



La variabilité de la méduse *Pelagia noctiluca* (Forskål, 1775) en Baie de Calvi (Corse) en relation avec l'environnement

Jean-Henri HECQ Anne GOFFART, Amandine COLLIGNON,
Sylvain PLAZZA, Pierre Simon DEFREYGNE et Pierre LEJEUNE

Calvi 15 décembre 2009

La variabilité de la méduse Pelagia noctiluca (Forskål, 1775) en Baie de Calvi (Corse) en relation avec l'environnement

Jean-Henri HECQ^{1,2}, Anne GOFFART¹, Amandine COLLIGNON¹,
Sylvain PLAZZA³, Pierre Simon DEFREYGNE¹ et Pierre LEJEUNE²

Résumé

Depuis une dizaine d'années, les apparitions massives de la méduse scyphozoaire *Pelagia noctiluca* (Forskål) sont de plus en plus fréquentes en Méditerranée Occidentale. Ces pullulations perturbent les activités récréatives, en causant des brûlures douloureuses aux baigneurs. Elles interfèrent avec la pêche, colmatent les filets et entrent en compétition avec les poissons pour la nourriture. Elles peuvent également tuer les poissons et leurs larves dans les enclos d'aquaculture, ou boucher les canalisations des centrales électriques et de dessalage. Ces pullulations constituent donc une nuisance pour les eaux de baignade et les installations aquacoles et hydrauliques côtières.

Cependant, l'éradication ou simplement le contrôle des populations de méduses reste impossible à l'heure actuelle, car leur distribution est à large échelle et déborde largement du plateau continental. Leurs apparitions dans les eaux côtières sont généralement fortuites, discontinues dans le temps et dans l'espace et généralement sous forme d'essaims. Pour ces mêmes raisons, l'écologie des méduses, les causes des pullulations et leur impact sur la chaîne alimentaire sont mal connues et font l'objet d'interprétations contradictoires par les médias. Leur taxonomie, la multiplicité de leurs formes et de leurs cycles de développement restent imprécis.

Grâce au soutien de l'Agence Française de l'Eau (Rhône Méditerranée et Corse) et de la communauté Française de Belgique (Programme RACE), du Fond Belge de la Recherche Scientifique (FRS-FNRS), de la STARESO et l'Université de Liège, une approche scientifique de la variabilité de la méduse scyphozoaire *Pelagia noctiluca* (Forskål) a été entreprise en Baie de Calvi (Corse) en relation avec et les changements environnement.

Les objectifs principaux de cette action menée à la station STARESO sont de contribuer à comprendre et à prévoir les fluctuations d'abondance de cette espèce - clé en réponse aux variations de l'environnement, sur base d'observations de terrain et de la synthèse d'informations existantes. Elle a pour but de développer un schéma conceptuel et une base de données susceptibles d'intervenir comme outil prédictif des populations de méduses en Méditerranée Occidentale.

Une synthèse de la littérature scientifique a porté sur la morphologie, la dangerosité, le cycle de reproduction et le développement de, sa nutrition et son métabolisme, sa distribution spatiale et temporelle et sur les méthodes d'investigation et de comptages.

Des mesures hebdomadaires effectuées depuis 2003 à partir du quai de STARESO ont permis de montrer une augmentation graduelle de l'abondance de la méduse *Pelagia noctiluca* de 2004 à 2005, suivie d'une augmentation dramatique en 2006, puis d'une diminution significative les étés 2007 et 2008. Ces mesures ont permis également d'aborder la formation des essaims et tenté d'expliquer les causes de leur accumulation le long des plages.

¹ Université de Liège, Laboratoire d'Océanologie, Centre MARE, Belgique.

² Maître de Recherches au FRS-FNRS, Jh.hecq@ulg.ac.be

³ STARESO, Calvi, Corse

Le développement de *Pelagia* est direct (tout le cycle de vie se déroule dans la colonne d'eau, sans stade benthique) et son espérance de vie est élevée (plusieurs semaines). La présence de larves ephyra de *Pelagia noctiluca* dans le plancton de la Baie de Calvi indique un taux de reproduction élevé. Cependant, les larves ephyra ne s'observent que sur une période très courte, de mai à juin, et chaque pic n'est présent qu'une semaine. De plus, malgré l'abondance des adultes, la reproduction massive n'a pas lieu chaque année. Ces observations vont dans le sens des hypothèses selon lesquelles les *Pelagia* semblent obéir à un cycle de 4 à 7 ans.

La prolifération de *Pelagia* en 2006 succède à des biomasses particulièrement élevées de mészooplancton en 2005. On peut émettre l'hypothèse que l'abondance exceptionnelle des proies pourrait être une des causes de la prolifération. En effet, la survie des larves et les pullulations des adultes durant l'été 2006 semblent être en relation avec la disponibilité en zooplancton de l'année précédente. A la fin de l'été 2006, la prolifération de *Pelagia* pourrait être la cause du déclin du mészooplancton et des larves de poissons. Durant l'été 2007, le zooplancton était bas et par conséquent *Pelagia* a décliné.

Des mesures plus poussées de nutrition des adultes et des larves, tant qualitative que quantitative, devraient permettre d'étayer ces hypothèses, afin d'établir un modèle prédictif des pullulations. L'hypothèse que la diminution des stocks de poissons pélagiques puisse être une cause de la prolifération des méduses doit être étudiée dans le futur. Enfin, des travaux antérieurs avaient montré que le front Liguro-Provençal était le siège d'accumulation massive de plancton et de *Pelagia*. Les oscillations de ce front, qui peuvent être suivies par imagerie satellite, pourraient être responsables d'invasions de *Pelagia* sur le plateau continental.

Les *Pelagia* vivent en essaims dont plusieurs types sont observés. Les essaims passifs de surface observés dans le port de STARESO contiennent des individus généralement dégradés (perte des tentacules, du manubrium...), voire moribonds, mais qui restent urticants. Parfois réduits à la seule ombrelle, ces méduses se déplacent peu et s'accumulent en grand nombre (parfois plus de 200 / m²), bord à bord, en essaims passifs limités aux trois premiers mètres de la colonne d'eau. Ce type d'essaim se retrouve d'ailleurs dans de nombreuses criques de la baie ainsi que sur les plages. Ces essaims subissent une prédation active par de nombreux poissons sparidés (bogues, sars,...). Ils disparaissent de la surface en quelques heures du fait de cette prédation ou par sédimentation massive des animaux morts formant des essaims passifs de fond.

Par contre, dans les eaux plus au large dans la Baie de Calvi, nos mesures *in situ* de la distribution spatiale de *Pelagia noctiluca* montrent que durant les pics de 2006, la plupart des organismes sont présents à distance des côtes où ils forment des essaims actifs de 200 m de long et 50 m de large, situés entre 10 et 60 m de profondeur. Dans ces essaims actifs de surface, on observe de 5 à 10 individus par m³. Ceux-ci sont équidistants et nagent activement dans la couche supérieure avec les tentacules étendus, capturant la nourriture. Dans certains cas, des individus moribonds partiellement détruits ou à la fin de leur cycle biologique sortent des essaims actifs et dérivent passivement à la surface, sous l'action du vent et des mouvements de l'eau, vers les zones côtières.

Notre étude à l'échelle de la Baie de Calvi montre que des essaims de méduses *Pelagia* apparaissent en quelques heures, en subsurface au large et disparaissent en quelques jours. Ces essaims sont généralement localisés aux alentours de la pointe de la Revellata, ou sous le vent d'autres pointes, là où les eaux de surface sont protégées du vent, où la turbulence est réduite et où le mészooplancton s'accumule. Ces essaims ont un temps de résidence limité et migrent ensuite en profondeur. A la longue, seuls restent en surface, les individus moribonds qui sont emportés vers la côte sous forme d'essaims passifs.

En conclusion, s'il n'est pas possible de lutter contre les méduses qui, rappelons-le, sont un élément essentiel de l'écosystème pélagique, cette étude a mis en évidence des éléments permettant de prévoir des invasions imminent. Un schéma conceptuel résume les principales contraintes environnementales qui contrôlent ces invasions. Il apparaît que la variabilité interannuelle des méduses est liée à de nombreux facteurs reproductifs et surtout trophiques ainsi qu'aux variations hydrologiques et météorologiques. Une étude plus approfondie et plus quantitative, tenant compte de ces effets, permettrait de développer un modèle prédictif des invasions. Par exemple, dans cette première approche nous avons postulé que les méduses se nourrissaient de zooplancton. Ce schéma, beaucoup trop simpliste, fait appel à différentes voies trophiques qui doivent être identifiées selon l'espèce, l'âge et la taille des proies et des prédateurs.

Sommaire

	page
1. Introduction	1
2. La diversité des gélatineux et des méduses le long des côtes corses	2
2.1. Les tuniciers filtreurs planctoniques	2
2.2. Les céphalopodes	3
2.3. Les méduses	5
3. La scyphoméduse <i>Pelagia noctiluca</i> : sa morphologie et son écophysiologie	9
3.1. L'anatomie et morphologie	10
3.1.1. L'anatomie des adultes	10
3.1.2. Les cnidocytes et les nematocystes	11
3.1.3. Les organes sensoriels.	12
3.2. L'écophysiologie et le métabolisme de <i>Pelagia noctiluca</i> ,	12
3.2.1. La mobilité.	12
3.2.2. La nutrition la nature et la capture des proies.	13
3.2.2.1. Le régime alimentaire	13
3.2.2.2. La capture des proies	13
3.2.3. Le métabolisme	14
3.2.4. La composition biochimique	16
3.2.5. La luminescence	16
3.3. La biologie de la reproduction et du développement	17
3.3.1. Les organes reproducteurs	17
3.3.2. L'étude histologique du développement des ovaires et des ovocytes.	17
3.3.3. L'influence saisonnière sur la vitellogenèse.	19
3.3.4. Le cycle de développement	20
3.4. La distribution spatiale de <i>Pelagia noctiluca</i>	23
3.4.1. La distribution géographique	23
3.4.2. La distribution verticale, la mobilité et les migrations	23
3.4.3. Le suivi des essaims de <i>Pelagia noctiluca</i> en Baie de Calvi.	24
3.5. La variabilité temporelle des populations de <i>Pelagia noctiluca</i> .	27
3.5.1. L'état des connaissances.	27
3.5.1.1. Les variations interannuelles.	27
3.5.1.2. Les variations saisonnières	27
3.5.2. L'étude de la variabilité annuelle et inter annuelle de <i>Pelagia noctiluca</i> en Baie de Calvi.	29
3.5.2.1. La caractérisation du site d'étude	29
3.5.2.2. La stratégie d'échantillonnage et traitement des échantillons	29
3.5.2.3. Les principaux résultats	30
3.6. Une discussion sur les relations entre <i>Pelagia noctiluca</i> et son environnement	34
3.6.1. La dangerosité des <i>Pelagia</i>	34
3.6.2. L'influence de <i>Pelagia</i> sur le tourisme et l'activité professionnelle	34
3.6.3. Les effets de <i>Pelagia</i> sur l'activité de pêche	35
3.6.4. L'impact de <i>Pelagia</i> sur les stocks de poissons	35
3.6.5. L'impact des prédateurs sur <i>Pelagia</i>	35
3.6.6. L'impact de la pêche sur <i>Pelagia</i>	36
3.6.7. Le lien entre les pullulations de <i>Pelagia</i> et la pollution	36
3.6.8. La position de <i>Pelagia</i> dans l'écosystème pélagique	36
3.6.9. Des hypothèses concernant la formation des essaims	37
3.6.10. Quelles sont les causes des pullulations?	39
3.6.11. Les effets des changements planétaires	40
4. Les conclusions et les perspectives	42
Remerciements	43
Références bibliographiques	44

Méduse, la plus célèbre des trois Gorgones, est une jeune femme à la chevelure de serpents. Fille de divinités, elle fait partie des monstres marins les plus dangereux. Son arme la plus redoutable est son regard mortel, qui pétrifie tout être qui ose le croiser.

Grâce au bouclier d'Athéna, Persée réussit à éviter le regard mortel de Méduse et lui trancha la tête. De son cou jaillirent Pégase, le cheval ailé, et le guerrier géant Chrysaor. La tête de Méduse garda tout son pouvoir et Athéna en orna son bouclier.

D'où, il est judicieux de la représenter sur les murailles, les pièces de monnaie et les boucliers, pour éloigner la malchance et terrifier nos ennemis.



La douleur et la stupéfaction de Méduse (Caravage)

1. Introduction

Depuis une trentaine d'années, les méduses apparaissent en nette augmentation partout dans le monde (Graham *et al.*, 2003 ; Uye *et al.*, 2003).

En Méditerranée Occidentale, Les apparitions massives de la méduse scyphozoaire *Pelagia noctiluca* sont de plus en plus fréquentes (Goy *et al.*, 1989 ; Daly Yahia *et al.* 2006) .

Les pullulations perturbent les activités récréatives, en causant des brûlures douloureuses aux baigneurs (Pang et Schwartz, 1993 ; Burke, 2002 ; Maretic et Matic, 1987). Elles peuvent aussi interférer avec la pêche, colmater les filets et entrer en compétition avec les poissons pour la nourriture (Purcell *et al.* 1994 ; Lynam *et al.* 2005). Elles peuvent également tuer les poissons et leurs larves dans les enclos d'aquaculture, ou colmater les canalisations des centrales électriques et de dessalage (Matsueda, 1969). Ces pullulations constituent donc une nuisance pour les eaux de baignade et les installations aquacoles et hydrauliques côtières.

Cependant, l'éradication ou simplement le contrôle des populations de la méduse *Pelagia noctiluca* reste impossible à l'heure actuelle, car leur distribution est à large échelle et déborde largement du plateau continental. Leurs apparitions dans les eaux côtières sont généralement fortuites, discontinues dans le temps et dans l'espace et généralement sous forme d'essaims. Pour ces mêmes raisons, l'écologie des méduses, les causes des pullulations et leur impact sur la chaîne alimentaire sont mal connus et font l'objet d'interprétations contradictoires par les médias. Leur taxonomie, la multiplicité de leurs formes et de leurs cycles de développement restent imprécis.

Grâce au soutien de l'Agence Française de l'Eau¹, de la communauté Française de Belgique (Programme RACE), du Fond Belge de la Recherche Scientifique (FRS-FNRS), de la STARESO² et l'Université de Liège, une approche scientifique de la variabilité de la méduse scyphozoaire *Pelagia noctiluca* (Forskål) a été entreprise en Baie de Calvi (Corse) en relation avec et les changements environnement.

