2007) le signale dans les fjords norvégiens (Oslofjorden) dès 2005, et Tendal et al. (2007) notent que quelques spécimens avaient été vus sur les côtes du Danemark en août 2005, et que le Cténophore y prolifère dès 2006. A Limfjorden (côte ouest du Danemark), au cours de l'été 2007, Riisgård et al. (2007), enregistrent jusqu'à 800 individus/m³. La mer Baltique est à son tour colonisée à partir d'octobre 2006 (Javidpour et al., 2006 ; Hansson, 2006).

Faasse et Bahya (2006) signalent que *Mnemiopsis leidyi* est présent aux Pays-Bas depuis 2002, peut-être depuis la fin des années 90. On le retrouve sur les côtes belges en août 2007 (Ginderdeuren et al., 2012) puis en 2009 sur les côtes françaises de la mer du Nord entre Dunkerque et Calais. Devant les nuisances que pourrait entraîner son expansion sur les côtes belges, néerlandaises, françaises et

¹ Association Port Vivant et 6 rue des Réservoirs. F-76600 Le Havre. gerardbreton@free.fr.

britanniques, un programme de recherche internationale Interreg IV-2 mers MEMO sur les « méduses » envahissantes de la Manche et de la mer du Nord est lancé (<http://www.ifremer.fr/manchemerdunord/Unite-Halieuistique-Boulogne-sur-Mer/Axes-de-recherche/Ecologie-halieuistique/Projets-de-recherche-associes/MEMO>). Devant l'intérêt halieuistique, la presse locale aussi bien que la presse nationale se font l'écho de ces recherches (Court, 2011 ; Danger, 2011 ; voir aussi *MEMO Bulletin*, 01/2012).

Mnemiopsis leidy est repéré en Manche orientale à Tatihou (Cotentin) en septembre 2011 (Chevallier, 2011) et la même année en baie de Seine (Antajan, in litt.).

Présence de *Mnemiopsis leidy* dans le port du Havre depuis septembre 2005

L'association Port Vivant, créée en 2005, étudie, en plongée subaquatique en scaphandre autonome la faune et la flore des milieux paraliques et en particulier des ports, notamment du port du Havre. Regroupant des plongeurs développant un intérêt pour la biologie marine, l'association a organisé quelques plongées dans les bassins du port du Havre en 2005, puis, progressivement, jusqu'à une quarantaine de plongées en 2011. Chaque plongée regroupe jusqu'à une vingtaine de plongeurs et fait l'objet d'un compte rendu illustré, à diffusion interne. En effet, au cours de chacune des plongées, de nombreux clichés sont pris et archivés. En plus de l'enrichissement de l'inventaire faunistique et floristique (environ 350 taxons recensés en 2005 (Breton, 2005b), 450 aujourd'hui), cette pratique permet de repérer de nombreuses espèces introduites et/ou invasives.

Ce sont par exemple, dans l'ordre d'arrivée (date de première observation, les introductions antérieures à 1997 ne sont pas mentionnées) :

- le Polychète *Hydroides exoensis* Okuda : février 1997 (Breton & Vincent, 1999),
- le Bryozoaire *Tricellaria inopinata* d'Hondt & Occipinti Ambrogi : janvier 2003 (Breton & d'Hondt, 2005),
- l'Amphipode *Caprella mutica* Schurin : fin 2004 (Breton, 2005a) mais possiblement présent depuis 1995,
- le Tunicier *Botrylloides violaceus* Oka : juin 2005 (Breton, 2005b),

- la Rhodophycée *Caulacanthus okamurai* Yamada, comme *Caulacanthus ustulatus* (Mertens) Kützing : novembre 2006 (Le Duff, Breton & Ar Gall, 2008),

