

DE MOLKREEFTEN *UPOGEBIA DELTAURA* EN *U. STELLATA* EN GEASSOCIEERDE SOORTEN IN DE NOORDZEE (DECAPODA: UPOGEBIIDAE)

David Tempelman, Godfried van Moorsel & Marco Faasse

In de bodem van de Noordzee leeft een bijzondere groep van kreeften. Zij brengen hun leven door in een ondergronds gangenstelsel: de molkreeften. Het zijn algemene bewoners van het Friese Front, de Oestergronden en de Klaverbank. In, op en bij deze kreeften leven verschillende andere diersoorten: parasitaire pissebedden, een mosdiertje en twee soorten tweekleppigen. Deze bijdrage gaat in op de ecologie van de molkreeften en hun symbionten.

INLEIDING

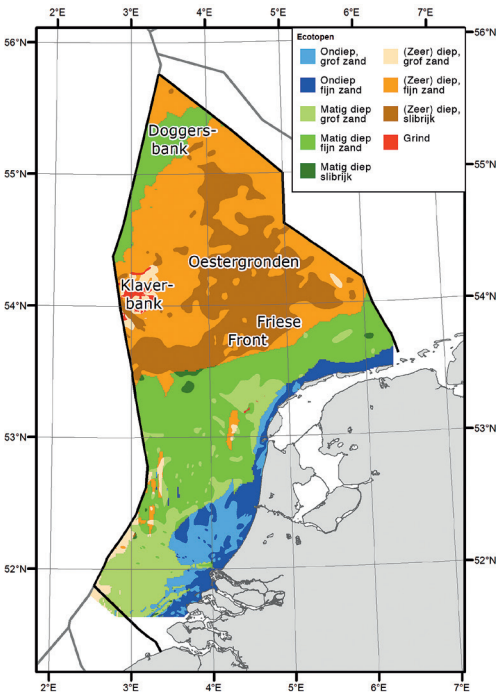
In het diepere (35-50 m) deel van de Nederlandse Noordzee leven meerdere soorten gravende kreeftjes. Het bekendst is het burchtenkreeftje *Callinassa subterranea* (Montagu, 1808), dat een belangrijke rol in het ecosysteem speelt. Deze soort maakt gangenstelsels tot meer dan 80 cm

diep en door haar graafactiviteit wordt de bodem omgewoeld en voorzien van zuurstofrijk water (Witbaard & Duineveld 1989). De soort staat dan ook bekend als ecosysteembouwer (Nickell & Atkinson 1995, Stamhuis 1997). *Pestarella tyrrhena* (Petagna, 1792), een andere vertegenwoordiger uit de familie der Callinassidae, is in dit gebied zeldzamer.



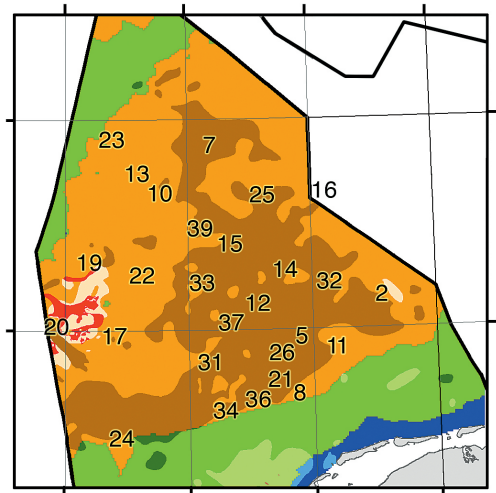
Figuur 1. *Upogebia deltaura* in naar boven gehaald en deels aan boord uitgespoeld bodemslib. Een groep mosdiertjes *Triticella flava* is zichtbaar als een verdikking aan de rechter antenne op ongeveer een kwart van het einde. Friese Front, 16 maart 2006 (MWTl-station OYS34). Foto Godfried van Moorsel.

Figure 1. *Upogebia deltaura* 'on deck' in a boxcore sample. Part of the sediment is still present. A group of the bryozoan *Triticella flava* is visible as a thickening of the right antenna at one quarter of the length from the tip. Frisian Front, 16 March 2006 (MWTl sampling station OYS34). Photo Godfried van Moorsel.



Figuur 2. Kaart van de Noordzee.
Bron: www.noordzeatlas.nl
Figure 2. Map of the North Sea.
Source: www.noordzeatlas.nl

Een andere groep gravende kreeften is de familie *Upogebiidae*. Deze molkreeften (fig. 1) worden geregeld aangetroffen in bodemonsters van de Noordzee, maar wat minder vaak dan *C. subterranea*. In de Noordzee leven twee soorten *Upogebia*, de grote molkreeft *U. deltaura* (Leach, 1815) en de kleine molkreeft *U. stellata* (Montagu, 1808). Er zijn wereldwijd tientallen soorten *Upogebia* bekend (Sakai 2006) en veel daarvan fungeren als gastheer voor andere dieren. Zo ook in de Noordzee, waar twee pissebedden en twee tweekleppigen uitsluitend of bij voorkeur bij *Upogebia* leven. Op beide molkreeften vinden we sinds 2006 ook een mosdiertje, dat daarvoor nog niet uit de Nederlandse Noordzee was gemeld. Dit vormde de aanleiding om beide molkreeftjes en de soorten die daarmee geassocieerd zijn nader onder de aandacht te brengen. We maken vooral



Figuur 3. Detailkaart van de Oestergronden met MWTL-stations waar *Upogebia* is aangetroffen (1990-2010).
Bron: www.noordzeatlas.nl
Figure 3. Map of the Oyster Grounds MWTL sampling stations where *Upogebia* has been collected (1990-2010).
Source: www.noordzeatlas.nl

gebruik van gegevens uit het programma Monitoring van de Waterstaatkundige Toestand des Lands (MWTL, zie kader), maar ook van data uit andere studies.

MOLKREEFTEN *UPOGEBIA*

Herkenning

Molkreeften zijn grote, geelgrijze tot lichtbruine gravende kreeften, van andere kreeftenfamilies te onderscheiden doordat alleen het eerste paar poten scharen draagt. Het onderscheid tussen de twee *Upogebia*-soorten is eenvoudig. *Upogebia stellata* bezit één of twee stevige stekels in de oogkas (orbital spines, fig. 5). Deze stekels ontbreken bij *U. deltaura* (Ngoc-Ho 2003). *Upogebia deltaura* wordt ook groter (totale lengte 80 mm, zelden 150 mm) dan *U. stellata* (50 mm).

Verspreiding

De molkreeften en ermee geassocieerde soorten leven op de Oestergronden, het Friese Front en in

mindere mate op de Klaverbank (fig. 6, 7). In het kader van de MWTL werd nooit een *Upogebia* gevonden buiten de 42 stations in dit gebied (aangeduid met de code OYS, fig. 3). Zelden spoelt er wel eens een *Upogebia* aan en soms zijn ze te vinden op visafslagen als bijvangst. Van de beide molkreeften is *U. deltaura* het algemeenst. De soort werd aangetroffen op 20 van de 42 stations en in 17% van de 672 OYS-monsters die tussen 1996 en 2012 werden genomen (fig. 6, tabel 1). Soms werd de soort bijna elk jaar gevonden, zoals op de stations OYS11 en OYS21, maar op 10 stations hooguit drie maal.