Les objectifs principaux de cette action menée à la station STARESO sont de contribuer à comprendre et à prévoir les fluctuations d'abondance de cette espèce - clé en réponse aux variations de l'environnement, sur base d'observations de terrain et de la synthèse d'informations existantes. Elle a pour but de développer un schéma conceptuel et une base de données susceptibles d'intervenir comme outil prédictif des populations de méduses en Méditerranée Occidentale.

Une synthèse de la littérature scientifique porte sur la morphologie, la dangerosité, le cycle de reproduction et le développement de *Pelagia noctiluca*, sa nutrition et son métabolisme, sa distribution spatiale et temporelle et sur les méthodes d'investigation et de comptages.

¹ Agence de l'Eau (Rhône Méditerranée et Corse) (<http://www.eaurmc.fr/index.php?accueil>).

² STARESO (<http://www.stareso.ulg.ac.be>).

2. La diversité des gélatineux et des méduses le long des côtes corses

On regroupe sous le vocable de "gélatineux" divers groupes macroplanctoniques à forte teneur en eau parmi lesquelles sont incluses les tuniciers, les cétoaires et les méduses.

2.1. Les tuniciers filtreurs planctoniques

Les tuniciers planctoniques, que beaucoup appellent les gélatineux, ne sont pas des méduses mais sont des prochordés proches des vertébrés. Les adultes de quelques centimètres sont enveloppés dans une tunique transparente, secrétée par l'organisme, et cerclée de muscles dans laquelle apparaît le corps et une grande grille branchiale. Ils ne sont jamais urticants. Ces organismes se caractérisent par l'existence d'une chorde ou axe résistant, qui donnera la colonne vertébrale chez les vertébrés. Toujours présente chez la larve, elle disparaît chez l'adulte sauf chez les appendiculaires où elle est visible sous forme d'un axe réfringent. Ce sont des filtreurs de particules de petite taille. Les branchies assurent une fonction respiratoire mais aussi de filtre pour l'ingestion de particules pico- et nanoplanctoniques et détritiques, qu'un système ciliaire concentre et enrobe dans du mucus. Le flux d'eau est assuré par les mouvements rythmés de la musculature de la tunique. On trouve les salpes, les dolioles, les pyrosomes et les appendiculaires.

(i) Les salpes forment des chaînes et abondent en Corse en avril-mai (Fig. 1A,B). Les salpes ont des branchies très simplifiées, comportant deux grandes fentes séparées par une travée unique, tendu en travers de la vaste cavité qui s'étend entre la bouche et le cloaque. Comme chez les Dolioles, les branchies assurent une fonction respiratoire mais aussi de filtre pour l'ingestion de particules pico- et nanoplanctoniques et détritiques, qu'un système ciliaire concentre et enrobe dans du mucus. Le flux d'eau est assuré par les mouvements rythmés de la musculature de la tunique. Les fonctions d'ingestion et de respiration sont reliées linéairement. En milieu riche en particules, ils éliminent l'excédent alimentaire ingéré sous forme d'une pluie de pelotes fécales englobant des particules à peine dégradées. Chaque espèce existe sous une forme asexuée issue de l'œuf (oozoïde) qui possède un stolon ventral. Celui-ci s'allonge, formant une chaîne de plusieurs mètres qui se segmente en donnant des formes sexuées (blastozoïdes) qui produisent les œufs. Les blastozoïdes peuvent rester accolés en chaînes longues de plusieurs dizaines de centimètres, pendant un temps plus ou moins long. Grâce à la reproduction asexuée à partir du stolon, les Salpes sont capables d'une multiplication extrêmement rapide.

(ii) les dolioles sont de forme cylindrique (1 à 10 cm), ouvertes aux deux extrémités, et traversées par une lame branchiale à deux rangées d'ouvertures. Leur cycle biologique peut être extrêmement complexe (Braconnier, 1967) mais des cycles raccourcis avec des bourgeonnement du stolon peuvent être observés et facilitent la pullulation des organismes.

(iii) Les pyrosomes sont des organismes cylindriques (1 à 30 cm) et creux, fermés à une extrémité, ouverts à l'autre, dont la paroi est constituée par la juxtaposition de multiples individus, inclus dans une tunique commune (Fig. 1C). Les microparticules sont filtrées en traversant la paroi de la colonie. L'ensemble du pyrosome est doué d'une certaine contractilité et la contraction, chassant l'eau par l'ouverture unique du cylindre, le fait avancer par réaction. Enfin, chaque individu est luminescent et l'animal peut apparaître complètement lumineux.

(iv) Les appendiculaires (*Oikopleura* sp. *Fritillaria borealis*) (Fig. 1D) sont plus petits (1.5 mm) mais très abondantes du plancton. À l'état adulte, ils conservent une structure larvaire, avec une queue soutenue par une corde bien développée. Les adultes construisent une vaste logette gélatineuse, fine et transparente, secrétée par leur ectoderme et dans laquelle ils s'isolent. Cette logette présente des amincissements par endroit formant des filtres de quelques µm de large de maille. Les battements de la queue de l'animal provoquent un flux d'eau à travers ces filtres qui retiennent les particules pico et nanoplanctoniques dont il se nourrit. Au bout d'un temps qui dépend de la concentration de particules dans l'eau, l'animal abandonne sa logette (et la mangent pour certains) et en secrète rapidement une autre. Au large de Calvi, en Corse, les appendiculaires ne sont pas

répartis de manière homogène dans la colonne d'eau mais s'accumulent (plusieurs centaines par m²) en minces couches de quelques centimètres, en profondeur (40 à 100 m) au niveau des zones de discontinuité où la turbulence est réduite. En Baie de Calvi, ils sont particulièrement consommés par les poissons de petite taille (*Chromis chromis*).



Fig. 1 : Exemples de tuniciers planctoniques de Calvi : (A,B) salpes ; (C) *Pyrosoma* ; (D) *Oikopleura* et (E) cténaire *Pleurobrachia rhodopsis*.

2.2. Les cténaires

Très proches des méduses, les cténaires sont également prédateurs. Ils possèdent des palettes natatoires constituées de cils agglutinés et disposées en rangées méridiennes (Fig. 1E). La bouche s'ouvre à un pôle de l'animal, l'autre pôle étant muni d'un statocyste très différencié. Ils sont luminescents. Les *Pleurobrachia* possèdent deux tentacules ramifiés garnis de colloblastes. Ces tentacules de très grande taille peuvent se rétracter complètement. Ils sont utilisés pour capturer des proies et en particulier les copépodes. *Cestus veneris* possède un corps aplati en forme de lame de quelques dizaines de centimètres. Les *Beroe* n'ont pas de tentacule et ont une bouche démesurée qui leur permet de capturer de grandes proies, dont d'autres cténaires.

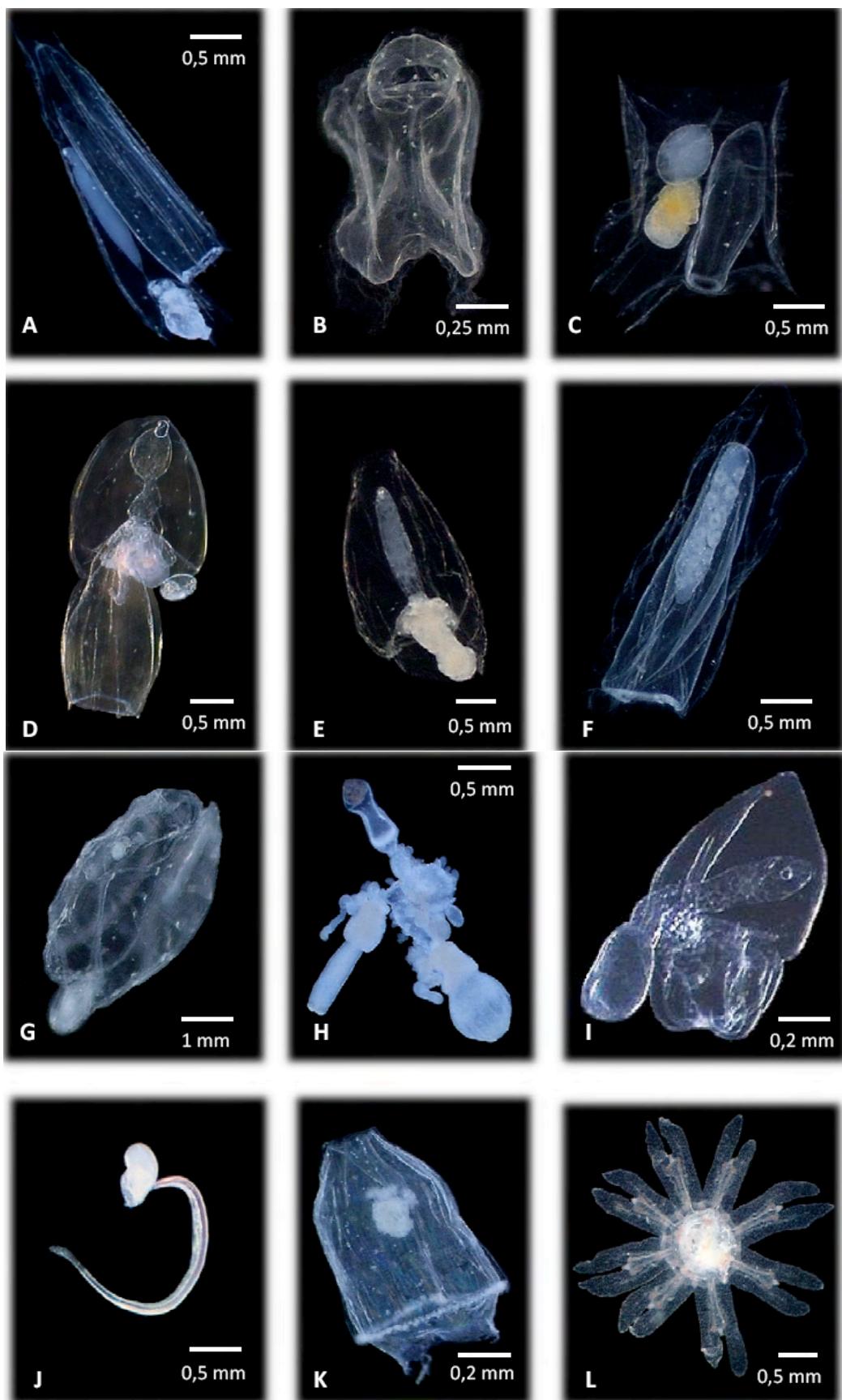


Fig. 2 : Zooplancton gélatineux divers identifié dans les échantillons: (A à C) : nectophores antérieurs de siphonophore : (A) Diphyidae ; (B) physonecte ; (C) Abylidae ; (D) eudoxie de Diphyidae ; (E) bractée de Diphyidae ; (F) gonophore de Diphyidae ; (G) salpe ; (H) larves de siphonophores physonecte ; (I) larve de Calycophore ; (j) appendiculaire ; (K) *Aglaura hemistoma* ; (L) Ephyrule de scyphoméduse.

2.3. Les méduses

Les méduses ou plus exactement le sous phylum des médusozoaires (Medusozoa) font partie du phylum des cnidaires avec les anthozoaires. Largement représentées dans le plancton, elles passent généralement par plusieurs stades de développement (métagénétiques). Elles nagent par pulsations en contractant les fibres musculaires de leur corps et en expulsant l'eau de la cavité. Comme tous les cnidaires, les méduses ne possèdent que deux couches de cellules, l'une externe (ectoderme) et l'autre interne (endoderme), séparées par une couche gélatineuse (mésoglée) transparente. Elles sont carnivores et capturent leurs proies grâce à des tentacules couverts de cellules urticantes appelées cnidocytes.



Fig. 3 : Exemples de méduses de Calvi : anthoméduses (A, B) *Cladonema radiatum* ; (C) *Velella velella* ; (D) leptomeduse *Obelia* sp.; (E) larves ephyrules de *Pelagia noctiluca*; (F) siphonophores calycophore : *Abylopsis tetragona* et (G) siphonophore physonecte.

La classification des médusozoaires est complexe compte tenu de la présence des phases polypes et méduses. Elle a subi de nombreux remaniements ces dernières années. Nous utilisons la classification de Bouillon et Boero (2000), modifiée en 2004, utilisée par Sensus of Marine Life (Tableau 1).

De manière simplifiée, les méduses sont représentées dans le plancton par trois types: les hydroméduses, les siphonophores et les scyphoméduses.

Les méduses d'hydrozoaires ou hydroméduses, de taille généralement réduite (0.1 à 1 cm), possèdent un corps en forme d'ombrelle portant à la périphérie les tentacules extensibles. Le manubrium contenant l'estomac s'insère au milieu de l'ombrelle et est terminé par la bouche. La nage est assurée par des contractions répétées de l'ombrelle. Dans la plupart des cas, ces hydroméduses proviennent d'hydryes vivant sur le fond, et ne constituent qu'un stade temporaire du cycle de l'espèce. Leur apparition dans le plancton survient de manière synchrone et explosive quand des conditions favorables sont réunies. Parmi celles-ci, citons les anthoméduses (*Cladonema radiatum*) (Fig. 3A,B), les leptoméduses (*Obelia* (Fig. 3D), *Aequorea* ; cette dernière peut atteindre 20 à 25 cm), et les limnoméduses (*Olindias*).

La véelle (*Velella velella*) (Fig. 3C) est une anthoméduse particulière, microphage, abondant au début de l'été dans le pleuston ou plancton flottant à la surface, en baie de Calvi. En forme de plate-forme ovale de 2 à 5 cm, elle est surmontée d'une crête ou voile triangulaire, faisant office de flotteur interne composé d'une matière transparente mais résistante, à nombreuses cloisons concentriques formant squelette. La partie inférieure de cette plate-forme est garnie de polypes spécialisés: les tentacules (dactylozoïdes), le grand gastrozoïde unique et les polypes bourgeonnant de petites méduses (gastrogonozoïdes). Entraînées par les vents grâce à leur voile, elles peuvent être déplacées à grande distance et s'échouer sur les côtes, comme nous l'observons le long de la côte occidentale Corse.