- la Rhodophycée *Heterosiphonia japonica* Yendo : janvier 2007,

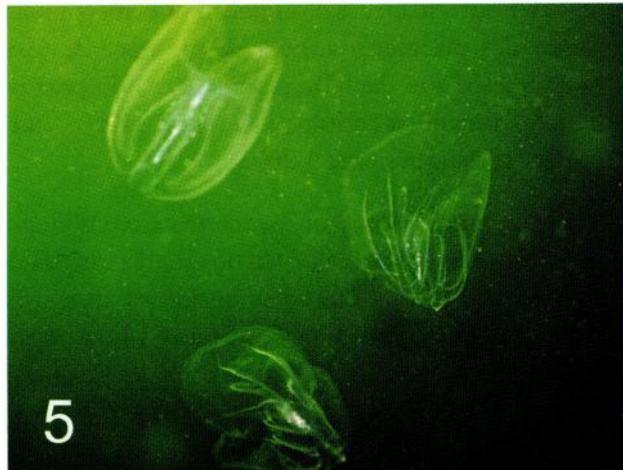
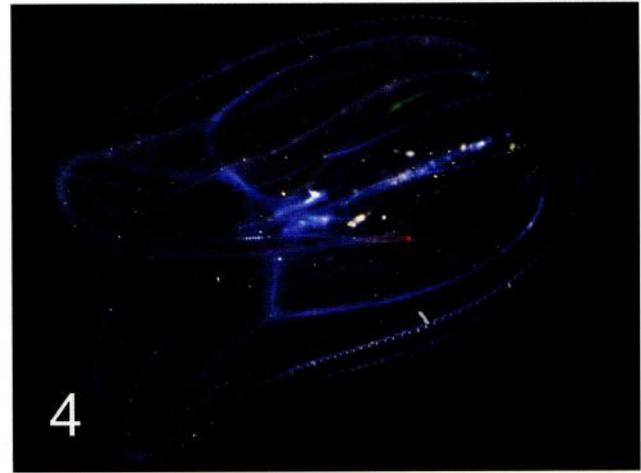
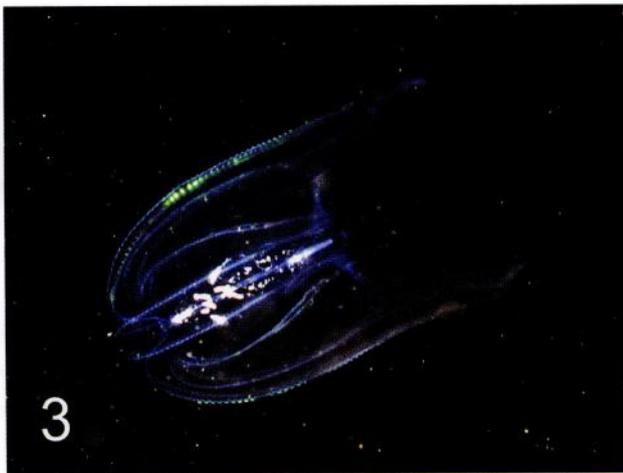
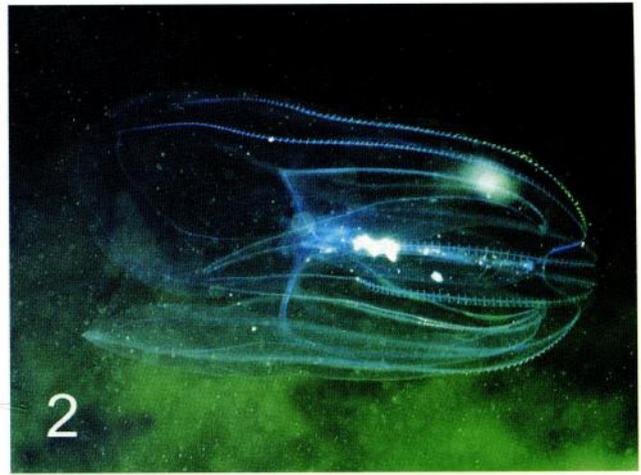
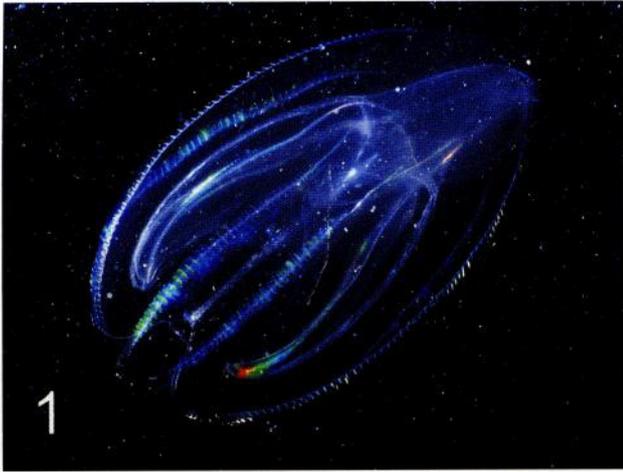
- la Rhodophycée *Polysiphonia morowi* Harvey (mai 2009).