Upogebia stellata is veel schaarser: in de genoemde periode werd zij aangetroffen in 4,3 % van de 672 monsters, maar wel op 15 van de 42 stations (fig. 7, tabel 1). Daaronder zijn ook enkele noordelijke stations, waar *U. deltaura* nooit werd gevonden (OYS07, OYS19 en OYS22). Meer zuidelijk op het Friese Front is de soort schaars in vergelijking met *U. deltaura*.



Figuur 4. De inhoud van een boxcorer, nog niet uitgespoeld. Hierin werden enkele exemplaren van *Upogebia deltaura* aangetroffen. Oestergronden, februari 2002.

Foto David Tempelman.

Figure 4. Contents of a boxcore sample, still intact.

In this sample, several individuals of *Upogebia deltaura* were present. Oyster Grounds, February 2002.

Photo David Tempelman.

HET MWTL-PROJECT

In opdracht van Rijkswaterstaat wordt in het kader van de Monitoring van de Waterstaatkundige Toestand des Lands (MWTL) sinds 1996 in de Noordzee een vast meetnet van 100 locaties onderzocht op de samenstelling van het sediment en de bodemdierengemeenschap. Een dergelijk meetnet is nodig omdat de bodem van het Nederlandse deel van de Noordzee niet homogeen is. Onderzoek in het kader van de MWTL laat dit duidelijk zien. Langs de kust, in de Zuidelijke Bocht en op de Doggersbank is de bodem zandig. Dat geldt ook voor het gebied direct noordelijk van de Waddeneilanden. Ten noorden hiervan ligt het Friese Front, de overgang naar de diepere Oestergronden. Oesters komen op de Oestergronden niet meer voor, maar het gebied heeft wel een rijke bodemfauna. In deze gebieden bestaat de bodem uit stevig slib. Een afwijkend bodemtype met grind en stenen bevindt

zich op de Klaverbank, op de grens van het Nederlandse en Engelse deel van de Noordzee (fig. 2). Overigens wordt de Klaverbank niet bemonsterd in het kader van de MWTL.

Op elk van de MWTL stations wordt met behulp van een bodemhapper ('boxcorer') een stukje zeebodem (monsteroppervlak: 0,078 m², ruim een A4'tje) (zie fig. 4) naar boven gehaald, gezeefd en later in laboratoria uitgezocht.

Op de locaties waar *Upogebia* leeft penetreert de bodemhapper ongeveer 20-30 cm diep in de bodem. In de periode 1996-2010 geschiedde deze bemonstering jaarlijks. Vanaf 2012 wordt het onderzoek eens per drie jaar uitgevoerd. Er zijn in deze periode meer studies gedaan naar het leven in de Noordzeebodem, maar nog altijd is de MWTL-dataset een van de meest waardevolle bronnen voor informatie over het benthos in dit grootste natuurgebied van ons land.

Tabel 1. Aantal maal dat de soorten zijn aangetroffen op de 42 MWTL stations en in monsters in het gebied van de Oestergronden en Friese Front in de periode 1996-2012 (excl. 2011). De 15 OYS-stations waarin de soorten niet werden gevonden staan niet in de tabel.

Table 1. Number of times treated species have been recorded on the 42 MWTL sampling stations and samples in the Oyster Grounds area over 1996-2012 (excl. 2011). 15 OYS sampling stations, where none of the species were recorded, have been omitted from this table.

Station	<i>Upogebia deltaura</i>	<i>Upogebia stellata</i>	<i>Gyge branchialis</i>	<i>Triticella flava</i>	<i>Lepton squamosum</i>	<i>Hemilepton nitidum</i>
OYS02						1
OYS05	3				2	2
OYS07		1			1	
OYS08	11			1	6	2
OYS10						1
OYS11	15	2	2	3	6	4
OYS12	9	2		3	2	
OYS13						1
OYS14	3	1			1	
OYS15	5	4		1	1	1
OYS16	2	4		1	1	1
OYS17	1			1		
OYS19		1			1	
OYS20	3	1			2	1
OYS21	15	1	1	3	8	2
OYS22						2
OYS23		1				
OYS24	1					
OYS25	2	2				1
OYS26	6	1			5	
OYS31	10			1	1	1
OYS32	2	1		2	1	
OYS33	2	3				
OYS34	8			1	4	2
OYS36	11		1	2	2	1
OYS37	7	4		1	4	1
OYS39	1					1
totaal aantal stations	42	42	42	42	42	42
waarvan met soort	20	15	3	≥12	17	17
presentie (stations)	48%	36%	7%	≥29%	40%	40%
periode	1996-2012	1996-2012	1996-2012	2008-2012	1996-2012	1996-2012
aantal jaar aanwezig in periode	16	16	3	4	16	16
totaal aantal monsters in periode	672	672	672	168	672	672
waarvan met soort	117	29	4	≥20	48	25
presentie (monsters)	17%	4%	1%	≥12%	7%	4%



Figuur 5. *Upogebia stellata* met karakteristieke stekel (pijl) in de oogkas, achter het oog.

Foto David Tempelman.

Figure 5. *Upogebia stellata* with characteristic orbital spine (arrow), behind the eye. Photo David Tempelman.

Uit de MWTL-data blijkt dat beide soorten sinds het begin van de jaren 1990 jaarlijks aanwezig zijn in het Nederlandse deel van de Noordzee, echter *U. stellata* ontbreekt om onduidelijke redenen in de periode 1994-1998. *Upogebia* wordt ook in België gevonden. Degraer et al. (2006) noemen in hun macrobenthos atlas naast *U. deltaura* ook *U. pusilla* (Petagna, 1792). De laatste soort, ook met een stekel aan de rand van de oogkas, is echter een mediterrane soort, die niet noordelijker lijkt voor te komen dan Bretagne (Ngoc-Ho 2003). Mogelijk is *U. pusilla* in België verward met *U. stellata* die wel weer wordt vermeld in de Belgische soortenlijst van Vandepitte et al. (2010).