Les siphonophores sont des méduses coloniales constituées de plusieurs individus, très dissemblables, spécialisés dans des fonctions déterminées et réunis par un cordon commun, le stolon. Ces organismes, complexes par leur développement et leurs adaptations à la vie pélagique, sont abondants dans le plancton de Calvi en Corse. Deux groupes sont observés: les physonectes, et les calycophores.

Chez les physonectes (*Forskalia*, *Nanomia*), le stolon est terminé par un flotteur rempli de gaz, sécrété par sa paroi. A proximité de celui-ci, alignés sur le stolon, des individus nageurs, en forme de cloches serrées les unes contre les autres, propulsent la colonie. Dans le prolongement de ces derniers, s'alignent des unités, appelées cormidies, composées d'un polype nourricier (gastrozoïde), d'un filament pêcheur chargé de nématocystes, de quelques polypes défensifs (dactylozoïdes), de polypes reproducteurs (gonozoïdes) contenant les gonades mâles et femelles et, enfin, de polypes en lamelles aplatis (bractées) assurant une protection mécanique (Fig. 3G).

Les calycophores (Fig. 3F) ne possèdent pas de flotteur et la colonie débute directement par une, deux ou trois cloches natatoires (chez les genres *Abylopsis*, *Chelophys*, *Muggiae*). Ce groupe de méduse joue un rôle important dans la régulation des niveaux supérieurs macroplanctoniques (Collignon et al. 2010)

Les méduses scyphozoaires ou scyphoméduses sont des animaux mégazooplanctoniques, d'une taille de l'ordre de 10 cm, parfois même de 1 m. Des tentacules nombreux situés autours de l'ombrelle et des bras buccaux souvent très développés et de structure compliquée situés sur le manubrium leur permettent de capturer des proies macrozooplanctoniques et micronectoniques. Ces espèces apparaissent de manière explosive dans le plancton mais seulement certaines années, sans qu'on en connaisse réellement les processus de contrôle. Citons, au large de Calvi, l'espèce luminescente *Pelagia noctiluca* dont le développement est direct et où l'œuf évolue directement en petite méduse, la larve ephyrule . Ceci accroît ses possibilités de développement explosif. Chez les autres espèces, la larve se fixe sur le fond en un polype (scyphistome) et ce n'est qu'au bout de plusieurs mois que celui-ci émet, en se segmentant (strobilisation), de petites méduses à nouveau pélagiques.



Fig. 4 : Trois espèces de scyphoméduse et une hydroméduse de grande tailles présentes en Corse (A) *Rhizostoma pulmo* ; (B) *Cotylorhiza tuberculata* ; (C) *Aurelia aurita* et (D) *Aequorea forskalea*.

Parmi les autres espèces de grande taille, trois scyphoméduses et une hydroméduse sont présentes en Corse. Elles sont inoffensives et moins abondantes que *Pelagia noctiluca*. *Rhizostoma pulmo* (Fig. 4A) est une grande méduse bleutée dont l'ombrelle peut mesurer jusqu'à 1 mètre de diamètre. C'est une espèce peu urticante. Des petits alevins de bogues, de chincharts et de sérioles viennent s'abriter sous l'ombrelle, parmi les tentacules, ou la suivent de près. *Cotylorhiza tuberculata* (Fig. 4B) est appelée méduse oeuf au plat. Son manubrium possède huit bras, garnis de centaines de tentacules aux extrémités violettes, bleues ou blanchâtres. Elle est très peu urticante, sans danger pour l'homme. *Aurelia aurita* (Fig. 4C) est une méduse transparente caractérisée par ses quatre gonades en fer à cheval, disposées symétriquement autour du centre de l'ombrelle. L'aurélie n'est que peu urticante, mais est ressentie de façons différentes selon les individus, allant de symptômes nuls à de vives douleurs et inflammations temporaires de plusieurs heures. *Aequorea forskalea* (Fig. 4D) est une méduse transparente, dont l'ombrelle mesure de 8 à 25 cm de diamètre. Elle se caractérise par un grand nombre de canaux radiaux bruns ou bleu sombre qui parcourent l'endoderme de manière centrifuge. De nombreux tentacules très fins et longs partent du bord de l'ombrelle.

Tableau 1. Classification des médusozoaires rencontrés dans les eaux de la Baie de Calvi.

Cnidaria (Phylum)	
• Anthozoa (s/Phyl)	
• Medusozoa (s/Phyl)	
• Hydrozoa (S.Cl)	
▪ Hydroidomedusae (Cl)	
(Hydroidolina)	
• Anthomedusae (Athécates) (s/Cl)	
○ Capitata (O)	
▪ Tubulariida (s/O)	
• Corynidae	
○ Sarsia sp	
• Cladonematidae	
○ Cladonema radiatum	
• Corymorphidae	
○ Corympha nutans	
▪ Zancleida (s/O)	
• Porpitidae	
○ Velella velella	
○ Filifera (O)	
▪ Margelina (s/O)	
• Cytaeidae	
○ Eucodonium brownei	
• Hydractiniidae	
○ Podocoryne carneae	
• Leptomedusae (Thécates) (s/Cl)	
○ Conica (O)	
• Eirenidae	
○ Eirene viridula	
• Aequoreidae	
○ Aequorea forskalea	
○ Proboscidea (O)	
• Campanulariidae	
○ Clytia sp	
○ Obelia sp	
• Siphonophorae (s/Cl)	
○ Cystonectae (O)	
• Physaliidae	
• Rhizophysidae	
○ Calycophorae (O)	
• Abylidiae	
○ Abylopsis tetragona	
• Diphyidae	
○ Chelophyes appendiculata	
○ Lensia conoidea	
○ Lensia subtilis	
• Hippopodiidae	
○ Hippopodius hippopus	
○ Physonectae (O)	
• Agalmatidae	
○ Agalma elegans	
○ Halistemma rubra	
• Apolemidae	
○ Apolemia uvaria	
• Physophoridae	
○ Physophora hydrostatica	
• Limnomedusae (s/Cl)	
▪ Automedusa (Cl)	
• Trachymedusae (s/Cl)	
• Rhopalonematidae	
○ Aglaura hemistoma	
○ Rhopalonema velatum	
• Geryoniidae	
○ Geryonia proboscidalis	
• Narcomedusae (s/Cl)	
• Aginidae	
○ Solmundella bitentaculata	
• Cuninidae	
○ Solmissus albescens	
• Scyphozoa (S. Cl)	
▪ Scyphomedusae (Cl)	
○ Coronatae (O)	
• Paraphyllinidae	
○ Paraphyllina intermedia	
• Periphyllidae	
○ Periphylla hyacinthina	
○ Semaeostomae (O)	
• Pelagiidae (F)	
○ Pelagia noctiluca	
• Ulmaridae (F)	
○ Chrysaora hysoscella	
○ Aureliinae (s/F)	
○ Rhizostomeae (O)	
▪ Kolpophorae (s/O)	
• Cepheidae	
○ Cotylorhiza tuberculata	

3. La scyphoméduse *Pelagia noctiluca* : sa morphologie et son écophysiologie

Pelagia noctiluca (Forskål, 1775) est une méduse scyphozoaire pélagique phototrope négative (Rottini Sandrini et Avian, 1989). Contrairement à la plupart des scyphoméduses, elle est exclusivement pélagique, ce qui explique sa présence à grande distance des côtes (Goy *et al.*, 1991; Morand *et al.*, 1992). Elle possède une ombrelle mesurant de 3 à 12 cm de diamètre chez les adultes, généralement violette, bioluminescente et entourée de tentacules (Bernard *et al.*, 1988) (Fig. 5A).

Cette méduse, une des plus venimeuses en Méditerranée, est redoutée des baigneurs en raison de la douloureuse action de son venin émis par ses cnidocytes. Cette espèce n'est pas létale, contrairement à d'autres retrouvées en Australie, mais peut provoquer des lésions cutanées relativement importantes et provoquer des chocs anaphylactiques (Tibballs, 2006).

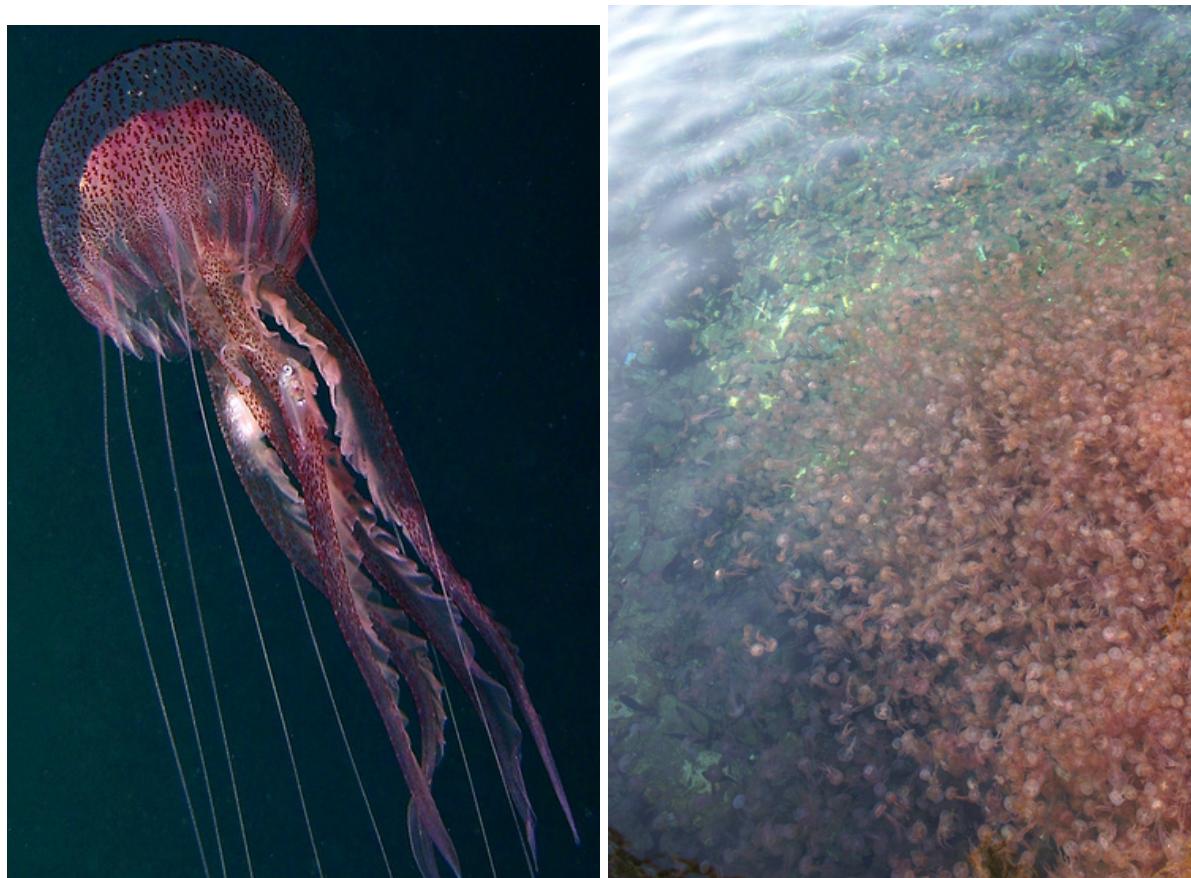


Fig. 5 : (A) *Pelagia noctiluca* adulte associée à une post larve de *Trachurus trachurus* (photo : <http://www.flickr.com/photos/thomasvignaud/tags/httpwwwthomasvignaudcom/>); (B) Pululation de *Pelagia noctiluca* dans le port de STARESO (Photo Stephen Mauron STARESO-mai-2006)

Certaines années, les *Pelagia noctiluca* pullulent et des individus sont rejetés en grand nombre sur les côtes corses au printemps et au début de l'été (Fig. 5B). Contrairement à d'autres méduses, ces pullulations se reproduisent intensivement plusieurs années de suite puis sont suivies de périodes de disparition. Ces « années à *Pelagia* » et « années sans *Pelagia* » ont montré une périodicité approximative de 11 à 12 ans (Goy *et al.*, 1989). A l'heure actuelle ces proliférations de *Pelagia* restent inexpliquées, certains scientifiques émettent l'hypothèse qu'elles pourraient être le résultat de fluctuations naturelles liées à des facteurs environnementaux non anthropiques et trophiques (Wilkerson et Dugale, 1984 ; Catalano *et al.*, 1985 ; Axiak *et al.*, 1991 ; Morand *et al.*, 1991 ; Mariottini *et al.*, 2008.; Goy *et al.*, 1991).

3.1. L'anatomie et la morphologie

3.1.1. L'anatomie des adultes

Comme les autres cnidaires, *Pelagia noctiluca* a une symétrie radiaire multiple de quatre (Fig. 6A). Elle possède deux couches tissulaires distinctes (diploblastique). Elle a une forme de disque légèrement convexe, l'**ombrelle**, contenant de la gelée épaisse, la **mésoglée**. Sa surface est couverte d'amas de **cnidocytes** (cellules à **nématocyste**) de forme, de taille et de distribution variables. Elle présente également seize plis marginaux, de forme rectangulaire avec les coins arrondis et des entailles médianes peu profondes d'ampleur variable.

Comme les autres scyphoméduses, *Pelagia* dispose d'une musculature efficace et bien développée sur la surface située sous l'ombrelle (**muscle coronal**). Elle possède des organes sensoriels marginaux et d'équilibration (statocistes, **rhopalias**) qui alternent avec les tentacules marginaux (Fig. 6B,7A). Ces rhopalias sont protégés par une prolongation du bord externe de l'ombrelle et des flancs des plis marginaux. Les *Pelagia* disposent également de huit **tentacules marginaux** creux, de longueur jusqu'à deux à trois fois le diamètre de l'ombrelle avec une trentaine, ou plus, de sillons de **muscles longitudinaux** (Mayer 1910 ; Kramp, 1961 ; Leverenz E., 2000).

Les gonades de *Pelagia noctiluca* sont généralement constituées par deux paires d'organes ovales situés sous l'ombrelle, près du centre. Les méduses ne disposent que d'un seul orifice digestif localisé à l'extrémité du manubrium. L'œsophage contenu dans le manubrium débouche dans un estomac. *Pelagia noctiluca* ne présente pas de septa gastriques interradiaux, mais renferme plus de 400 filaments gastriques, arrangés en quatre groupes interradiaux, sous l'ombrelle, à l'endroit où l'estomac central passe dans le sinus gastrovasculaire (Russell, 1970).