Beaucoup de ces espèces introduites sont considérées comme invasives, lorsque les espèces indigènes, voisines ou occupant une niche écologique proche ont périclité (*Hydroides exoensis*, *Caprella mutica*). D'autres ont connu des phases d'expansion « explosive », entrecoupées de phases de rémission (*Didemnum vexillum* Kott).

La première observation de notre Cténophore est faite le 25 septembre 2005, plusieurs individus de 3 à 8 cm sont observés et recueillis, puis photographiés en aquarium (fig.1). L'espèce est alors identifiée comme *Bolinopsis infundibulum* (O. F. Müller), et c'est sous ce nom que Breton (2005b) le cite brièvement dans une « addition sur épreuve », puis dans les comptes rendus de plongée ultérieurs de l'association Port Vivant. Faasse & Bayha (2006) signalent qu'une confusion avec *Bolinopsis infundibulum* pourrait être à l'origine d'une méconnaissance des premières années de présence de *Mnemiopsis leidy* aux Pays-Bas. Dans le cas du port du Havre, aucune mention ni de l'une ni de l'autre espèce n'est antérieure à 2005.

Ce n'est que récemment que cette erreur d'identification a été corrigée, 17 clichés représentatifs de notre Cténophore, couvrant toutes les années de 2005 à 2011, soumis à O. Oliveira et à E. Antajan, ont été formellement identifiés comme *Mnemiopsis leidy*.

Le tableau 1 donne le relevé des observations pour les bassins du port du Havre et pour le port d'Antifer, beaucoup moins exploré. Annuellement, les premières observations se font en septembre (2005, 2006), juillet (2007-2009), octobre (2010) et juin (2011). La prolifération est maximale en été, les dernières observations se font en général en octobre, mais pendant les hivers 2007-2008 et 2010-2011, quelques individus sont encore croisés en janvier ou en février. Ce sont les bassins à flot anciens qui fournissent le plus fort contingent d'observations (mais ce sont également les plus fréquemment explorés) (fig. 1, 3, 5), mais notre



Figures 1-5 : *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, port du Havre, Manche Orientale.

Les références en HC sont celles de la photothèque de Port Vivant.

Fig. 1 : Bassin Vauban-est, 25.09.2005 (en aquarium). HC 05.11.

Fig. 2 : Grande forme de radoub (Forme VII), 14.07.2008. HC 08.12.

Fig. 3 : Bassin de la Barre, 10.07.2011. HC 17.07.

Fig. 4 : Darse de l'Océan, 26.07.2011. HC 17.13.

Fig. 5 : Bassin de la Barre, 10.07.2011. HC 17.08.