Sediment

Daan et al. (2001) melden dat *Upogebia*-soorten op het Nederlands Continentale Plat uitsluitend worden gevonden op het Friese Front en de Oestergronden, bij slibgehalten die hoger liggen dan 15% en bij een mediane korrelgrootte van minder dan 200 µm, oftewel heel fijn zand. Verspreidingskaarten bevestigen de aanwezigheid van de molkreeften in deze gebieden (Adema et al. 1982, Lindeboom et al. 2008), maar fig. 6 en 7 laten zien dat beide soorten ook voorkomen op de Klaverbank (Van Moorsel 2003). Daar komen zij

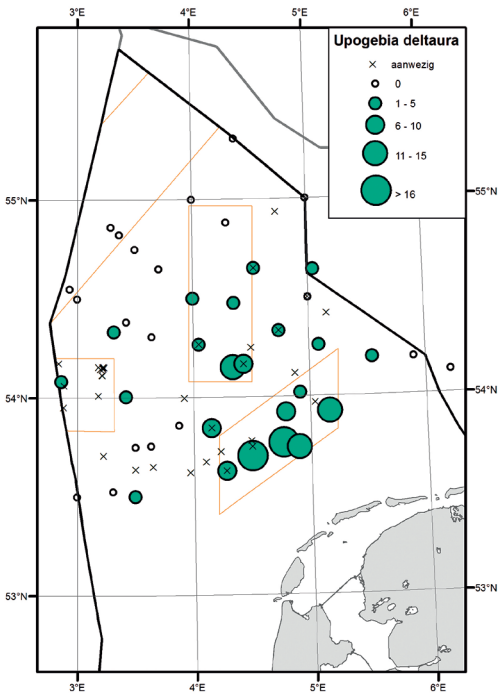
ook voor in grofzandige monsters met een hoog grindgehalte. De habitat is dus ruimer dan gesuggereerd door Daan et al. (2001). Dit wordt bevestigd door Tunberg (1986) die *Upogebia* ook meldt van grof en slibarm zand. Dat de molkreeften ontbreken in fijn, slibarm zand komt waarschijnlijk omdat molkreeften daar geen stabiel hol kunnen onderhouden.

Dichtheid en voortplanting

In de bodemonsters die werden verzameld binnen de MWTL werden bijna alleen grote, volwassen dieren aangetroffen. Dit houdt verband met de bemonsteringsperiode; de monsters werden bijna allemaal in maart verzameld. Een molkreeft wordt in één jaar volwassen en wordt, ondanks zijn grootte, maximaal drie jaar oud. Het voortplantingsseizoen duurt van mei tot september (MESL 2008). Dit verklaart de afwezigheid van juvenielen in maart. Indien aanwezig bevat een bodemhap vaak slechts een enkele molkreeft. Soms zijn het er echter wel vijf, wat bij een monsteroppervlak van 0,078 m² een berekende dichtheid van 64 dieren per m² zou betekenen. Dat lijkt erg veel voor een dier van gewoonlijk 5 cm lang. Een hoog aantal in een monster duidt waarschijnlijk eerder op een geclusterd voorkomen.

Upogebia deltaura is binnen de MWTL alleen op het Friese Front en de Oestergronden aangetroffen. Over dit hele gebied zijn gemiddeld circa 5 individuen per m² gevonden. Dit zal een onderschatting zijn, omdat sommige exemplaren te diep zitten om in de boxcorer terecht te komen. Dit geldt met name in de winter en het voorjaar. In een Zweedse studie bleek dat de dieren in april tussen de 30 en 40 cm diep zaten, maar in augustus nooit dieper dan 20 cm (Tunberg 1986).

Op de Klaverbank was het record aantal 70 *U. deltaura* in één monster: een adult exemplaar met 69 juvenielen (Van Moorsel 2003). Omdat hier later in het jaar werd gemonsterd, namelijk juli-september kan echter niet gesteld worden dat de aantallen hier hoger zijn dan op het Friese Front en de Oestergronden. Daar werd immers



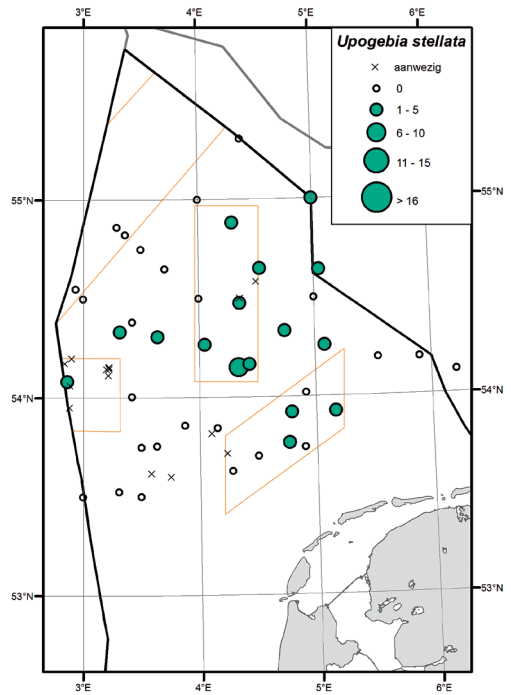
Figuur 6. Verspreiding van de grote molkreeft *Upogebia deltaura* (1986-2012). De grootte van de stip geeft het aantal jaren aan dat de soort op een MWTL-station is aangetroffen. Indien de soort op andere locaties is aangetroffen, is dit met x ('aanwezig') genoteerd.

Figure 6. Distribution of *Upogebia deltaura* (1986-2012). The size of the dots represents the number of years in which the species was present at an MWTL sampling station. When the species was found at other sampling stations this is indicated with an x ('aanwezig').

gemonsterd in een periode dat er geen juvenielen aanwezig waren. Overigens is het door de aard van het substraat is zeer moeilijk om op de Klaverbank kwantitatieve monsters te nemen; met de hier gebruikte Hamonhapper wordt alleen de bovenste 10-15 cm van de bodem bemonsterd.

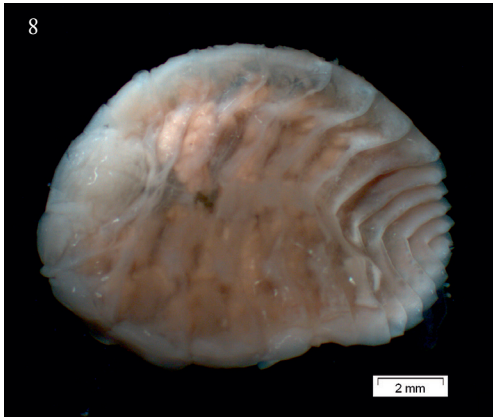
Gangstelsel en levenswijze

De gangen van *U. deltaura* reiken tot 65 cm diep in de zeebodem (Tunberg 1986). Bij *U. stellata* bestaan ze uit simpele U- en Y-vormige componenten en reiken tot een diepte van 26,5 cm



Figuur 7. Verspreiding en frequentie van *Upogebia stellata* kleine molkreeft (voor legenda zie fig. 6).
Figure 7. Distribution and frequency of *Upogebia stellata* (explanations of symbols see fig. 6).