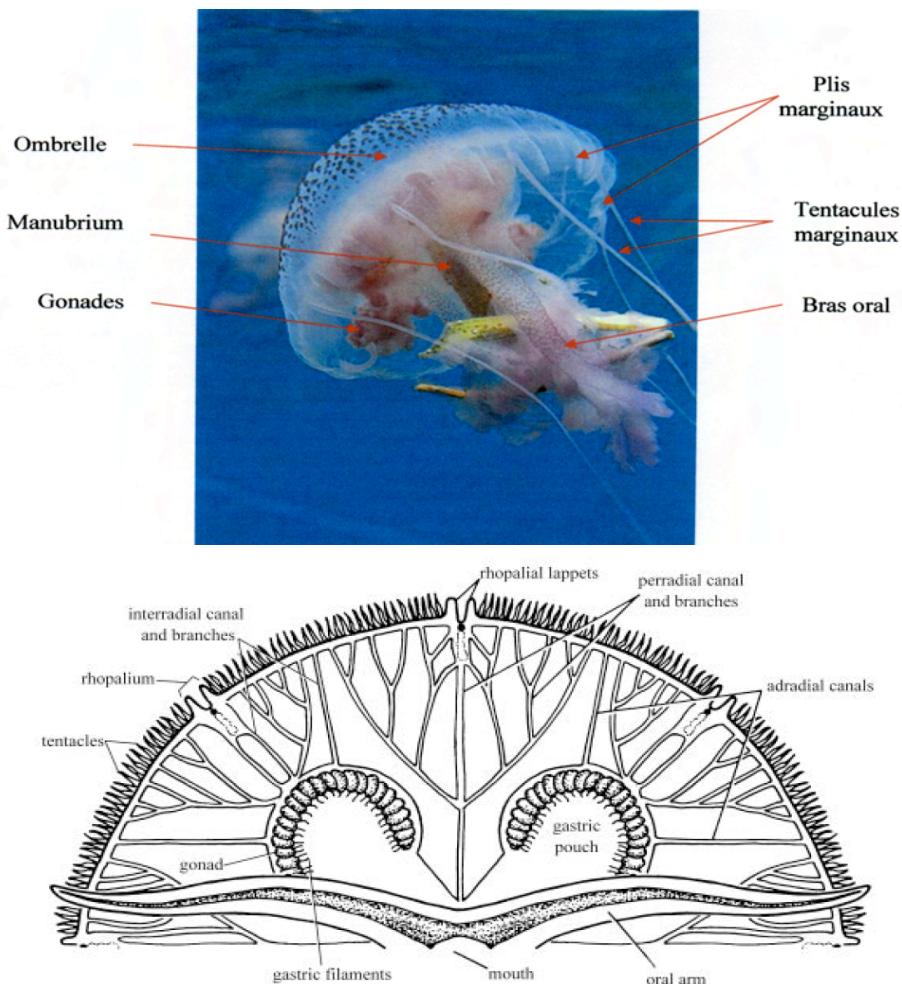


Fig. 6 : (A) Anatomie externe de *Pelagia noctiluca* ; (B) hémisection transversale dans l'ombrelle d'une schyphoméduse (www.Darse.org, 2007).

La face ventrale concave de l'ombrelle porte en son centre un organe en forme de battant de cloche, parfois fortement découpé, le manubrium. Celui de *Pelagia* est composé de quatre parties très épaisses en mésoglée, se reliant pour former un tube oral continu, dont la cloison se divise d'une manière distale en quatre bras allongés. La longueur de l'entièreté du manubrium peut varier de la moitié à une fois le diamètre de l'ombrelle, avec un tube oral représentant un quart à un tiers de la longueur totale du manubrium. Le tout est couvert de verrues de cnidocytes (Russell, 1970). De coloration plutôt variable, l'ombrelle est habituellement jaune brunâtre, avec une teinte rose à pourpre spécialement prononcée sur les tentacules et les gonades. Les verrues de cnidocytes sont généralement plus fortement colorées. Les statocystes sont brun foncé. La taille d'un adulte peut aller jusqu'à 15 cm de diamètre (Mayer, 1910).

3.1.2. Les cnidocytes et les nematocystes

L'ectoderme de *P. noctiluca* est chargé de cellules urticantes appelées **cnidocytes** (ou *cnidoblasts* en anglais) (Fig. 7B). Ce sont des cellule sécrétrice et sensorielle qui renferme une capsule, le **nématoctste**, servant à se défendre et à capturer les proies. Ces cellules sont concentrées sur les tentacules et les bras oraux mais également regroupées en verrues sur l'ombrelle. Un seul tentacule peut porter des centaines jusqu'à des milliers de cnidocytes dans son ectoderme.

Le nématoctste contient du venin et un tube enroulé en hélice et hérissé de pointes en harpon. Sous l'effet d'un stimulus mécanique sur le **cnidocil** ou chimique, la pression à l'intérieur du nématoctste force le tube à s'extraire et à jaillir comme un ressort en injectant le venin dans l'épiderme de la proie (Berney, 2001) (Fig. 7C,D,E). La sévérité de la piqûre dépend de l'espèce de méduse, du pouvoir pénétrant du harpon du nématoctste, de la fragilité de l'épiderme de la victime et de sa sensibilité au venin (Arai, 1997).

S'il ne provoque aucunes altérations de l'ADN, le venin contenu dans les nématoctstes de *Pelagia* présente de remarquables propriétés cytotoxiques (Mariottini *et al.*, 2002), mais il semblerait également qu'il affiche des capacités cardiotoxiques (Burnett et Calton, 1987). A noter que l'addition d'ions bivalents, notamment le **gadolinium**, dans une solution contenant des nématoctstes de *Pelagia* peut bloquer la décharge de ces organelles, tandis que des ions monovalents provoquent la rupture des nématoctstes (Salleo *et al.*, 1994 ; Burnett et Calton, 1987).

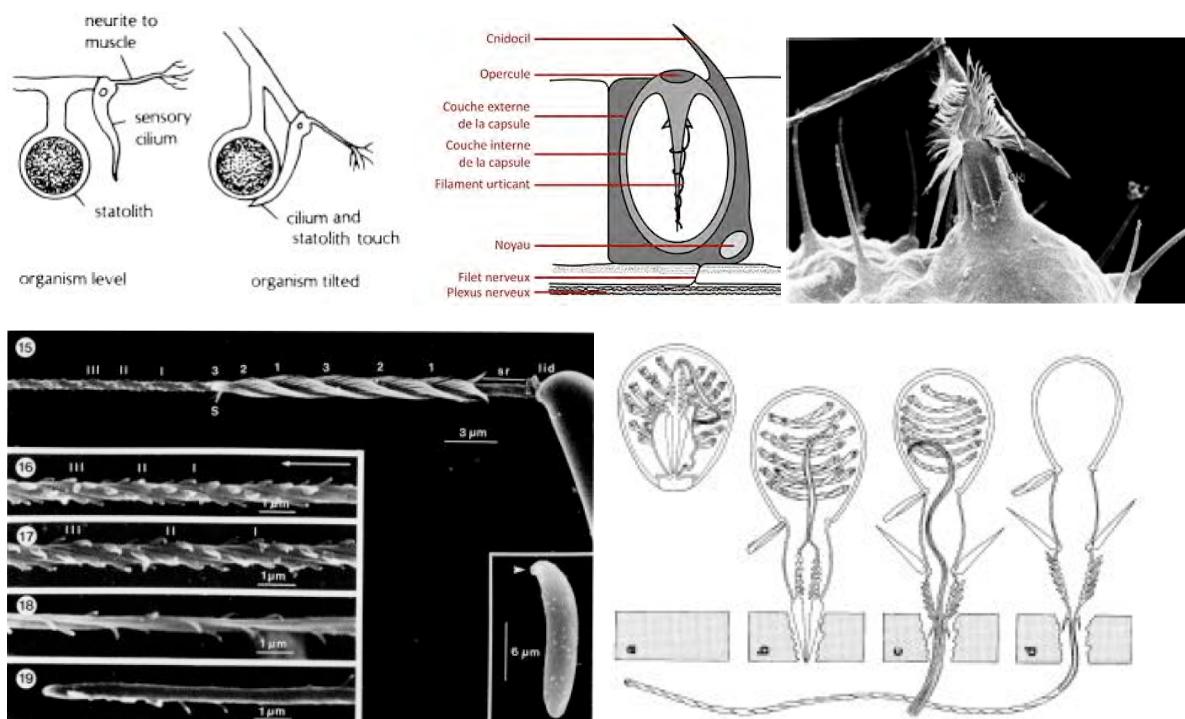


Fig. 7 : (A) Organe sensoriel (rhopalia) et diverses vue de la cellule urticante de *P. noctiluca* ; (B) cnidocyte à l'état de repos ; (C et D) nématoctste éjecté; (E) vue schématique de la décharge du nématoctste (d'après Weill, 1934 ; Grassé *et al.*, 1987).

Il existe 5 types de nématocystes chez *Pelagia* : eurytèle microbasique hétérotroche, isorhizas hétérotroche, O-isorhizas holotroche, a-isorhizas atriches, ainsi qu'un type non décrit. Ceux-ci se distinguent par leur longueur, leur volume, leur forme mais aussi par la disposition et la longueur des piquants/épines (Avian et al. 1991a).

3.1.3. Les organes sensoriels

Les *Pelagia* adultes possèdent huit organes sensoriels, les **rhopalia** (Fig. 6B et 7A), situés en alternance avec les tentacules marginaux. Ces rhopalia sont constitués uniquement d'un statocyste et d'un bulbe sensoriel, mais sans ocelles. La marge de l'ombrelle crée une niche sensorielle dans laquelle le rhopalium est abrité. Ces organes sensoriels et d'équilibration sont d'une importance capitale pour la méduse, puisqu'ils lui permettent de se déplacer, de capturer les signaux de l'environnement et de maintenir sa position dans l'eau (Mayer, 1910 ; Russell, 1970).

3.2. L'écophysiologie et le métabolisme de *Pelagia noctiluca*

3.2.1. La mobilité

La méduse *Pelagia noctiluca* possède un **système nerveux** organisé en un réseau « géant » de fibres, innervant les bras oraux et un réseau nerveux périphérique diffus qui innervent l'ombrelle. Les centres rythmiques du battement se situent dans le système « géant » de fibres, mais ces cellules nerveuses rythmiques sont influencées par l'excitation du réseau périphérique diffus de nerfs (Horridge, 1956). Sur le pédoncule du tentacule et dans l'épithélium voisin existent des **ganglions marginaux** constitués par la concentration de cellules nerveuses. Ils semblent former des centres nerveux simples, en termes de structure histologique et de possibilités fonctionnelles, qui permettant d'intégrer un ensemble d'excitations sensorielles.

Comme c'est le cas pour les autres méduses, les **déplacements** de *Pelagia noctiluca* sont produits des pulsations rythmées de l'ombrelle. Le phénomène de la pulsation est sous le contrôle du système nerveux et les contractions dépendent de la composition ionique du fluide dans lequel l'animal est immergé. Le calcium et le potassium sont requis simultanément pour exciter les contractions rythmiques. Si l'un ou l'autre ion est omis, la conduction des stimuli n'a pas lieu, bien que des réponses locales persistent toujours. La méduse également est hypersensible à la présence de magnésium pour la contraction rythmique. (Heymans et Moore, 1924). La suppression de plus de quatre ganglions marginaux entraîne la perte du rythme périodique de la pulsation mais l'ablation de l'ensemble de ces organes n'entraîne pas nécessairement l'arrêt de la pulsation. Les individus, ayant perdu le manubrium (e.g. à cause d'un prédateur), augmentent leur taux de pulsation, sans toutefois pouvoir contrôler leur flottabilité (Zavodnik, 1987).

Les muscles sont striés, comme chez les autres Scyphoméduses (Horridge, 1959). Lors des pulsations, les tentacules marginaux sont contractés, droits et raides (Russell, 1970).

Pelagia présente un géotactisme négatif vis-à-vis de la lumière du soleil et à la turbulence (Horridge, 1959).

Pelagia noctiluca présente une pulsation rythmique continue entre 8 et 26 °C. Le taux de pulsation augmente avec la **température**. Au delà de ces limites, les pulsations deviennent périodiques et cessent à une température inférieure à 5° C et supérieure à 35° C. L'optimum thermique de pulsation se situe entre 16 et 19°C (Avian et al., 1991 c).

Les fréquences sont de 10 et 40 contractions par minute à 11° et 15° C respectivement (Rottini Sandrini et al., 1984). Cette large plage de tolérance à la température laisse à la Pélagia une niche écologique très large. Comme l'activité natatoire augmente avec la température de l'eau, elles peuvent migrer plus facilement dans les couches de surface. Ceci pourrait expliquer que les invasions suivent la progression des eaux chaudes en Adriatique (Goy, 1985).

Une modification de la salinité dans l'aquarium est immédiatement suivie par une augmentation du taux de contraction des méduses.

3.2.2 La nutrition la nature et la capture des proies

3.2.2.1. Le régime alimentaire

La méduse *Pelagia noctiluca* est carnivore. Comme la forme adulte peut être présente tout au long de l'année et étant donné son abondance et sa grande taille, elle apparaît comme étant un prédateur-clé important du système planctonique du large (Morand *et al.*, 1987).

Son régime alimentaire est mal précisé. L'analyse des contenus stomacaux révèle que la principale source de nourriture provient des crustacés (Giorgi *et al.* 1991), principalement les cladocères et les copépodes ($\pm 90\%$), suivi par les chaetognates ($\pm 10\%$), et cela aussi bien l'hiver que l'été. Elle peut également se nourrir d'appendiculaires, d'hydroméduses, de siphonophores et d'œufs et de larves de poissons (Malej 1982, 1989) ainsi que de salpes *Thalia democratica* (Delap 1905). Les larves éphyrules se nourrissent principalement de microzooplankton (Goy *et al.*, 1989) et peuvent ingérer des adultes de jeunes *Obelia* et autres petites méduses (Russel, 1970).