Cténophore a également été observé dans les bassins de marée (fig. 2) et dans les plans d'eau à niveau constant de l'arrière-port (fig. 4). Le port du Havre constitue un exemple de domaine paralytique (sensu Guélorget et Perthuisot, 1983, 1984) en climat tempéré (Breton, 2005b). *Mnemiopsis leidyi* a été observé dans les zones II à V du paralytique, les blooms les plus spectaculaires se produisant dans les zones III et IV (tableau 1). Le Port d'Antifer, avec le très bon renouvellement de son eau, est classé en zone I du paralytique.

Nuisances et perspectives

Les nuisances engendrées par *Mnemiopsis leidyi* sont maintenant bien connues : planctonophage vorace, il concurrence tous les autres planctonophages, et, dans la chaîne alimentaire, tous ceux qui s'en nourrissent. Au-delà du désordre écologique et de l'appauvrissement de la biodiversité (Viard & Comtet, 2009 ; Amara, 2010), l'impact sur la pêche peut s'avérer majeur et catastrophique (Anon., 2002 ; voir aussi <http://www.ifremer.fr/>

date	site	zone	coordonnées	abondance	remarques : taille, localisation rareté, activité...
25 09 05	Vauban – Est Quai Frissard	III	49°29' 30"N ; 0° 07' 49" E	+++	3 à 8 cm, près du fond
08 10 05	Vauban - Ouest	III	49°29' 23"N ; 0° 07' 16" E	+++	
09 09 06	Citadelle	III	49°29' 11"N ; 0° 07' 02" E	+	
10 09 06	Moselle - W	IV	49°29' 15"N ; 0° 10' 02" E	++	
08 10 06	Vauban – Est	III	49°29' 30"N ; 0° 07' 49" E	+	
22 07 07	Citadelle	III	49°29' 11"N ; 0° 07' 02" E	+++	
07 & 08 08 07	Citadelle	III	49°29' 11"N ; 0° 07' 02" E	+++	1 à 6 cm
19 08 07	Antifer port de service	I	49°39' 04"N ; 0° 09' 02" E	++	
09 09 07	Forme VII	II-III	49°28' 34"N ; 0° 07' 08" E	+	
08 & 15 09 07	Moselle - W	IV	49°29' 15"N ; 0° 10' 02" E	+++	
09 10 07	Citadelle	III	49°29' 11"N ; 0° 07' 02" E	++	Fête de la Science
12 10 07	Citadelle	III	49°29' 11"N ; 0° 07' 02" E	++	Fête de la Science
16 12 07	Barre	III	49°29' 12"N ; 0° 07' 44" E	+	1 individu vu par 1 palanquée
27 01 08	Vauban – Est	III	49°29' 30"N ; 0° 07' 49" E	+	1 individu
14 07 08	Forme VII	II-III	49°28' 34"N ; 0° 07' 08" E	+	« fait son apparition »
15 08 08	Forme VII	II-III	49°28' 34"N ; 0° 07' 08" E	+	
23 08 08	Forme VII, nuit	II-III	49°28' 34"N ; 0° 07' 08" E	+++	1 à 5 cm
25 07 09	Vauban – Est	III	49°29' 30"N ; 0° 07' 49" E	++	Dont quelques individus de grande taille
25 & 26 07 09	Vauban - Ouest	III	49°29' 23"N ; 0° 07' 16" E	+++	actifs de nuit comme de jour
31 07 09	Vauban – Eure	III	49°29' 20"N ; 0° 07' 23" E	+++	
05 09 09	Vauban – Eure nuit	III	49°29' 20"N ; 0° 07' 23" E	+++	Individus de toutes tailles dans toute la colonne d'eau
27 09 09	Forme III	IV	49°29' 07"N ; 0° 06' 59" E	+	1 individu, petit
23 & 24 10 10	Barre	III	49°29' 12"N ; 0° 07' 44" E	+++	
27 02 11	Barre	III	49°29' 12"N ; 0° 07' 44" E	+	1 individu
12 06 11	Citadelle	III	49°29' 10"N ; 0° 07' 05" E	+	
02 07 11	Barre, nuit	III	49°29' 12"N ; 0° 07' 44" E	+	
09 07 11	Citadelle, nuit	III	49°29' 10"N ; 0° 07' 05" E	+++	
10 07 11	Barre	III	49°29' 12"N ; 0° 07' 44" E		Très abondant, localement 100 à 200 ind/m ³ , 0,5 à 3 m au dessus du fond
10 07 11	CCM Cimenterie	IV	49°27' 45"N ; 0° 19' 20" E	+	
23 07 11	Antifer port de service	I	49°39' 04"N ; 0° 09' 02" E	+++	Toute la tranche d'eau, toutes les tailles
26 07 11	Darse Océan W	III	49°28' 09"N ; 0° 10' 26" E	+++	Toute la tranche d'eau, toutes les tailles
26 07 11	CCM, MTV3	IV	49°27' 56"N ; 0° 15' 07" E	++	Toute l'épaisseur de la tranche d'eau
28 07 11	Digue Sud	I	49°28' 44"N ; 0° 05' 54" E	++	
28 07 11	Darse Pacifique	II	49°28' 09"N ; 0° 10' 27" E		
20 08 11	Atlantique- EDF	II	49°28' 15"N ; 0° 08' 50" E	++	Toute la tranche d'eau, toutes les tailles
24 09 11	Barre	III	49°29' 12"N ; 0° 07' 44" E	+	Toutes les tailles
14 10 11	Barre	III	49°29' 17"N ; 0° 06' 57" E	+	Seulement partie W du bassin, rare
14 10 11	Forme III	IV	49°29' 07"N ; 0° 06' 59" E	++	