(Nickell & Atkinson 1995). Lokaal verwijderen de gangen zich tot kamers waarin het dier zich kan omdraaien. *Upogebia* voedt zich in een van de kamers door het achterlichaam in een aangrenzende buis te steken en daarin met de zwempoten een achterwaarts gerichte stroming te genereren. Tegelijkertijd wordt over de volledige diameter van de woonkamer met de behaarde scharen en tweede looppoten een soort mandje gevormd waarin voedseldeeltjes worden opgevangen. Met de derde maxillipeden ('kaakpoten') wordt het vergaarde voedsel van het mandje naar de overige monddelen gebracht. *Upogebia stellata* is dus vooral een suspensievoeder (suspension feeder). Daarnaast voedt de soort zich ook met neergeslagen en geresuspendeerde deeltjes (deposit en resuspension feeding), vooral tijdens het graven (Nickell & Atkinson 1995). Door deze le-



Figuur 8. *Gyge branchialis*, vrouwtje. Friese Front (station OYS11, 16 april 2008). Het monster bevatte ook *Upogebia deltaura*. Foto David Tempelman.

Figure 8. *Gyge branchialis*, female. Frisian Front (station OYS11, 16 April 2008). The sample also contained *Upogebia deltaura*. Photo David Tempelman.

Figuur 9. *Gyge branchialis* mannetjes (zelfde monster als *G. branchialis* uit fig. 8). Foto David Tempelman.

Figure 9. *Gyge branchialis* male. (same sample as *G. branchialis* in fig. 8). Photo David Tempelman.



venswijze volstaat een min of meer permanent systeem van gangen en blijft de graafactiviteit, vergeleken met de veel actiever gravende *Callianassa subterranea*, beperkt (Nickell & Atkinson 1995). Daarmee is het gangensysteem van *Upogebia* een ideale omgeving voor symbionten.

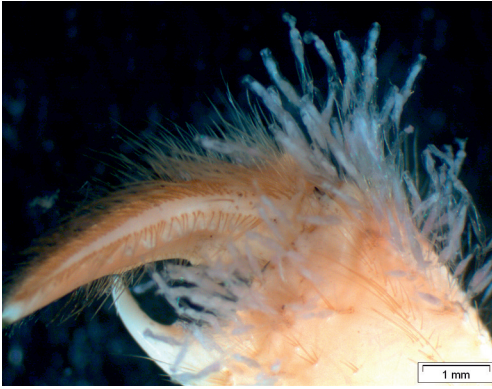
Upogebia als prooi

Ondanks de ingegraven levenswijze vormt *Upogebia* een voedselbron voor vissen. Bij een maagonderzoek bij de schol *Pleuronectes platessa* bleek *Upogebia* de belangrijkste kreeftachtige (Rijnsdorp & Vingerhoed 2001). Ook maakt *Upogebia* deel uit van het dieet van de stekelrog *Raja clavata* (De Vooy et al. 1991).

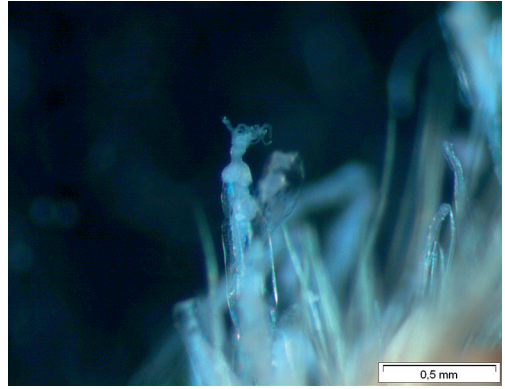
PISSEBEDDEN ISOPODA

In de kieuwkamer van molkreeften vinden we soms de parasitaire pissebed *Gyge branchialis*

(Cornalia & Panceri, 1861). In zo'n geval puilt de carapax aan de 'bewoonde' kant van de kreeft duidelijk uit. *Gyge branchialis* is een soort met een groot sexeverschil. Het vrouwtje wordt tot 12 mm lang en is asymmetrisch en schijfvormig (één kant van het lichaam is plat, de andere kant bol, fig. 8). Het mannetje wordt slechts 5 mm lang, is smal (fig. 9) en leeft in een holte onder het achtereinde van het vrouwtje. *Gyge branchialis* werd voor het eerst in de Noordzee gerapporteerd door Huwae (2001). Hij verzamelde enkele honderden exemplaren van *U. deltaura* op het Friese Front en vond daarin acht exemplaren van deze isopode. *Gyge branchialis* werd binnen het MWTL-project slechts vier keer gevonden, wederom op het Friese Front, en alleen in de jaren 2007 t/m 2009. Het ging telkens om een paartje bij *U. deltaura*. In die periode vonden we 43 exemplaren van *U. deltaura* en was de infectiegraad met *G. branchialis* 9% (tabel 2).



Figuur 10. *Triticella flava*. Kolonie mosdiertjes op de schaar van *Upogebia deltaura*. Oestergronden (station OYS12, 10 april 2008). Foto David Tempelman.
 Figure 10. *Triticella flava*. Colony of moss animals on the claw of *Upogebia deltaura*. Oyster Grounds (MWTl sampling station OYS12, 10 April 2008). Photo David Tempelman.



Figuur 11. Zelfde kolonie als in figuur 10, detail van enkele zoïden. Foto David Tempelman.
 Figure 11. Same colony as in figure 10, detail of several zooids. Photo David Tempelman.

Een andere isopode die met een vergelijkbare levenswijze bij *U. deltaura* voorkomt is *Progebiophilus euxinicus* (Popov, 1927). Deze parasiet is veel zeldzamer dan *G. branchialis*. Huwae (2001) meldt slechts één exemplaar, ook weer van het Friese Front. Wij troffen deze soort niet aan in het kader van de MWTl.

MOSDIERTJES BRYZOA

Op de schaarpoten, maar ook wel op de carapax en antennen van *Upogebia* leven mosdiertjes van de soort *Triticella flava* Dalyell, 1848 (Hayward 1985). Dit mosdiertje werd beschreven van de strandkrab *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) en het krabbenzakje *Sacculina carcini* J.V. Thompson, 1836, maar wordt vooral aangetroffen op gravende decapoden. Als substraat voor *T. flava* noemen Prenant & Bobin (1956), onder het synoniem *T. korenii*, de decapoden *Nephrops* Leach, 1814, *Calocaris* Bell, 1853, *Geryon* Krøyer, 1837, *Liocarcinus* Stimpson, 1871 (als *Portunus*), *Xantho* Leach, 1814, vaak *Goneplax* Leach, 1814 (als *Gonoplax*) en Paguridae. In Bretagne werd de heremietkreeft *Pagurus prideaux* Leach, 1815 ge-

vonden als gastheer (ongepubliceerde waarnemingen Marco Faasse). Prenant & Bobin (1956) merken nog op: 'zelden op tepelhoorns (Naticidae)'.