Le régime alimentaire de *Pelagia noctiluca*, semble donc opportuniste. La prédation de cette espèce est plutôt gouvernée par la disponibilité de la nourriture que par la préférence alimentaire. Ceci lui assure une alimentation non limitée par les variations saisonnières de la composition du zooplancton (Giorgi *et al.*, 1991 ; Zavodnik, 1987 ; Malej, 1982). Il semble, qu'elle puisse consommer plus de la moitié de son poids frais par jour (Larson, 1987; Malej, 1989). Des études en laboratoire montrent que sa maintenance requiert une alimentation assez substantielle d'environ 3 mg de carbone par jour (Mariottini *et al.* 2008).

Par sa nutrition sur le zooplancton herbivore, *Pelagia* est capable de réduire la pression de broutage de ce dernier sur le micro-phytoplancton et ainsi de stimuler la croissance de ces microalgues (Malej *et al.*, 1993). Elle exerce une influence significative directe sur l'écosystème pélagique par son activité prédatrice et par la libération de matériaux dissous. (Malej, 1989).

3.2.2.2. La capture des proies

Quand une particule de nourriture touche un ou plusieurs tentacules marginaux, ceux-ci s'emparent de leur proie par une décharge de cnidocytes. En 2 à 3 secondes, les tentacules passent alors d'une longueur initiale de 30-40 cm à 2-3 cm (Fig. 8 A-B).

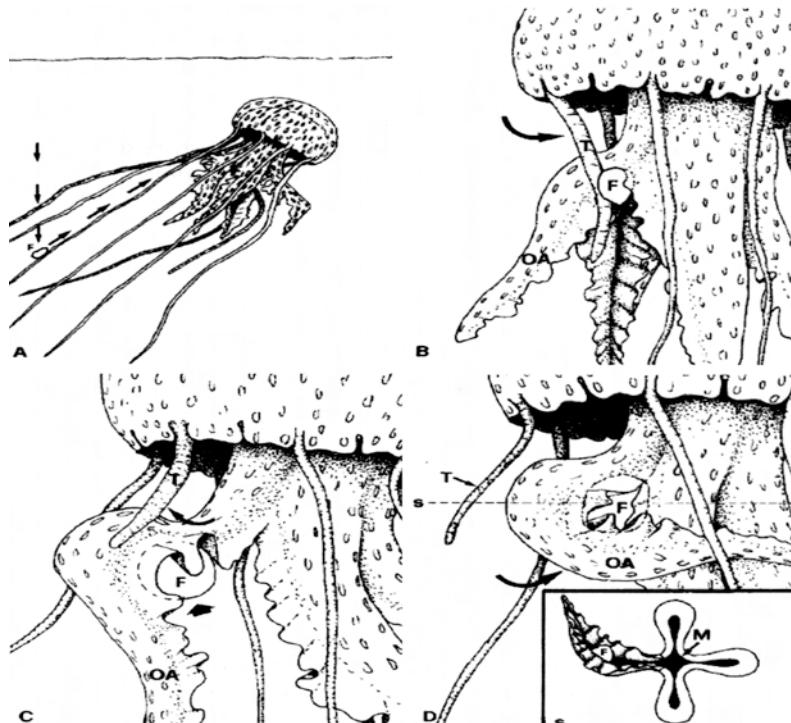


Fig. 8 : Comportement alimentaire de *Pelagia noctiluca* sur une proie mobile ; (S) section transversale de D ; (F) nourriture ; (OA) bras oraux ; (T) tentacules marginaux ; (M) ouverture de la bouche (d'après Rottini sandrini et Avian, 1989)

Ensuite, la contraction lente du muscle coronal, amène la proie maintenue par le tentacule au plus près de la bouche (Fig. 8B). Lorsque la nourriture a été saisie par la lèvre du bras oral le plus proche, le tentacule libère la proie et retourne à sa position initiale (Fig. 8C). Finalement, des sécrétions muqueuses abondantes et des contractions du bras oral entraînent la particule alimentaire à travers la bouche, puis le manubrium pour aboutir à la cavité gastrique en trois à cinq minutes (Fig. 8D) (Russell, 1970 ; Rottini Sandrini et Avian, 1989).

En aquarium, de petites particules de nourriture lyophilisées placées à la surface de l'eau attirent les méduses (Fig. 9A). Une fois qu'elle a atteint la surface, l'individu commence à se tourner vers le haut, déplaçant lentement ses bras oraux vers le film extérieur (Fig. 9B) pour finalement se retrouver complètement retourné (Fig. 9C). Par après, les bras oraux adoptent une posture en forme « de feuille », permettant une surface de contact accrue entre la nourriture et la couche endodermique. D'abondantes sécrétions muqueuses enveloppent la nourriture et la transportent de la partie externe des bras oraux vers la partie médiane, puis en direction du manubrium et de la cavité gastrique (Fig. 9D). De la sorte, les expériences de Metschnikoff (1880 in Russell, 1970) ont également montré la prise de particules de nourriture par des processus amoïdes des cellules de l'endoderme. Il est essentiel d'enregistrer que dans cette situation, les tentacules marginaux restent mous et ne cherchent pas après la nourriture (Rottini Sandrini et Avian, 1989).

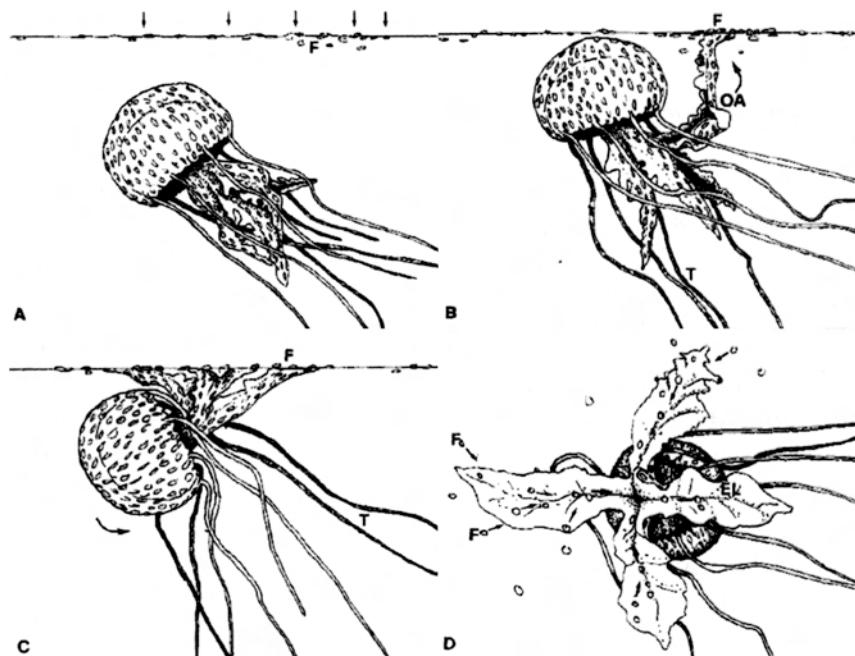


Fig. 9 : Comportement alimentaire de *Pelagia noctiluca* sur une proie non mobile. (F) nourriture ; (EL) couche endodermique des bras oraux ; (T) tentacules marginaux (d'après Rottini sandrini & Avian, 1989).

3.2.3 Le métabolisme

En combinant des valeurs d'abondances *in situ* et des valeurs moyennes de respiration de *Pelagia noctiluca*, on peut calculer qu'une population de cette méduse consomme au alentour de $3.99 \text{ mg C m}^{-2} \text{ J}^{-1}$ pendant l'été et $0.98 \text{ mg C m}^{-2} \text{ J}^{-1}$ pendant l'hiver. Annuellement, les méduses consomment approximativement 22% de la production zooplanctonique d'une zone (Axiak et Civili, 1991). Selon les travaux de Malej *et al.* (1993), Les analyses biochimiques de *Pelagia* et du zooplancton *in situ* indiquent une perte de carbone plus élevée comparativement à l'azote et au phosphore au cours du passage entre les deux niveaux trophiques.

Le taux métaboliques rapporté au poids sec (PS) s'accroît considérablement avec la température. Ainsi, à 12°C , le taux d'assimilation d'oxygène se situe à une valeur moyenne de $62.2 \mu\text{M g (PS)}^{-1} \text{ j}^{-1}$, tandis qu'à 25°C , elle est de $1729.0 \mu\text{M g (PS)}^{-1} \text{ j}^{-1}$ (Fig. 10A) (Malej, 1991). L'excrétion de l'ammonium augmente également avec la température, passant de 13.9 à $32.4 \mu\text{M g (PS)}^{-1} \text{ j}^{-1}$ entre 16 et 23°C (Malej, 1991 ; Morand *et al.*, 1987). La valeur moyenne de 9.0 du rapport O:N (assimilation d'oxygène : excrétion d'azote), indique que la méduse métabolise principalement les protéines (Morand *et al.*, 1987). Cette hypothèse d'un métabolisme orienté vers les protéines est soutenue par les résultats d'analyses biochimiques montrant de basses teneurs en lipides, (22 % du

poids sec en moyenne). Ces faibles réserves lipidiques expliquent probablement la réduction du rapport O:N chez les spécimens sous alimentés (Malej, 1991).

Un accroissement de la température se traduit par une hausse de l'activité métabolique en général (consommation d'oxygène, excrétion d'ammonium). La séquence des comportements alimentaires de *Pelagia noctiluca* ne semble pas affectée par les variations de température. Par contre la vitesse de nutrition, liée à la motilité et au taux de pulsation augmente avec la température, alors que le temps de digestion diminue (Morand *et al.*, 1987 ; Malej, 1991).

Une augmentation de l'activité métabolique provoque une augmentation de la demande en nourriture. Si cette demande n'est pas satisfaite (par exemple, par manque de nourriture), l'activité métabolique peut alors se réduire.

La température de l'eau optimale se situe entre 16 et de 19°C (Avian *et al.*, 1991 *d*). A température trop basse, la mobilité et donc l'aptitude à trouver de la nourriture sont réduites (Giorgi *et al.*, 1991 ; Rottini Sandrini et Avian, 1989).

Au cours de leurs investigations, Morand *et al.* (1987) constatèrent que le taux de nutrition diminuait lentement lorsque la densité des proies s'accroissait. Quant à l'impact d'une population de *Pelagia* sur le turnover de l'azote et du phosphore dans la colonne d'eau, il sera fonction du taux d'excrétion de phosphate et d'ammonium et du nombre d'individus. Dès lors, la régénération de l'azote est relativement importante en été, suite à un taux d'excrétion élevé et la présence de nombreux spécimens ; $49 \mu\text{M m}^{-2} \text{J}^{-1}$, alors que pendant le partie plus froide de l'année, elle est seulement de $2 \mu\text{M m}^{-2} \text{J}^{-1}$. Ainsi, sur une base annuelle, *Pelagia* régénère 7% et 9% de l'azote et du phosphore respectivement, soulignant l'impact non négligeable de cette espèce sur le turnover des nutriments (Axiak et Civili, 1991). Enfin, remarquons qu'une période de jeûne prolongée est à l'origine d'une réduction du métabolisme de *Pelagia*, cette diminution étant plus marquée pour la respiration que pour l'excrétion (Malej, 1991).

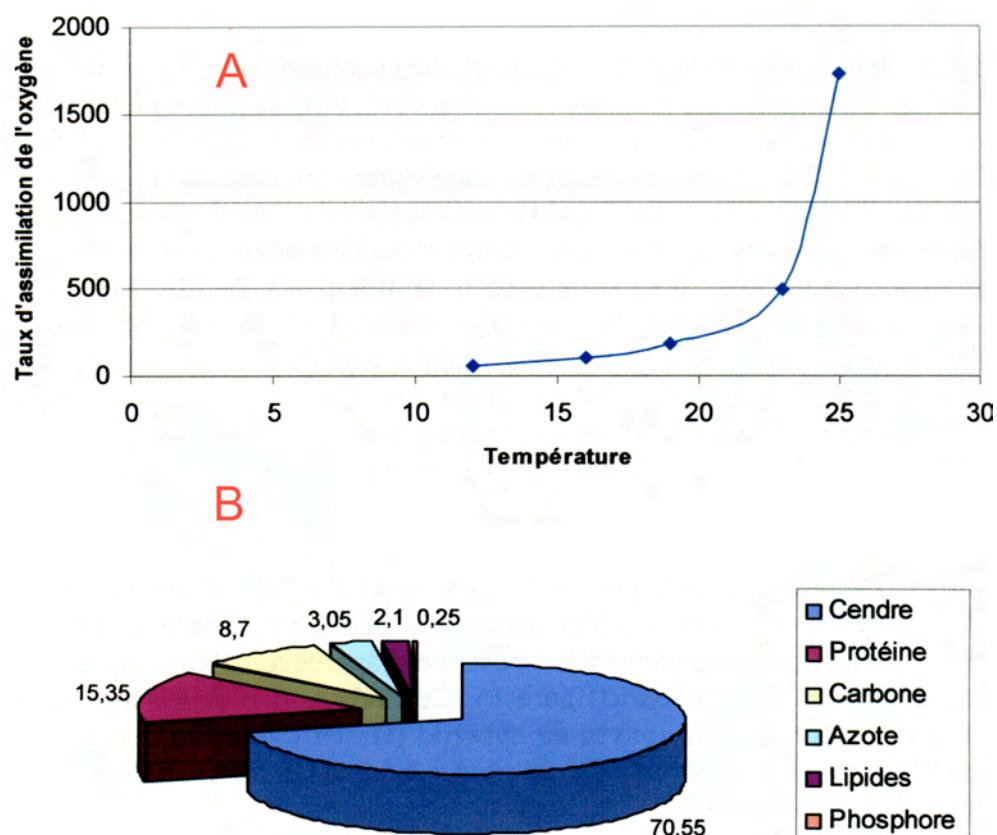


Fig. 10 : (A) Taux d'assimilation de l'oxygène ($\mu\text{M g(PSec)}^{-1} \text{j}^{-1}$) par *Pelagia noctiluca* en fonction de la température de l'eau.. (B) Constituants biochimiques majeurs de *Pelagia noctiluca* (D'après les données de Malej, 1991).

3.2.4. La composition biochimique

P. noctiluca est constituée, en moyenne, de 93.4 % d'eau et possède une teneur élevée en cendre (Fig. 10B). Les constituants biochimiques majeurs sont les protéines, représentant entre 11 et 20 % du poids sec, tandis que les lipides blancs et les carbohydrates sont moins importants.