Tab. 1 : Relevé des observations de *Mnemiopsis leidy* dans les ports du Havre et d'Antifer, 25 09 2005 à 14 10 2011, d'après les comptes rendus de plongée de Port Vivant. La colonne « zone » indique la zonation dans le domaine paralique sensu Guélorget & Perthuisot (1983, 1984).

manchemerdunord/Unite-Halieu-tique-Boulogne-sur-Mer/Axes-de-recherche/Ecologie-halieu-tique/Projets-de-recherche-associes/MEMO). D'autres activités humaines peuvent être affectées : comme tous les organismes planctoniques gélatineux proliférant (*Aurelia aurita* (Linnaeus), *Pleurobrachia pileus* (O. F. Müller)), il peut être à l'origine de colmatages de stations de pompage d'eau de refroidissement d'installations industrielles, en particulier des centrales électriques littorales.

Discussion

Un certain nombre de particularités de *Mnemiopsis leidy* expliquent son aptitude à proliférer. Capable d'autofécondation (Pianka, 1974, cité par Shiganova et al., 2001), il possède également un pouvoir de régénération efficace : un secteur supérieur à un

quart d'individu peut régénérer un individu entier (Coonfield, 1936, 1937). Planctonophage vorace, il semble n'avoir que peu de prédateurs naturels efficaces. Un autre Cténophore, *Beroe ovata* Bruguère est considéré comme prédateur de *Mnemiopsis leidy*, certains poissons s'en nourriraient, et un Actiniaire, *Edwardsiella* sp., le parasite (Selander et al., 2010). Il est euryhalin et eurytherme. Tout ceci le prédispose à envahir le domaine paralique, dont la production primaire est forte, avec des blooms planctoniques, dont la salinité et la température de l'eau sont variables (Guélorget & Perthuisot, 1983, 1984). L'animal est résistant (au jeûne, à l'absence de lumière, à la pollution chimique) et peut donc très bien être transporté dans les eaux de ballast des navires. Oliveira (2007) évoque cependant la possibilité d'un transport par les courants océa-

niques. Riisgård et al. (2010, 2012) mentionnent une possible exclusion entre les populations du Scyphozoaire *Aurelia aurita* (Linnaeus) et celles de *Mnemiopsis leidyi*. *Aurelia aurita* ne peut pas être considérée comme un prédateur de *Mnemiopsis leidyi* (tout au plus un compétiteur), en effet, ce dernier peut lui échapper après un contact au prix de l'autotomie d'une partie du corps.