Deze mosdiertjes ogen als dikke haren en worden makkelijk over het hoofd gezien (fig. 10, 11). In MWTl-monsters werd *T. flava* in eerste instantie pas in 2008 als zodanig gedetermineerd. Een eerdere waarneming van dit mosdiertjes in Nederland werd in 2007 gedaan: op een exemplaar van *U. stellata*, dat 'ten noorden van Den Helder' werd gevangen, werden 'poliepjes' gevonden die *T. flava* bleken te zijn (Pijs 2007). Een foto van 16 maart 2006 van een molkreeft (fig. 1, ook als fig. 7 in Witbaart 2009) met een lokale verdikking aan de antenne suggereerde echter dat *T. flava* al eerder op de Oestergronden voorkwam. Dit kon worden bevestigd omdat het betreffende exemplaar in een MWTl-monster bewaard was gebleven. De monsters OYS21 en OYS34 van 7 en 16 maart 2006 komen beide van het Friese Front en bevatten de eerste *T. flava* voor de Nederlandse fauna.

Over het verspreidingspatroon van *T. flava* in de Noordzee is weinig bekend. Roper (1913) meldt de soort van Northumberland en Tunberg (1986) van de Zweedse westkust op *U. deltaura* (als *T. korenii*). In het overzichtswerk van mosdiertjes

in de zuidelijke Noordzee van De Blauwe (2009) wordt *T. flava* ook genoemd, maar zonder vondsten.

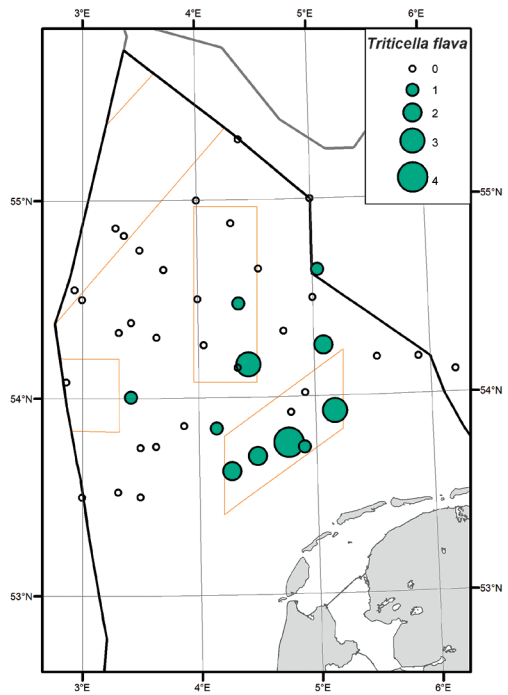
In de periode 2008-2012 werd *T. flava* op 12 stations aangetroffen (tabel 1, fig. 12). Minstens 37% van de *Upogebia*'s fungeerde als gastheer voor *T. flava*. Het infectiepercentage bij *U. deltaura* en *U. stellata* was ongeveer gelijk (tabel 2). Deze percentages zijn onderschattingen, want soms ontbreken in de monsters de antennen waarop zich juist vaak mosdierpjes bevinden. Recent is *T. flava* ook in de Noordzee aangetroffen op de carapax van mannetjes van *Goneplax rhomboides* (Linnaeus, 1758) (Neumann et al. 2010). Deze krab wordt sinds 2004 onder andere ten noorden van de Waddeneilanden gevonden (De Ruijter 2004). Van de vier locaties waar Neumann et al. (2010) *T. flava* vonden, liggen er twee (nr 18 en 19 in Annex 1, uit 2008) op het NCP (pers. med. H. Neumann). Wellicht is *T. flava* met *G. rhomboides* naar ons deel van de Noordzee meegekomen, maar het is ook goed mogelijk dat dit mosdierpje tot 2006 over het hoofd is gezien. Inspectie van oude monsters kan daarover mogelijk uitsluitsel verschaffen.

TWEEKLEPPIGEN BIVALVIA

Naast bovenstaande (grotendeels) obligaat samenlevende soorten zijn er nog twee zeldzame tweekleppigen van de familie Lasaeidae geassocieerd

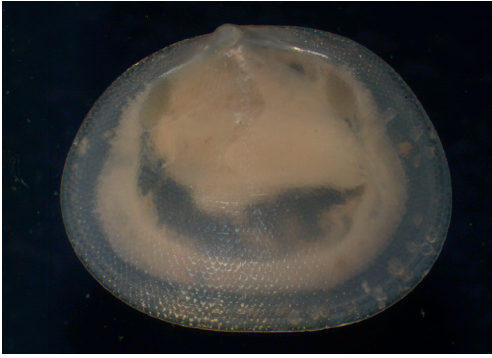
Tabel 2. Infectie van *Upogebia* met *Gyge branchialis* en *Triticella flava*.
Table 2. Infection of *Upogebia* with *Gyge branchialis* and *Triticella flava*.

gast	<i>Gyge branchialis</i>	<i>Triticella flava</i>
periode	2007-2009	2008-2012
<i>U. deltaura</i>		
Onderzocht aantal individuen gastheer	43	46
Aantal maal gast aangetroffen op gastheer	4	≥15
Infectiegraad	9%	≥33%
<i>U. stellata</i>		
Onderzocht aantal individuen gastheer	8	10
Aantal maal gast aangetroffen op gastheer	0	≥3
Infectiegraad	0%	≥30%

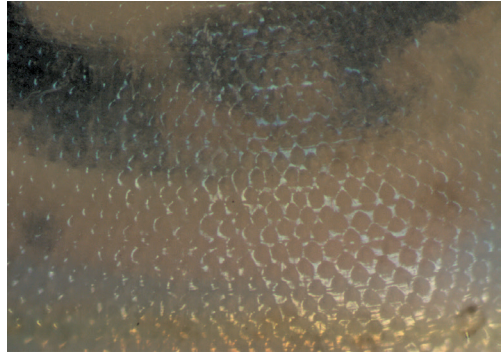


Figuur 12. Verspreiding en frequentie van *Triticella flava*. Weergegeven is het aantal keren dat de soort is aangetroffen op een MWTL-station in de jaren 2008-2012.

Figure 12. Distribution and frequency of *Triticella flava*. The map shows the number of times the species was found over 2008-2012 at the MWTL sampling stations.



Figuur 13. *Lepton squamosum*. Oestergronden (station OYS31, 18 maart 2008). Het monster bevatte tevens *Upogebia deltaura*. Foto Ton van Haaren.
 Figure 13. *Lepton squamosum*. Oyster Grounds (sampling station OYS31, 18 March 2008). The sample contained *Upogebia deltaura* as well. Photo Ton van Haaren.



Figuur 14. *Lepton squamosum*, detail van het schelpoppervlak (zelfde individu als afgebeeld in figuur 13). Foto Ton van Haaren.
 Figure 14. *Lepton squamosum*, surface of the shell (same specimen as depicted in figure 13). Photo Ton van Haaren.

met *Upogebia*. Deze hebben kleine schelpjes die zelden of nooit aanspoelen. Over de aard van de samenleving is weinig bekend.