Les contenus en carbone, azote et phosphore sont similaires ou légèrement plus élevés que les valeurs publiées pour d'autres taxa du zooplancton gélatineux (Malej, 1991). Chez les individus de plus grande taille, le pourcentage d'eau d'hydratation augmente. Ceci est indicateur d'une « dilution » du corps de la méduse avec le vieillissement, spécialement reflété par de plus faibles contenus en azote, carbone et protéine chez les amples individus (Malej et al., 1993).

La fraction lipidique totale (0.19 % du poids frais) comprend 73,8 % de lipides neutres et 26.2 % de phospholipides (Mastronicolis et al. 1991). Dans la fraction lipides neutres, 1,3 % sont des stérols-esters, 20,7 % des triglycérides et 56,6 % des acides gras libres. Les principaux phospholipides sont la phosphatidylcholine (36 %), la phosphatidylethanolamine (24 %) et des sphingophosphonolipides (24,3 %). La composition en acides aminés des *Pelagia* sont fort semblables à celle et du zooplancton présent localement, bien que la méduse renferme une proportion de glycine nettement plus importante (Malej et al., 1993).

3.2.5. La luminescence

Comme son nom l'indique, *Pelagia noctiluca* est bien connu pour son pouvoir luminescent (Fig.11A). Des cellules épithéliales incluses dans le mucus de *Pelagia* contiennent de nombreuses fines granules jaunes, probablement de nature lipidique. Ces granules pourraient être à l'origine de la lumière produite par notre méduse. Un stimulus direct, qu'il soit mécanique, chimique ou électrique, serait nécessaire pour produire de la luminescence, qui est de la lumière de couleur verdâtre. (Russell, 1970). Cette dernière couvre à la fois l'ombrelle, le manubrium et les tentacules de *Pelagia*. Si la méduse est touchée légèrement, la luminescence, d'abord localisée, s'étend sous la forme de lignes et de stries, occasionnellement sous l'aspect de taches. Lors de contacts suffisamment violents, de la lumière est engendrée simultanément sur l'animal entier. De la sorte, suite à des stimulations à l'aide de chocs mécaniques, l'animal produisait un flash à chaque stimulus d'une durée de 3 secondes (Russell, 1970).



Fig. 11 : (A) Luminescence de *Pelagia noctiluca* (source : <http://www.zoonar.de/162664>); (B) *Pelagia noctiluca* libérant ses oeufs (photo Claude Carré)

Si ce phénomène est sous le contrôle du système nerveux, la réaction dépend fortement de la composition ionique du fluide dans lequel l'animal est immergé. En outre, une élévation de la température a un effet néfaste sur la luminescence. De même, celle-ci est inhibée par la lumière, ce qui a été démontré la nuit grâce à une illumination artificielle (Heymans et Moore, 1924 ; Moore, 1926) a mis en évidence que *Pelagia* répondait à une stimulation galvanique par une lueur luminescente du côté de l'anode. La cause de cette excitation est d'origine ionique : la stimulation anodale est le résultat du blocage des ions positifs du côté du tissu. Un autre travail sur la bioluminescence des méduses fait référence à l'emploi d'une photoprotéine luminescente, l'aequorine (Shimomura *et al.*, 1962).

3.3. La biologie de la reproduction et du développement

3.3.1. Les organes reproducteurs

Chez *Pelagia noctiluca*, les sexes sont séparés. Les gonades de *P. noctiluca* sont constituées de deux paires d'organes allongés suspendus sous l'ombrelle, près du centre. L'ovaire, horizontal en forme de ruban est fin et allongé (Fig. 12). Ce dernier est en contact avec la paroi stomacale principale par le sinus génital, dont les parois sont reliées par des trabécules à des intervalles irrégulièrement espacés.

En fait, les méduses ne possèdent pas d'orifice génital, les gamètes passent dans la cavité digestive, avant d'être expulsées à l'extérieur à travers la bouche (Fig. 11B). Comme le montrent nos images en microscopique, les ovocytes se développent à partir de l'endoderme d'abord dans la région proximale, pour ensuite grandir en se dirigeant vers le côté distal (Fig. 13).

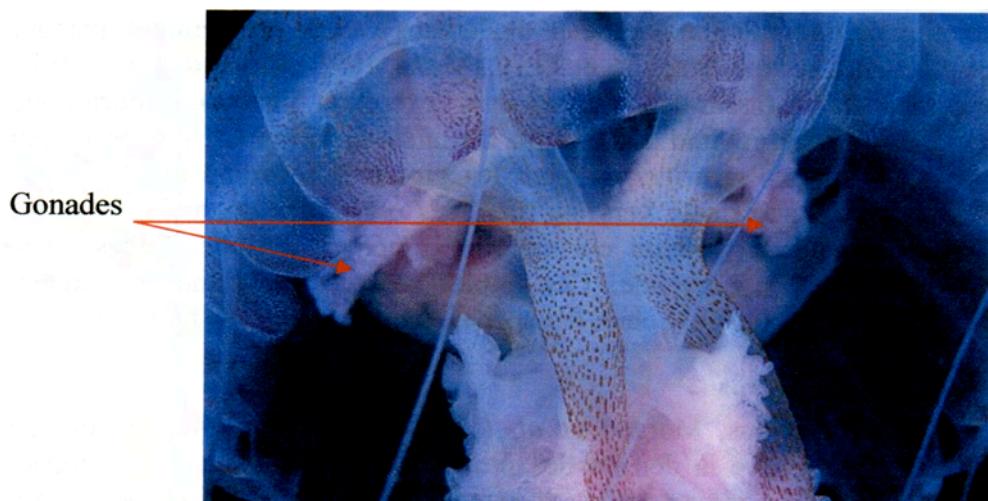


Fig. 12 : Position des gonades de *P. noctiluca*.

La structure générale des gonades mâles est similaire à celle des femelles (Fig. 12a). Les follicules de sperme se prolongent jusque la marge distale. Démarrant en tant que petits amas de cellules, les follicules se ramifient en des diverticules complexes qui finissent par remplir complètement la gonade. Les gonades commencent à apparaître à partir d'une taille de 10 mm de diamètre (Russell, 1970).

3.3.2. L'étude histologique du développement des ovaires et des ovocytes

Des coupes histologiques et l'examen au microscope optique nous ont permis de déterminer les divers stades de développement des **ovocytes** (cellules femelles destinées à être fécondées, n'ayant pas encore subi la méiose) (Fig. 13) et d'estimer l'état de maturité. Nous avons différenciés divers stades décrits par Avian et Rottini Sandrini (1991). Au stade 1, les cellules primitives de l'ovogenèse (ovogonies) se différencient dans l'endoderme en face du sinus génital. Ceux-ci apparaissent uniquement dans la portion proximale et augmentent en taille en se dirigeant vers la zone distale. Il existe donc un gradient de maturation centrifuge. Ces ovocytes prévitellogéniques,

sont très petits (en moyenne : 10-20 µm de diamètre). Au stade 2, ces petits ovocytes demeurent en contact avec l'endoderme au moyen d'une structure d'origine endodermique, appelée le « corps paraovulaire » (POB). Les processus de vitellogenèse débutent lorsque les ovocytes atteignent un diamètre compris entre 20 et 50 µm, ce qui dépend de la saison considérée. De fait, de petites vésicules au contenu lipidique sont clairement visibles, principalement entre le noyau et le POB. Au stade 3, les ovocytes grandissent très rapidement jusqu'à une dimension de 200 µm. Le nombre de vésicules cytoplasmiques PAS-positives augmentent alors fortement, ces dernières étant équitablement distribuées dans le cytoplasme. Il y a également un léger accroissement d'une membrane extracellulaire qui couvre l'ovocyte tout entier, aussi bien que l'espace compris entre le POB et l'ovocyte. Au stade 4, La croissance de l'ovocyte se poursuit jusqu'à aboutir à sa taille finale de 300 µm. Le cytoplasme est alors rempli de grandes vésicules dont le contenu est maintenant lipoprotéique, ce qui donne alors au cytoplasme l'aspect classique du jaune d'œuf. Quant aux vacuoles PAS-positives, le nombre diminue fortement. La membrane externe s'épaissit et le POB contient de très grandes vésicules, remplies de mucopolysaccharides. A la fin de ce stade, le POB se dégénère et l'ovocyte mûr sort dans le sinus génital.

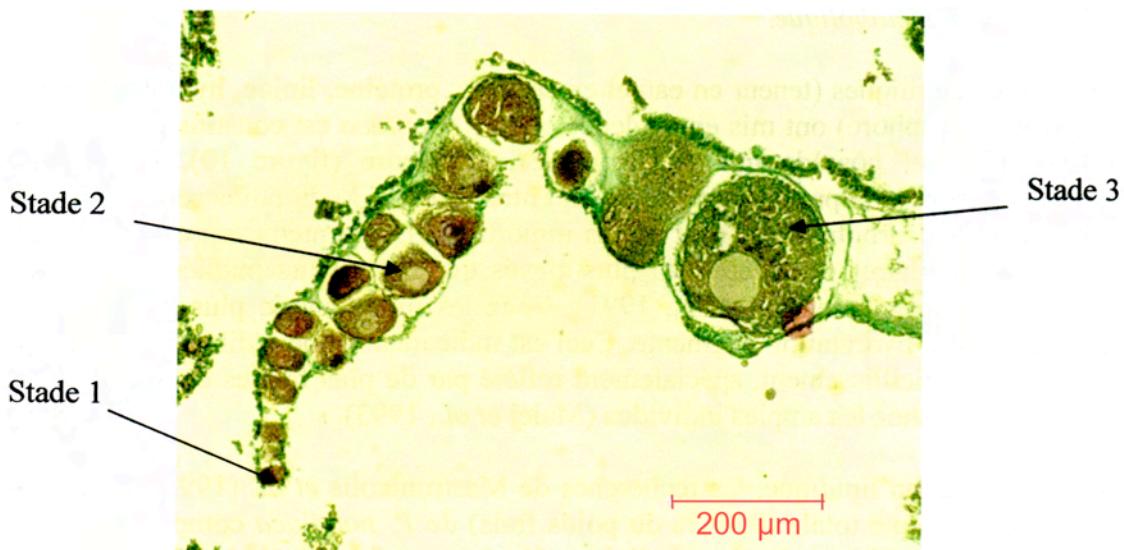


Fig. 13 : Image microscopique d'un ovaire de *Pelagia* illustrant les divers stades de développement des ovocytes.

3.3.3. L'étude histologique de la variation saisonnière de l'état des ovaires

Nous avons effectué l'analyse histologique de coupes d'ovaires de spécimens prélevés à trois périodes différentes (septembre, novembre et février).

En novembre et en février, la distribution des diamètres est relativement semblable (tableau 2) (Fig. 14), avec approximativement 40 % des ovocytes au stade 3. Mais en septembre, le nombre d'ovocytes de petites tailles (stades 1 et 2) est relativement plus important. En outre, pour cette période, plus de la moitié des individus prélevés sont immatures. En effet, s'ils disposent tout de même de gonades, ces dernières ne contiennent aucun gamète.

On constate que quelle que soit la saison, il n'y a pas d'ovocytes au stade 4, c'est-à-dire celui correspondant respectivement aux étapes finales de la maturation et aux ovocytes matures. Soit les méduses ne sont pas mûres, soit elles viennent d'émettre leurs gamètes.

Au mois de septembre, les individus sont dans l'incapacité de se reproduire en raison de la présence uniquement d'ovocytes à des stades précoce. De plus à cette époque, la moitié des spécimens avaient une taille inférieure à 3,5 cm, étaient immatures et leurs gonades ne contiennent aucun gamète. Ces individus proviennent vraisemblablement des larves ephyra apparues en juin, trois mois plus tôt (cfr section 3.5).

Nos résultats divergent de ceux de Avian *et al.* (1991), en Adriatique où la répartition des ovocytes entre les stades 1 à 4 est respectivement de 15, 51, 33 et 1%, quelle que soit la saison. Plusieurs raisons peuvent expliquer ces dissemblances. Ainsi, dans leurs mesures, ils ont sélectionné les méduses de taille supérieures à 3,5 cm, afin d'éviter les individus immatures. D'autre part, si la

température n'arrête pas la maturation des ovocytes (Morand *et al.*, 1987), on peut émettre l'hypothèse que l'oligotrophie de la baie de Calvi puisse être responsable du ralentissement ou de l'arrêt de la vitellogenèse.

Tableau 2 : Distribution saisonnière du diamètre des ovocytes en cinq classes de taille (en %).

	Diamètre (μm)	08/09/2006	13/11/2006	16/02/2006
Stade 1	10 - 20	50,4	40,4	32,4
Stade 2	21 - 50	38,9	37,5	40,9
Stade 3	51 – 200	10,5	22,1	26,7
Stade 4	201 – 320	0	0	0

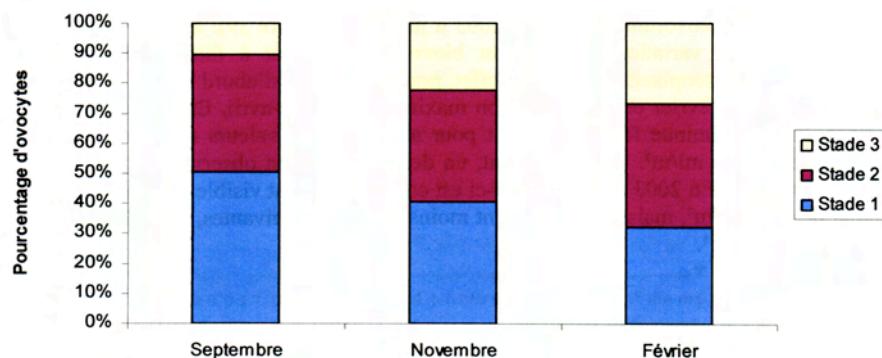


Fig. 14 : Comparaison de la proportion d'ovocytes aux divers stades de maturité dans les ovaires de *Pelagia noctiluca* en fonction de la saison.