Aurelia aurita est présente dans les bassins du port du Havre, en particulier dans les zones III et IV du paraliq où elle peut proliférer. Cependant, ces proliférations sont très irrégulières, et il nous a été impossible de préciser si les proliférations d'*Aurelia aurita* et de *Mnemiopsis leidyi* s'excluaient mutuellement dans les bassins du port du Havre.

La présence de *Mnemiopsis leidyi* dans le port du Havre dès 2005 peut amener à reconsidérer le trajet de son expansion sur les côtes de la Manche et de la mer du Nord : une arrivée en Manche orientale en 2011 par migration vers le sud des populations danoises (2005), néerlandaises (2002) et belges (2007) de la mer du Nord était jusque-là considérée comme probable.

Conclusion

L'importance de l'archivage des documents photographiques (à côté des collections de spécimens, mais *Mnemiopsis leidyi* se détériore rapidement et disparaît en liquide conservateur) est confirmée ici par la correction de l'erreur initiale d'identification, donc in fine, la confirmation de la date d'implantation de *Mnemiopsis leidyi* dans les eaux du port du Havre (Manche orientale) : ce Ctenophore invasif y est établi depuis septembre 2005.

Le trafic maritime, vecteur majeur de **l'introduction** d'espèces étrangères (Viard & Comtet, 2009 ; Amara, 2010) fait d'un port le lieu privilégié d'arrivée de nouvelles espèces. Les particularités du domaine paraliq (Guélorget & Perthuisot, 1983, 1984) font d'un port un lieu privilégié pour **l'implantation**, et parfois le **développement invasif** de ces espèces.

La technique utilisée par les plongeurs de l'association « Port Vivant », l'observation en plongée subaquatique, collecte d'échantillons, et « inventaire photographique » est fructueuse : ses plongeurs biologistes s'avèrent être des sentinelles efficaces pour la détection d'espèces introduites, invasives ou non, et pour le suivi de leur colonisation des bassins portuaires.

Remerciements

L'auteur tient à remercier tout d'abord l'association Port Vivant, et tous ses plongeurs, pour la qualité des observations et des photos sous-marines. Il remercie plus particulièrement Denis et Alain Corthésy, Daniel Ingratta, Ludovic Huriez, Aurélien Berno et l'équipe du SCAF pour l'aide apportée. Il remercie également Helmut Zibrovius, Otto Oliveira et Elvire Antajan pour la fourniture de documentation, l'aide à l'identification ou de fructueuses discussions.

Enfin, le Grand Port Maritime du Havre a toujours encouragé nos travaux. Il en est remercié. Notre gratitude va également au Conseil Général de Seine-Maritime, qui soutient l'activité de l'association Port Vivant, ainsi qu'au GIP Seine-Aval qui a, en 2010-2011, financé un programme de recherches « VIP : Vie Introduite dans les Ports » auquel Port Vivant a participé.

Références

- Amara R. 2010 – Impact de l'anthropisation sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes marins. Exemple de la Manche – Mer du Nord. *VertigoO-la revue électronique des sciences de l'environnement* [en ligne], hors-série 8 (octobre 2010), mis en ligne le 04 octobre 2010, consulté le 23 mars 2012. URL : <http://vertigo.revues.org/10129>; DOI : 10.4000/vertigo.10129.
- Anon. 2012 – [*Mnemiopsis leidyi*]. *Memo Bulletin*, janvier 2012 [1 page].
- Boero F., Putti M., Traitino E., Prontera E. & Piraino S. 2009 – First records of *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) from the Ligurian, Tyrrhenian and Ionian Seas (Western Mediterranean) and first record of *Phyllorhiza punctata* (Cnidaria) from the Western Mediterranean. *Aquatic invasions*, 4, 4: 675-680.
- Breton G. 2005 a – L'amphipode *Caprella mutica* Schurin, 1935, espèce introduite et invasive, abonde dans les bassins à flot du port du Havre (Manche orientale, France). *Bull. Soc. géol. Normandie et Amis Muséum du Havre*, 91, 2, 2004 (2005) : 77.
- Breton G. 2005 b – Le port du Havre (Manche Orientale, France) et ses peuplements : un exemple de domaine paraliq en climat tempéré. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 130, 4 : 382- 423.