Stippelschelp *Lepton squamosum* (Montagu, 1803)

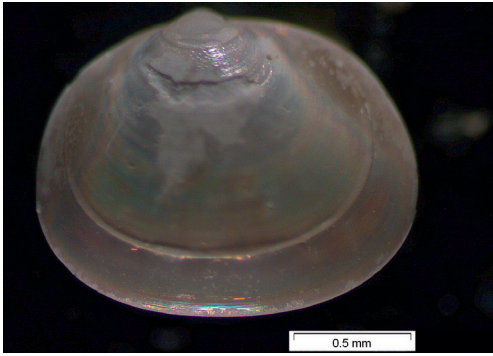
De stippelschelp is opvallend plat en wordt ruim 10 mm lang (fig. 13). Het oppervlak is voorzien van hexagonaal gerangschikte putjes (fig. 14).

Daan et al. (2013) vermelden levende exemplaren van de stippelschelp van vóór 1985 in zeven 10×10km-hokken op het NCP. Uit navraag bij Stichting ANEMOON bleek dat de eerste waarnemingen uit 1978 stammen.

In 1996-2012 werden op de Oestergronden en het Friese Front 672 monsters genomen. *Lepton squamosum* werd in deze periode op 17 locaties en in

gast	<i>L. squamosum</i>	<i>H. nitidum</i>
Aanwezigheid		
aantal monsters met <i>U. deltaura</i>	117	117
waarvan met gast	30	13
deel monsters met gast	26%	11%
aantal monsters met <i>U. stellata</i>	29	29
waarvan met gast	7	6
deel monsters met gast	24%	21%
Gastheervoorkeur		
aantal monsters met gast	48	25
aantal maal in monster met <i>U. deltaura</i>	30	13
voorkeur	63%	52%
aantal maal in monster met <i>U. stellata</i>	7	6
voorkeur	15%	24%
aantal maal in monster zonder <i>Upogebia</i>	13	8
geen voorkeur	27%	32%

Tabel 3. Boven: aanwezigheid van de bivalven *Lepton squamosum* en *Hemilepton nitidum* in monsters (periode 1996-2012) met de gastheer *Upogebia deltaura* en *U. stellata*. Onder: gastheervoorkeur in monsters waarin deze gastsoorten werden aangetroffen.
 Table 3. Upper table: presence of the bivalves *Lepton squamosum* and *Hemilepton nitidum* in samples (period 1996-2012) containing the host species *Upogebia deltaura* and *U. stellata*. Lower table: host preference in samples containing the bivalve guest species.



Figuur 15. *Hemilepton nitidum*. Oestergronden (station OYS37, 10 april 2008). Het monster bevatte tevens *Upogebia stellata*. Foto David Tempelman.

Figure 15. *Hemilepton nitidum*. Oyster Grounds (sampling station OYS37, 10 April 2008). The sample contained *Upogebia deltaura* as well.

Photo David Tempelman.

48 MWTL-monsters aangetroffen waarvan 30 keer bij *U. deltaura* en zeven keer bij *U. stellata* (tabel 1, 3, fig. 16). In twee van deze gevallen waren beide gastheren in het monster aanwezig. In 13 gevallen (27%) werd in hetzelfde monster geen *Upogebia* aangetroffen, maar dat wil niet zeggen dat daar geen relatie was. Het kan immers voorkomen dat een schelpje wordt bemonsterd terwijl de gastheer zich net buiten de boxcore of dieper bevindt. Het maximale aantal stippelschelpen in een monster was 13 exemplaren (bij *U. stellata*).

Upogebia deltaura werd in 1996-2012 in 117 monsters (17% van de 672) aangetroffen. 26% van deze monsters bevatte één of meer exemplaren van *L. squamosum*. *Upogebia stellata* werd in 29 (4,3% van de 672) monsters aangetroffen. 24% hiervan bevatte *L. squamosum*. De infectiepercentages zijn bij beide soorten molkreeften dus ongeveer gelijk (tabel 3).

Witte muntschelp *Hemilepton nitidum* (Turton, 1822)

De witte muntschelp is bollter dan de stippelschelp en blijft met maximaal 3,5 mm veel kleiner (fig. 15). Deze soort wordt ook wel vermeld onder de namen *Semierycina nitida* (Turton, 1822) en *Lepton nitidum* Turton, 1822.

Het eerste levende exemplaar van de witte muntschelp uit Nederland stamt van 30 maart 1992 en werd bemonsterd in de zuidwesthoek van het NCP. De betreffende vindplaats (OFF36) is grofzandig en daarmee wat atypisch voor *H. nitidum*.

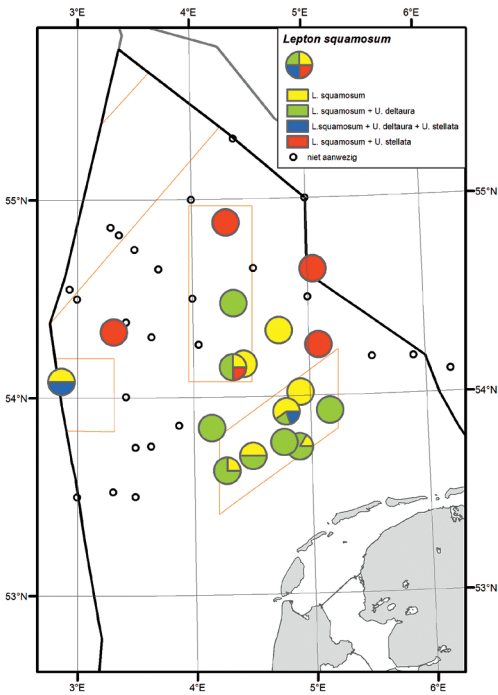
Er worden in dit deel van de Noordzee ook geen molkreeften aangetroffen. Dit eerste exemplaar werd aanvankelijk niet herkend als *H. nitidum* (pers. med. R. Daan). Dat verklaart waarom een latere vondst uit 2001 in Daan et al. (2001) wordt beschreven als de eerste vondst in Nederland. De vondst als gemeld uit 2000 in Daan et al. (2001) heeft betrekking op 2001 (Daan & Mulder 2002).

Hemilepton nitidum werd eveneens op 17 locaties aangetroffen, maar in slechts 25 MWTL-monsters, waarvan 13 keer bij *U. deltaura* en zes keer bij *U. stellata* (tabel 1, fig. 17). In twee van deze gevallen waren beide gastheren in het monster aanwezig. In acht (32%) gevallen ontbrak *Upogebia* in hetzelfde monster. Het maximale aantal in een monster was 11 exemplaren, ook in dit geval bij *U. stellata*.

Van de 117 monsters met *U. deltaura* bevat 11% *H. nitidum*. Van de 29 monsters met *U. stellata* bevat 21% *H. nitidum*. Het infectiepercentage bij *U. deltaura* is dus relatief laag (tabel 3).

De witte muntschelp komt wat minder frequent voor dan de stippelschelp. De verspreiding van beide soorten komt overeen maar *H. nitidum* komt ook noordwestelijker voor en lijkt vergeleken met *L. squamosum* minder gebonden aan het voorkomen van *U. deltaura* (fig. 17, tabel 3).