Il semble donc que si *Pelagia noctiluca* puisse potentiellement se reproduire toute l'année, les conditions du milieu peuvent contrôler l'intensité du recrutement par la maturation des gonades, et l'émission des gamètes. La diversité et la qualité du zooplancton plus que son abondance peut également jouer un rôle par le biais de la vitellogenèse. Selon Rottini Sandrini et Avian (1991), en été, l'élévation de la température de l'eau augmente le métabolisme. La composition particulière du zooplancton ne permettant pas de satisfaire ce taux métabolique élevé, ceci provoque un ralentissement du processus de vitellogenèse. Le nombre d'œufs expulsés par spécimen est alors en nette diminution. Cela expliquerait pourquoi, en baie de Calvi, cette période révèle des concentrations en planula relativement peu importantes. En automne, la composition du zooplancton change, devenant plus diversifié. En outre, il est également plus abondant. Pendant cette saison, on observe un accroissement de la quantité totale d'ovocytes. Ceci se traduit par une plus grande émission d'œufs, et donc d'une plus forte abondance de larves planula, observées dans nos échantillons.

3.3.3. L'influence saisonnière sur la vitellogenèse

En été, lorsque la température moyenne de l'eau de l'Adriatique est de 22.8 °C, la majeure partie du zooplancton est constitué de *Penilia avirostris* (Cladocère), de teneur en carbone relativement basse (Bevonic *et al.*, 1984). Dès lors, bien qu'abondante, la nourriture disponible est de pauvre qualité lors d'une période où le métabolisme et la reproduction de *Pelagia noctiluca* sont en augmentation. De plus, durant cette saison, une élévation de la température de l'eau favorise également une introduction plus rapide de la vitellogenèse, ainsi que de l'ovulation. Cependant, le taux métabolique élevé et la composition particulière du zooplancton provoquent un ralentissement du processus de vitellogenèse. Ceci est à l'origine d'une diminution des œufs expulsés, mais aussi d'une réduction conséquente du nombre d'ovocytes par spécimen (Fig. 15) (Rottini Sandrini et Avian, 1991). En automne, quand le climat se refroidit (température moyenne de 19.6 °C) et la composition

du zooplancton change (abondante et riche en qualité), il est possible d'observer un accroissement soudain de la quantité totale d'ovocytes (Fig. 15), plus important qu'en été, alors que le taux métabolique plus bas ralentit les procédés de maturation, essentiellement au cours des étapes les plus avancées (Avian *et al.*, 1991 b).

Réciproquement, les conditions climatiques hivernales (température moyenne de 8.6 °C) ne causent pas un abaissement significatif du nombre d'ovocytes par individu, un ralentissement de la vitellogenèse correspondant seulement à une décroissance de la fréquence d'émission des oocytes. Quant aux données récoltées au printemps, elles se situaient entre celles enregistrées en hiver et en été. En mer Adriatique, *Pelagia noctiluca* se reproduit donc tout au long de l'année et présente en permanence des ovocytes à tous les stades de développement. En outre, la température affecte la période d'élaboration des ovocytes en modifiant directement le métabolisme, et indirectement en changeant la qualité et quantité de nourriture disponible, mais n'arrête en aucun cas l'élaboration d'ovocytes mûrs. Cette espèce a donc une période de reproduction remarquablement longue, sa durée étant directement liée aux conditions environnementales (Avian *et al.*, 1991 b ; Rottini Sandrini et Avian, 1991).

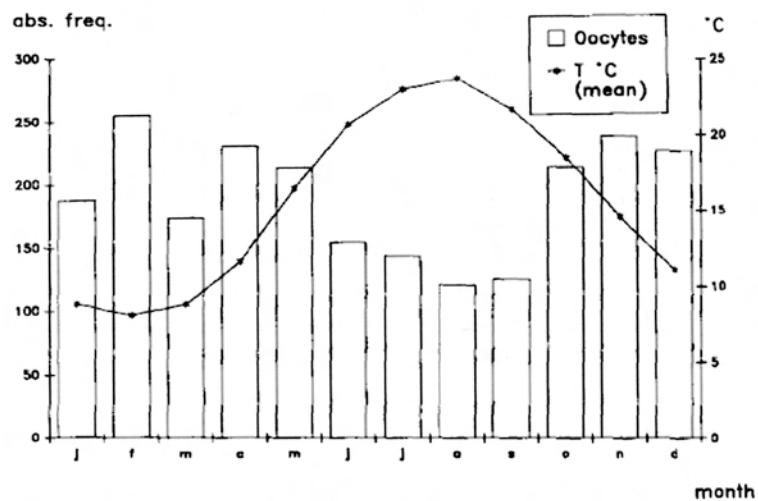


Fig. 15 : Distribution mensuelle du nombre moyen d'ovocytes par individu en relation avec la température de l'eau (Rottini Sandrini et Avian, 1991).

3.3.4. Le cycle de développement

Le cycle biologique de cette méduse semelpare (sexes séparés) est holoplanctonique et assez bien connu (Morand *et al.*, 1992). Les adultes, dont les sexes sont séparés, libèrent les gamètes dans le haut de la cavité gastrique. Les ovules et les spermatozoïdes sont libérés par la bouche des méduses, celles-ci ne possédant pas d'orifice génital, et fertilisés extérieurement (Fig. 11B). Les œufs, mesurant environ 300 µm, sont opaques et d'une couleur variant du brun au mauve.

Après deux jours, l'œuf fécondé forme la **planula** (Fig 18A), une masse indifférenciée de cellules qui nagent à l'aide de leurs cils externes. Les planula peuvent être largement dispersées par les courants océaniques.) En 44 h, cette dernière se transformera progressivement en une larve **ephyra** (Fig. 18 D). À la différence d'autres espèces qui ont un stade polype, la planula de *Pelagia noctiluca* se développe directement en ephyra sans passer par le stade fixé scyphistome (Fig. 16).

Par après, l'ephyra évolue progressivement pour donner une jeune méduse. Au fur et à mesure de la croissance, la quantité de mésoglée présente dans l'ombrelle devient de plus en plus importante.

La croissance est caractérisée par la transition graduelle de la forme ovée à la forme de parapluie, typique de l'ephyra. Le tableau 3 résume les caractéristiques morphophysiologiques des 9 phases de développement des stades larvaires de *Pelagia noctiluca* en considérant les modifications morphologiques de la cavité gastrovasculaire, des bras marginaux et du système neuromusculaire et l'apparition asynchrone des caractéristiques suivantes : apparition rapide des bras marginaux à leurs premiers stades de développement, initialement 2-4 (étape II), puis 8 (étape III), avec des croissances

graduelles successives ; apparition rapide du canal rhopalaire à sa première étape de développement (interradial et périradial) (étape IV) ; suivi par le manubrium ayant un aspect de crucifix (étape IV) ; apparition du muscle coronal (étape IV), qui précède les muscles radiaux, se développant seulement au stade éphyra (étape IX). Transition rapide de la natation ciliaire à la natation musculaire (étape IV-V) ; apparition tardive des plis marginaux (étape V) ; l'apparition des rhopalias au début de leur développement (étape VI).

L'ensemble de ces étapes se déroule en 44 h, à une température constante de 19 °C (Rottini Sandrini et Avian, 1983). Cette durée varie avec la température (Fig. 17) (Morand *et al.* 1992)

Entre 3,5 et 5 cm de diamètre, l'individu a atteint sa maturité sexuelle et le cycle peut ainsi recommencer. La mort intervient directement après la reproduction (Russell, 1970 ; Vaissière, 1984). La durée de vie de *Pelagia noctiluca* est estimée à un an, mais il n'existe pas de détermination précise de cette durée dans la nature (Rottini Sandrini et Avian, 1983).

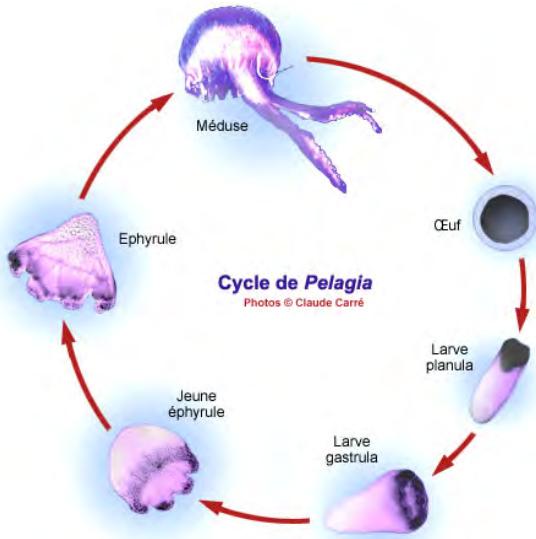


Fig. 16 : Cycle biologique de *Pelagia noctiluca*,
(d'après Carré, 2000 : http://www.darse.org/v1/sciences/plan_cni_cyc2.html)

Des études en laboratoire ont montré que les larves éphyra atteignent la taille de 1.2 mm en 92 heures, lorsque la température de l'eau est de 19 °C. Toutefois, ces dernières évoluent d'autant plus rapidement que la température de l'eau est élevée (Fig. 17) (Morand *et al.*, 1992). De cette façon, le taux de croissance des éphyra à 19°C est deux fois plus élevé qu'à 13.5°C (Avian, 1986 ; Morand *et al.*, 1992). En outre, Avian (1986) n'a observé aucunes fertilisations *in vitro* à une température de 4,5°C. De même, Rottini Sandrini *et al.* (1985) ont découvert que le développement larvaire est impossible à partir de 5°C. En milieu naturel, il semblerait qu'une température de l'eau inférieure à 7-8°C empêche la reproduction, notamment en stoppant la capacité de natation des larves éphyra, ce qui conduit par mené à leur mort (Stravisi, 1984, 1991 ; Legovic, 1987).

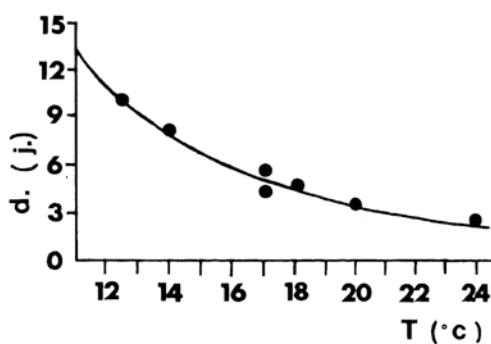


Fig. 17 : Durée du développement de l'éphyrule (en jours) en fonction de la température (°C). (Morand *et al.*, 1992)

Tableau 3. Tableau des caractéristiques morphophysiologiques des 9 phases de développement des stades larvaires de *Pelagia noctiluca* (modifié d'après Rottini Sandrini et Avian, 1983)

Stades de développement	48h I	52h II	56h III	60h IV	64h V	72h VI	76h VII	80h IX	92h X
Caractéristiques morpho-physiologiques									
Forme	Ovée	Ovée, tronquée au pôle oral	Ovée, tronquée au pôle oral	En forme de cloche	En forme de cloche	En forme de cloche	Cloche « déprimée »	Cloche « déprimée »	Ephyra (forme de parapluie)
Cavité gastro-vasculaire	Cône simple	Cône simple déprimé	Cône simple déprimé	Cône simple déprimé	Ebauche des canaux rhopaliens	Canaux rhopaliens présents	Canaux rhopaliens présents	Canaux rhopaliens présents	Canaux rhopaliens présents
Bouche	Pore	Pore	Pore	Ebauche bouche cruciforme	Bouche cruciforme	Bouche cruciforme	Bouche cruciforme avec lèvres	Bouche cruciforme avec lèvres	Bouche cruciforme avec lèvres
Bras marginaux	Absents	4 Ebauches	8 Ebauches	8 Ebauches	8 bras Ebauches de lappets marginaux	8 bras Ebauches de lappets marginaux	8 bras Ebauches de lappets marginaux	8 bras 16 lappets marginaux	8 bras 16 lappets marginaux
Organes de sens (Rhopalies)	Absents	Absents	Absents	Absents	Absents	Ebauches	Ebauches	Présents	Présents
Muscles coronaux	Absents	Absents	Ebauche	Présents	Présents	Présents	Présents	Présents	Présents
Muscles radiaux	Absents	Absents	Absents	Absents	Absents	Absents	Absents	Ebauches	Présents
Mobilité	Ciliée	Ciliée	Ciliée	Mixte 1 ^{re} pulsations	Musculaire	Musculaire	Musculaire	Musculaire	Musculaire

Par après, la larve ephyra évolue progressivement pour donner une jeune méduse, au alentour de 8 mm de diamètre. De cette façon, les tentacules marginaux et les filaments apparaissent vers 3 mm de diamètre et évoluent ensuite progressivement. Mais ils sont entièrement formés uniquement lorsque les larves se transforment en jeunes méduses. Au fur et à mesure de la croissance, la quantité de mésoglée présente dans l'ombrelle devient de plus en plus importante. Afin d'identifier les différents stades ephyra, la principale caractéristique utilisée va être l'arrangement des verrues de nématocystes (Russell, 1970). Ultérieurement, la méduse poursuit sa croissance jusqu'à atteindre un diamètre de 3.5 cm après trois mois, taille à partir de laquelle elle est considérée comme mature et donc capable de se reproduire (Rottini Sandrini et Avian, 1991).

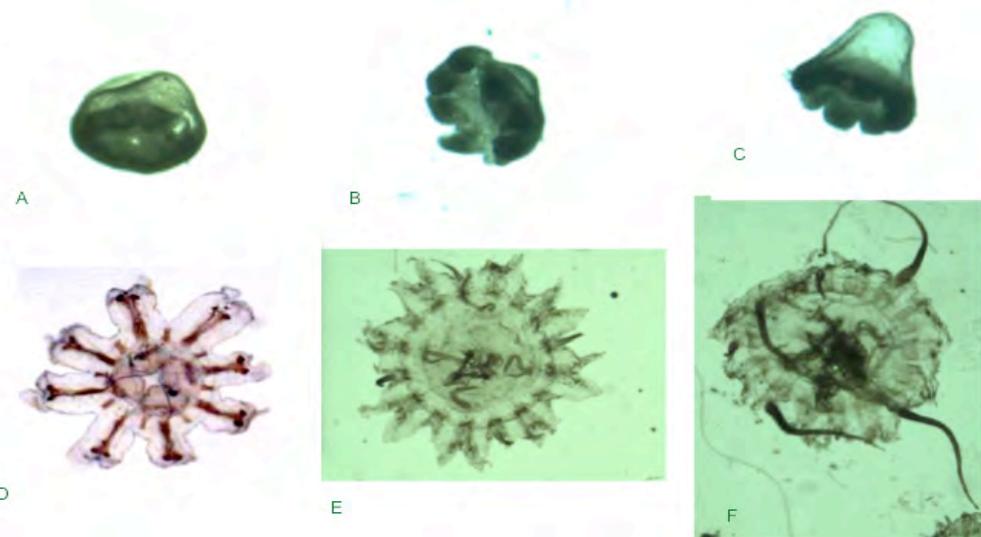


Fig. 18 : Divers stades de développement de larves de *Pelagia noctiluca* : (A) planula (B et C) planula avancée de 500 µm et 800 µm ; (D) stade précoce d'ephyra de 1000 µm avec apparition des muscles coronaires et radiaux ainsi que du manubrium de section cruciforme et des organes sensoriels; (E) ephyra de 4000 µm avec l'ébauche des tentacules marginaux et des filaments gastriques ; (F) jeune méduse de 8 mm en forme de cloche, des filaments gastriques et des tentacules marginaux bien développés et ébut d'apparition des bras buccaux.