- Breton G. & Vincent T. 1999 – Invasion du port du Havre (France, Manche) par *Hydroïdes exoensis* (Polychaeta, Serpulidae), espèce d'origine japonaise. *Bull. trim. Soc. géol. Normandie et Amis Muséum du Havre*, 86, 2 : 33-43.
- Breton G. & d'Hondt J.-L. 2005 – *Tricellaria inopinata* d'Hondt et Occhipinti Ambrogi, 1985 (Bryozoa : Cheilostomatida) dans le port du Havre (Manche Orientale). *Bull. Soc. géol. Normandie et Amis Muséum du Havre*, 91, 2, 2004 (2005) : 67-72.
- Chevallier F. 2011 – *Mnemiopsis*, bioluminescence, turbots et microscope. Actus du labo [en ligne], 4 (sept. – déc. 2011), consulté le 23 mars 2012. URL : [http://tatihou.manche.fr/activites-pedagogiques-actus-labos1%20\(2\).asp](http://tatihou.manche.fr/activites-pedagogiques-actus-labos1%20(2).asp).
- Coonfield B. R. 1936 – Regeneration in *Mnemiopsis leidyi* Agassiz. *Biological Bulletin (Woods Hole)*: 421-428.
- Coonfield, B. R. 1937 – The regeneration of plate rows in *Mnemiopsis leidyi*, Agassiz. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*. 23: 152-158.
- Court M. 2011 – Les méfaits insoupçonnés des méduses, mis en ligne le 09 août 2011, consulté le 23 mars 2012. URL: [http://www.lefigaro.fr/environnement/2011/08/09/01029-20110809ARTFIG00522-les-mefaits-insoupconnes-des-méduses-php](http://www.lefigaro.fr/environnement/2011/08/09/01029-20110809ARTFIG00522-les-mefaits-insoupconnes-des-meduses-php).
- Danger S. 2011 – Un « organisme gélatineux » envahit la mer du Nord, mis en ligne le 16 février 2011, consulté le 23 mars 2012. URL : http://www.lasemainedansleboulonnais.fr/actualite/boulogne/2011/02/16/article_un_nouvel_intrus_dont_les_pecheurs_boulo.shtml.
- Dewarumez, J.-M., Gevaert F., Massé C., Foveau A., Desroy N. & Grulois D. 2011 – *Les espèces marines animales et végétales introduites dans le bassin Artois – Picardie*. UMR CNRS 8187 LOG et Agence de l'eau Artois – Picardie : 140 p.
- Doris 2011 – *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz, 1865), mis en ligne le 06 mars 2011, consulté le 23 mars 2012. URL : http://doris.ffesm.fr/fiche2.asp?fiche_numero=234.
- Faasse M.A. & Bayha K.M. 2006 – The ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 in coastal waters of the Netherlands: an unrecognized invasion? *Aquatic invasions*, 1, 4: 270-277.
- Fuentes V.L., Atienza D., GILI J.M. & Purcell J. 2009 – First records of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 off the NW Mediterranean coast of Spain. *Aquatic invasions*, 4, 4: 671-674.
- Guélorget O. & Perthuisot J.-P. 1983 – Le domaine paralique, expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. *Trav. Lab. Géol.*, 16, Presses de l'École Normale Supérieure : 136 p.
- Guélorget O. & Perthuisot J.-P. 1984 – Indicateurs biologiques et diagnose écologique dans le domaine paralique. *Bulletin d'écologie*, 15, 1 : 67-76.
- Hansson H.G. 2006 – Ctenophores of the Baltic and adjacent Seas – the invader *Mnemiopsis* is here! *Aquatic invasions*, 1, 4: 295-298.
- Ivanov V.P., Kamakin A.M., Ushivtzev V.B., Shiganova T., Zhukova O., Aladin N., Wilson S.I., Harbison G.R. & Dumont H.J. 2000 – Invasion of the Caspian Sea by the comb jellyfish *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora). *Biological invasions*, 2: 255-258.
- Javidpour J., Sommer U. & Shiganova T.A. 2006 – First record of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 in the Baltic Sea. *Aquatic invasions*, 1, 4: 299-302.
- Le Duff M., Breton. G & Ar Gall E. 2008 – *Caulacanthus ustulatus*, la petite algue rouge qui monte, qui monte... *Penn ar bed*, 202, 18/02/2008 : 14-20
- Leppäkoski E. 2007 – *Shipping – the most important vector of aquatic alien species: 21 in Alien species: Environment, Biorisks, Future*. Tifth Environment symposium of the Maj and Tor Nessling Foundation, 18-19/01/2007, Arken, Turku (Finland) [summaries of the communications]: 82 p.
- Madsen C.V. & Riisgård H.U. 2010 – Ingestion-rate method for measurement of clearance rates of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Aquatic invasions*, 5, 4: 357-361.
- Oliveira O.M.P. 2007 – The presence of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Oslofjorden and considerations on the initial invasion pathway to the North and Baltic Seas. *Aquatic invasions*, 2, 3: 185-189.
- Peraladov M. V. 1983 – Some observations on biotain Sudak Bay, Black Sea. Third all Russian conference on marine biology. Kiev, *Naukova Dumka* 1: 237-238 [en russe].