De literatuur is wat verwarrend over het voorkomen van beide tweekleppigen bij *Upogebia*. Tebble (1976) noemt alleen *L. squamosum* als levend bij *U. deltaura* en *U. stellata*. Hayward & Ryland (1990) melden dat *L. squamosum* in of dicht bij de holen van *Upogebia* leeft, maar noemen *H. nitidum* expliciet als niet-commensaal. De Bruyne & De Boer (2008) melden in hun beschrijving van *H. nitidum* echter dat deze soort ook bij beide soorten *Upogebia* leeft. Alhoewel het niet zeker is dat het hier gaat om een obligate

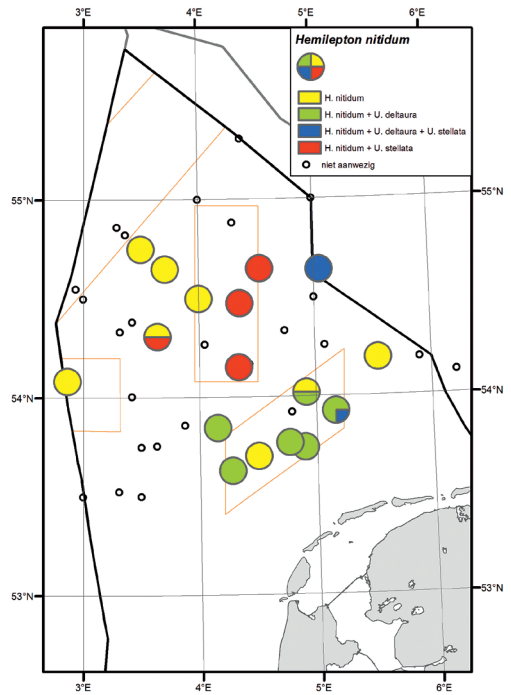


Figuur 16. Verspreiding van *Lepton squamosum* op de Oestergronden (alleen data van MWTL-stations). De kleuren van de symbolen duiden op de gastheer. Indien de soort over de jaren bij beide gastheren (*Upogebia deltaura* en *U. stellata*) is aangetroffen, is dit naar verhouding weergegeven.

Figure 16. Distribution of *Lepton squamosum* on the Oyster Grounds (data of MWTL sampling stations only). Yellow: no host in sample; green: host *Upogebia deltaura*; red: host *U. stellata*. When the species was found with both hosts, this has been presented proportionally.

samenleving kunnen we stellen dat ook *H. nitidum* geregeld bij *Upogebia* voorkomt. Daan et al. (2001) vonden hun exemplaar in een monster waarin ook *U. deltaura* aanwezig was.

Op de website 'Marine Bivalves of the British Isles' (Oliver et al. 2010) wordt gemeld dat *L. squamosum* vastgehecht zou voorkomen aan de onderzijde van *Upogebia*. Wij hebben dat nooit waargenomen. Vermoedelijk is hier sprake van



Figuur 17. Verspreiding van *Hemilepton nitidum* (voor legenda zie fig. 16).

Figure 17. Distribution of *Hemilepton nitidum* (explanation of symbols see fig. 16).

een misverstand. In de Grote Oceaan is er een verwante soort die wel op de onderkant van een *Upogebia*-soort leeft.

CONCLUSIE

De gravende molkreeften *Upogebia deltaura* en *U. stellata* zijn in het Nederlandse deel van de Noordzee minder algemeen dan het burchtenkreeftje *Callianassa subterranea*. Ze komen voor op de Oestergronden en het Friese Front en leven ook op de grindrijke Klaverbank. De aanwezigheid van *Upogebia* leidt tot een specifiek habitat voor tenminste vijf andere soorten. In de kieuwholte leven twee soorten parasitaire isopoden. Door hun filterende levenswijze bieden onder meer de schaarpoten van *Upogebia* plaats aan het mosdiertje *Triticella flava*.

De vroegste waarneming van deze soort voor de Nederlandse fauna wordt hier gerapporteerd en dateert van 2006, maar wellicht is deze soort daarvoor nooit als zodanig herkend. In het gangenstelsel van *Upogebia* leven twee bivalven, de stippelschelp *Lepton squamosum* en de witte muntschelp *Hemilepton nitidum*. Het MWTL-programma biedt een goed beeld van de infectiepercentages van deze symbionten bij beide gastheren.

DANKWOORD

Wij danken A. Naber van de Waterdienst van Rijkswaterstaat voor het vrijgeven van de informatie die binnen het kader van de MWTL werd verzameld. Ook dank aan A. Gmelig Meyling (Stichting Anemoon), H. Neumann (Senckenberg am Meer) en R. Daan (Koninklijk NIOZ) voor informatie, E. Verduin (Grontmij|team Ecologie) voor het maken van de verspreidingskaartjes en T. van Haaren (Grontmij|team Ecologie) voor het maken van de foto's van *Lepton squamosum*.

VERANTWOORDING

Rijkswaterstaat aanvaardt geen verantwoordelijkheid voor conclusies die in dit artikel worden getrokken op basis van materiaal dat door deze organisatie aan de auteurs ter beschikking is gesteld.

LITERATUUR

Adema, J.P.H.M., F. Creutzberg & G.J. van Noord 1982. Notes on the occurrence of some poorly known Decapoda (Crustacea) in the southern North Sea. – *Zoölogische Bijdragen* 28 (2): 9-32.

Blauwe, H. de 2009. Mosdiertjes van de Zuidelijke Bocht van de Noordzee. Determinatiewerk voor België en Nederland. – Vlaams Instituut voor de Zee, Oostende.

Bruyne, R.H. de & Th.W. de Boer 2008. Schelpen van de Waddeneilanden, overzicht van de mariene autochtone weekdieren (Mollusca) en aangespoelde schelpen van de Nederlandse Waddeneilanden

Texel, Vlieland, Terschelling, Ameland en Schiermonnikoog (plus incidentele vondsten elders uit het Nederlandse waddengebied). – Fontaine Uitgevers, 's-Graveland.

Daan, R. & M. Mulder 2001. The macrobenthic fauna in the Dutch sector of the North Sea in 2000 and a comparison with previous data. – NIOZ, Texel. [rapport 2001-2]

Daan, R. & M. Mulder 2002. The macrobenthic fauna in the Dutch sector of the North Sea in 2001 and a comparison with previous data. – NIOZ, Texel. [rapport 2002-1]

Daan, R., G.C.A. Duineveld, M.S.S. Lavaley & M. Mulder 2001. Four marine mollusc species new to the Dutch recent fauna. – *Basteria* 65: 93-99.

Daan, R., R. de Bruyne, S. Wijnhoven, W. Kuijper, M. Faasse, G. van Moorsel, A. Gmelig Meyling & S. van Leeuwen 2013. Hoofdstuk 7. Tweekleppigen. In: R. De Bruyne, S. van Leeuwen, A. Gmelig Meyling & R. Daan (red.). Schelpdieren van het Nederlandse Noordzegebied. Ecologische atlas van de mariene weekdieren (Mollusca). – Uitgeverij Tirion, Utrecht & Stichting ANEMOON, Lisse: 47-147.

Degraer, S., H. Hillewaert, J. Wittoeck, K. Hostens, W. Appeltans, J. Mees, K. Cooreman, W. Vanden Berghe, T. Deprez & M. Vincx 2006. De macrobenthos atlas van het Belgisch deel van de Noordzee. – Federaal Wetenschapsbeleid D/2005/1191/5: 1-164.

Hayward, P.J. 1985. Ctenostome Bryozoans. Synopses of the British Fauna (N S) no. 33. – Brill & Backhuys, Leiden.

Hayward, P.J. & J.S. Ryland (eds) 1990. The marine fauna of the British Isles and north-west Europe, 2 volumes. – Clarendon Press, Oxford.

Huwae, P. 2001. Eerste vondsten van drie parasitaire pissebedden (Isopoda: Epicaridea) en een krabbenzakje (Cirripedia: Rhizocephala) voor het Nederlandse deel van de Noordzee. – *Het Zeepaard* 61 (6): 191-203.

Lindeboom, H.J., E.M. Dijkman, O.G. Bos, E.H. Meesters, J.S.M. Cremer, I. de Raad & A. Bosma 2008. Ecologische Atlas Noordzee ten behoeve van gebiedsbescherming. – IMARES, Wageningen.

MESL 2008. Marine Macrofauna Genus Trait Handbook. – Marine Ecological Surveys Limited, Bath.

- Moorsel, G.W.N.M. van 2003. Ecologie van de Klaverbank, Biotasurvey 2002. – Ecosub, Doorn.
- Neumann, H., S. Ehrich & I. Kröncke 2010. Establishment of the angular crab *Goneplax rhomboides* (Linnaeus, 1758) (Crustacea, Decapoda, Brachyura) in the southern North Sea. – Aquatic Invasions 5 Suppl. 1: S27-S30.
- Ngoc-Ho, N. 2003. European and Mediterranean Thalassinidea (Crustacea, Decapoda). – Zoosystema 25 (3): 439-555.
- Nickell, L.A. & R.J.A. Atkinson 1995. Functional morphology of burrows and trophic modes of three thalassinidean shrimp species, and a new approach to the classification of thalassinidean burrow morphology. – Marine Ecology Progress Series 128: 181-197.
- Oliver, P.G., A.M. Holmes, I.J. Killeen & J.A. Turner 2010. Marine Bivalve Shells of the British Isles (Mollusca: Bivalvia). – Amgueddfa Cymru - National Museum Wales, Cardiff.
- Pijs, B. 2007. Weblog: De Natuur van Bert. – www.bertpijs.nl
- Prenant, M. & G. Bobin 1956. Bryozoaires - première partie - Entoproctes, Phylactolèmes, Cténostomes. – Lechevalier, Paris. [Faune de France 60]
- Ruijter R. de 2004. cs-verslag. – Het Zeepaard 64 (6): 165-171.
- Rijnsdorp, A.D. & B. Vingerhoed 2001. Feeding of plaice *Pleuronectes platessa* L. and sole *Solea solea* (L.) in relation to the effects of bottom trawling. – Journal of Sea Research 45: 219-229.
- Roper, R.E. 1913. The marine Polyzoa of Northumberland. – Report of the Dove Marine Laboratory, Cullercoats, 2nd series 2: 36-57.
- Sakai, K. 2006. Upogebiidae of the World: (Decapoda, Thalassinidea). – Brill Academic Publishers, Leiden.
- Stamhuis, E.J. 1997. Mining, brushing, and flushing. Feeding mechanism, turbative activity and behavioural energetics of the endobenthic thalassinid shrimp *Callianassa subterranea*. – Universiteit van Groningen, Groningen. [PhD thesis]
- Tebble, N. 1976. British bivalve seashells. A handbook for identification. – The British Museum (Natural History), London.
- Tunberg, B. 1986. Studies on the population ecology of *Upogebia deltaura* (Leach) (Crustacea, Thalassinidea). – Estuarine, Coastal and Shelf Science 22 (6): 753-765.
- Vandepitte, L., W. Decock & J. Mees (eds) 2010. Belgian Register of Marine Species, compiled and validated by the VLIZ Belgian Marine Species Consortium. – Vlaams Instituut voor de Zee (VLIZ): Oostende. [VLIZ Special Publication 46]
- Vooyo, C.N.G. de, J.I.J. Witte, R. Dapper, J.M. van der Meer & H.W. van der Veer 1991. Lange termijn veranderingen in zeldzame vissoorten op het Nederlands continentaal plat van de Noordzee. – NIOZ, Texel. [rapport 1991-6]
- Witbaard, R. 2009. Friese Front. p. 26-28 in Janssen, J.A.M. & J.H.J. Schaminée (ed.) 2009. Europese natuur in Nederland, Zee en kust, Natura 2000 gebieden. – KNNV, Zeist.
- Witbaard, R. & G.C.A. Duineveld 1989. Some aspects of the biology and ecology of the burrowing shrimp *Callianassa subterranea* (Montagu) (Thalassinidea) from the southern North Sea. – Sarsia 74 (3): 209-219. <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/00364827.1989.10413430>

SUMMARY

The mud lobsters *Upogebia deltaura* and *U. stellata* and associated species in the North Sea (Decapoda: Upogebiidae)

In the Dutch part of the North Sea two species of mud lobsters occur: *Upogebia deltaura* and *U. stellata*. They mainly occur in the silty Oyster Grounds and Frisian Front regions, but also on the Cleaver Bank, an area rich in gravel. These mud lobsters serve as host for at least five other species. In their gill chambers, two species of parasitic isopods can be found. *Upogebia* lobsters filter water using their chelae. This filtering habit creates suitable habitat for the moss animal *Triticella flava*. The earliest Dutch record of this species dates from 2006. Possibly, *T. flava* was present earlier, but to our knowledge it was never recognised. In association with the burrows of *Upogebia* also two bivalve species may be found: *Lepton squamosum* and *Hemilepton nitidum*. The MWTL monitoring programme is the main source of information for the present study. Set up in 1986, 100 fixed sampling stations have been studied for over 20 years. Hence it was possible to gain insight in presence of these host species as well as infection rates of the symbiotic species.

D. Tempelman
Grontmij|team Ecologie
Science Park
Postbus 95125
1090 HC Amsterdam
david.tempelman@grontmij.nl

G.W.N.M. van Moorsel
Ecosub
Postbus 126
3940 AC Doorn
vanmoorsel@ecosub.nl

M.A. Faasse
Naturalis Biodiversity Center
ecoAST Marine Research
Postbus 149
4330 AC Middelburg
marco.faasse@ecoast.nl