- Pianka H. D. 1974 – *Ctenophora*: 201-265 in A. C. Giese and J. S. Pearse (eds.), *Reproduction of Marine Invertebrates, Volume I: Acoelomate and Pseudocoelomate Metazoans*. Academic Press, New York.
- Riisgård H.U., Barth-Jensen C. & Madsen C.V. 2010 – High abundance of the jellyfish *Aurelia aurita* excludes the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* to establish in a shallow cove (Kertinge Nor, Denmark). *Aquatic invasions*, 5, 4: 347-356.
- Riisgård H.U., Böttiger L., Madsen C.V. & Purcell J.E. 2007 – Invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Limfjorden (Denmark) in late summer 2007 – assessment of abundance and predation effect. *Aquatic invasions*, 2, 4: 395-401.
- Riisgård H.U., Madsen C.V., Barth-Jensen C. & Purcell J.E. 2012 – Population dynamics and zooplankton-predation impact on the indigenous scyphozoan *Aurelia aurita* and the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Limfjorden (Denmark). *Aquatic invasions*, 7, 2: 147-162.
- Selander E., Møller L. F., Sundberg P. & Tiselius P. 2010 – Parasitic anemone infects the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the North East Atlantic. *Biological invasions*, 12: 1003-1009.
- Shiganova T.A., Myrzoian 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 and in other Seas of the Mediterranean Basin. *Marine biology*, 139: 431-445.
- Tendal O.S., Jensen K.R. & Riisgård H.U. 2007 – Invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* widely distributed in Danish waters. *Aquatic invasions*, 2, 4: 455-460.
- 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. *Aquatic invasions*, 7, 2: 163-169.
- Viard F. & Comtet T. 2009 – Déferlante d'invasions dans les milieux marins. *Pour la Science*, dossier n° 65 (oct.-déc. 2009) : 20-25.