3.4. La distribution spatiale de *Pelagia noctiluca*

3.4.1. La distribution géographique

Pelagia noctiluca a une distribution géographique très large, puisqu'elle est présente dans presque toutes les eaux chaudes et tempérées de l'Atlantique et du Pacifique Nord. Elle ne semble pas aller au-delà de 42°S et se maintient dans les couches de surface. On la trouve dans le Golfe de Californie (Gasca et Haddock, 2004) et dans l'océan Atlantique (Larson *et al.*, 1991), ainsi que le long des côtes brésiliennes (Tronolone *et al.*, 2002). Il est fréquent d'en observer dans la Manche et le long des côtes des îles britanniques (Russel 1967, 1970). Des essaims importants ont été signalés dans le Nord Est Atlantique et dans les eaux côtières de l'Irlande en octobre 2007 (Doyle *et al.* 2008). Elle est plutôt rare dans la partie sud de la mer du Nord. Néanmoins, de petits individus ont déjà été enregistrés au large de Zeebruges en Belgique.

On la trouve en Méditerranée où elle est abondante (UNEP, 1985, Dauby et Hecq, 1981 ; Goy, 1984, 1985 ; Bernard, 1991 ; Daly Yaya *et al.*, 2003) et en Adriatique où les études la concernant sont nombreuses (Babic, 1913 ; Vucetic, 1983, 1984, 1985 ; Malej, 1989 ; Malej et Vukovic, 1984; Picinetti et Picinetti Manfrin, 1991 ; Picinetti *et al.* 1991; Stravisi, 1984).

En Méditerranée occidentale, elle est l'espèce de méduse dominante dans les eaux du large. Les adultes sont particulièrement abondants au niveau du front Liguro-Provençal, alors que les larves ephyra sont plutôt néritiques et situées dans le courant Ligure (Fig. 19) (Morand *et al.*, 1992).

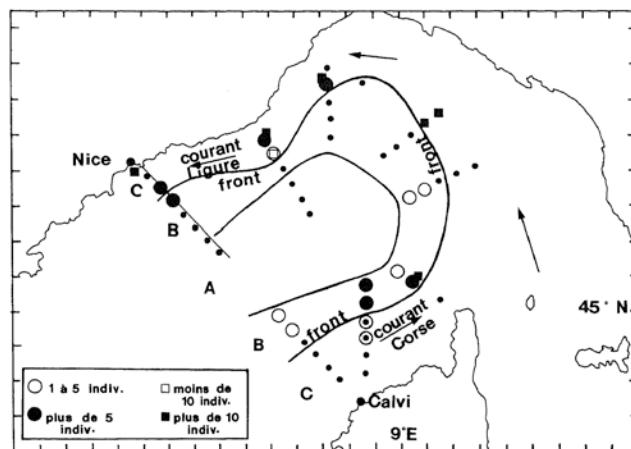


Fig. 19 : Carte des stations des missions FRONTAL et MEDAL (1984 à 1986) et PROLIG II (23 mai à 2 juin 1985) en mer Ligure. Cercle : adultes (observations de surface) ; Carrés : ephyra (captures par filet vertical) ; Petits cercles : stations (modifié d'après Morand *et al.*, 1992).

3.4.2. La distribution verticale, la mobilité et les migrations

La **distribution verticale** des adultes dans les eaux du large, en Méditerranée, s'étale de 0 à 640 m de profondeur durant la journée (Zavodnik, 1987), parfois même à 1400 m (Mariottini *et al.*, 2008), alors qu'elles remontent près de la surface, la nuit. En Nouvelle-Angleterre, elle a seulement pu être observée de 0 à 185 m et en Floride entre 0 et 90 m (Larson *et al.*, 1991). A proximité des côtes, dans la baie de Calvi par exemple, les adultes sont nettement plus abondants dans la couche allant de la surface à 20-30 m, au moins durant toute la journée, et cela quelque soit la saison. La distribution verticale ne semble pas affectée par la structure thermique et haline de la colonne d'eau

Les larves ephyra sont néritiques et épipélagiques (Morand *et al.*, 1992). Elles sont incapables de se mouvoir activement dans la colonne d'eau et ne sont abondantes que de la surface à 20 mètres de profondeur (Buecher et Gibbons, 1999; Gibbons et Buecher, 2001).

La flottabilité de *Pelagia* dépend de la densité spécifique de l'individu, fonction de son état physiologique (Malej, 1989). Cependant, ces méduses sont capables de **mobilité** et nagent activement grâce aux pulsions rythmées de l'ombrelle. En conditions normales, les individus en bon état sont suffisamment mobiles pour ne rester que quelques minutes sous la surface. De même, elles ne touchent que rarement le fond. Par contre, les individus qui ont perdu (par prédation) les tentacules puis le manubrium montrent un comportement inhabituel, augmentent leur taux de pulsation sans malgré tout être capables de contrôler leur flottabilité (Zavodnik, 1987).

Les *Pelagia* effectuent des **migrations verticales**. Au crépuscule, les adultes migrent activement vers la surface. A l'aube, elles s'enfoncent en profondeur et elles sont alors rarement visibles en surface. La lumière semble être le principal facteur régulant les migrations verticales diurnes (Larson *et al.*, 1991). A cause de cette migration, les observations faites durant la journée sous-estiment très largement les populations présentes (Morand *et al.*, 1992).

Cette migration, combinée à la structure verticale des masses d'eau et des vitesses de courant, semble liée à la nutrition et à l'agrégation en essaims (Goy, 1985). En effet, de manière générale, la remontée peut être mise en relation avec les variations nocturnes du zooplancton, leur principale source de nourriture (Rottini Sandrini et Avian, 1989).

3.4.3. Le suivi des essaims de *Pelagia noctiluca* et de leurs variations temporelles en Baie de Calvi

En Méditerranée, la distribution spatiale des *Pelagia* est agrégative et les organismes sont répartis sous forme d'essaims. Ces agrégations sont mal connues et leurs études *in situ* sont rares. En Mer Adriatique et le long des côtes maltaises Rottini Sandrini (1983), Legovic et Benovic (1984), Vucecic (1985), Zavodnik (1987), Axiak *et al.* (1991) avaient discuté la différence entre les essaims actifs du large dépassant rarement les 20 individus par mètre cube et les essaims passifs se rapprochant des côtes, où le maximum de population atteignait environ entre 500 et 600 méduses par m³ dans la couche de surface.

En Baie de Calvi, nous avons réalisé divers suivis de la distribution spatiale de *Pelagia noctiluca* à partir de comptages visuels des individus en divers points référencés par GPS. Le comptage s'effectue en plongée en surface sur un secteur de 360° et une distance de 10 m autour de son point d'observation. La mesure est dupliquée à chaque point. Cette méthode s'avère plus efficace que les mesures sur des prélèvements au filet, peu précises à cause du colmatage et de l'évitement.

A intervalles irréguliers, en fonction de la présence d'essaims et de la disponibilité des moyens à la mer, des plongées en surface ou dans les 40 premiers mètres ont été réalisées. Des informations complémentaires à plus grande profondeur sont également utilisées. Le mode d'estimation de l'abondance dans les essaims est basé sur la distance entre les individus dans l'essaim: abondance faible (>15m), modéré (entre 5 et 15 m), dense (<5m) (Zavodnik, 1987).

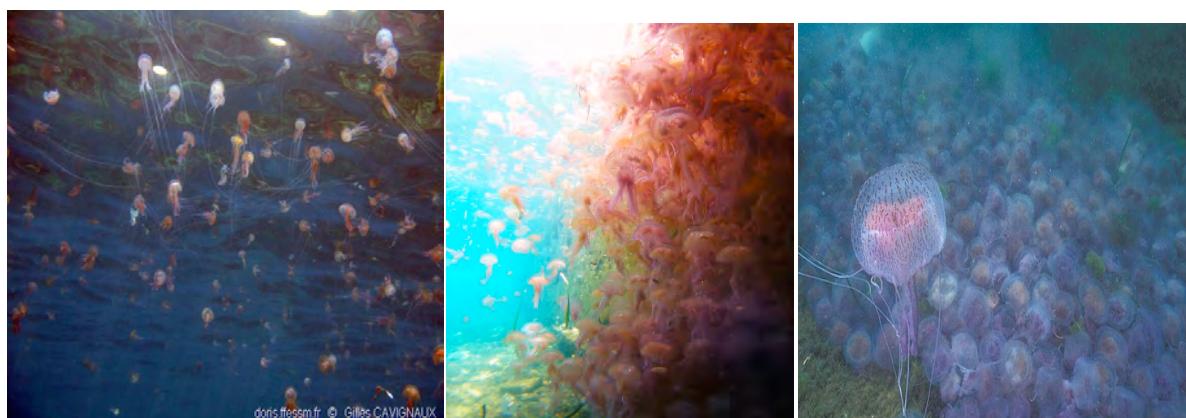


Fig. 20 : (A) Essaim actif de *P. noctiluca* dans les eaux du large (photo Gilles CAVIGNEAUX- doris.ffesm.fr) ; (B) Essaim passif de surface dans le port de STARESO (photo S. Maurin); (C) échouage massif d'animaux moribonds dans le fond du port.

Notre étude à l'échelle de la Baie de Calvi montre que des essaims de méduses *Pelagia* apparaissent en quelques heures, en sub-surface au large et disparaissent en quelques jours. Ces essaims sont généralement localisés aux alentours de la pointe de la Revellata, ou sous le vent d'autres pointes, là où les eaux de surface sont protégées du vent, où la turbulence est réduite et où le mészooplancton s'accumule (Skliris *et al.* 2001 a et b ; Hecq, 2003). Ces essaims ont un temps de résidence limité et migrent ensuite en profondeur. A la longue, seuls restent en surface, les individus moribonds qui sont emportés vers la côte sous forme d'essaims passifs.

Nous observons divers types de distribution. En eau libre, au large, les *Pelagia* sont généralement dispersées et leur concentration ne dépasse guère 15 individus par m^3 dans les essaims et 1 individu par 100 m^3 en dehors des essaims,. Par contre, le long des côtes, dans les baies, sur les plages on observe des accumulations de méduses où la densité peut atteindre de 150 à 600 individus par m^3 .

Au large de la Baie, en bordure du plateau continental et du canyon, où la mer est plus profonde que 150 m, des essaims de 200 m de long et 50 m de large apparaissent entre 10 et 60 m de profondeur. Ces **essaims actifs** sont générés par la mobilité propre des méduses (Fig. 20 A). Dans ce type d'essaim, les *Pelagia* dépassent rarement plus de 10 à 15 individus par m^3 . Celles-ci sont équidistantes et nagent activement avec les tentacules étendus, capturant la nourriture. Cette densité maximale semble critique pour que l'essaim actif soit fonctionnel.

Un deuxième type d'essaim apparaît en bordure des côtes et dans les criques (Fig. 20B). Ces essaims peuvent contenir plusieurs centaines d'individus par m^2 sur une épaisseur de 1m et une surface totale de 100 m^2 . Ils contiennent des méduses moribondes endommagées mutuellement, par la surface et par les effets dommageables de la houle ce qui provoque des lésions de l'ombrelle, leur destruction et l'arrêt progressif de la mobilité propre. Ces **essaims passifs de surface** sont générés par entraînement des masses d'eau de surface et sont liés à l'hydrodynamique (vent, tourbillons, turbulence, microcourant). Dans certains cas, des individus moribonds partiellement détruits ou à la fin de leur cycle biologique sortent des essaims actifs et dérivent passivement à la surface, sous l'action du vent et des mouvements de l'eau, vers les zones côtières. En Baie de Calvi ces essaims passifs s'accumulent généralement par vent de secteur Nord, Nord-Est. On a pu observer ainsi une couverture pratiquement complète du port de STARESO (Fig. 5B) par une couche quasi continue de méduses bord à bord en surface. Ces essaims font l'objet d'une prédation intense par les poissons (divers sparidés dont les bogues).

Suite à la sédimentation ou l'échouage massif, les méduses mortes ou moribondes s'accumulent à faible profondeur en nappes d'une cinquantaine de centimètres d'épaisseur, avec des densités de l'ordre de cent individus par m^3 et forment des **essaims passifs de fond** (Fig. 20 C).

Un exemple de suivi d'essaim, du 8 au 10 novembre 2006, en Baie de Calvi permet d'illustrer leur évolution lors d'une courte période (Fig. 21, 22). La présence des essaims n'est pas continue et leur persistance en surface n'est que de quelques jours. Ainsi, après plusieurs jours d'absence de méduses dans la Baie, le 8 novembre 2006 après-midi, seuls quelques individus sont observés à une seule station à la limite extérieure de la Baie de Calvi, en bordure du canyon (Fig. 21A). Le lendemain matin, on dénombre 20 fois plus d'individus au même endroit ainsi qu'aux alentours où un grand essaim actif de méduses apparaît, probablement suite à une migration verticale (Fig. 21B).

Le 10 novembre au matin, un grand essaim passif se détache et est entraîné vers le fond de la Baie, où les méduses moribondes se dispersent et s'accumulent vers les côtes et dans le port de STARESO (Fig. 22A). Cet essaim contient des individus généralement dégradés (e.g., perte des tentacules, du manubrium,...), voire moribonds, mais qui restent urticants. Parfois réduits à la seule ombrelle, ces méduses se déplacent peu et s'accumulent en grand nombre (parfois plus de 200 / m^2), bord à bord, en amas limités aux trois premiers mètres de la colonne d'eau (Fig. 20B). Ce type d'essaim passif se retrouve d'ailleurs dans de nombreuses criques de la baie ainsi que sur les plages.

Ces essaims passifs subissent une prédation active par de nombreux poissons sparidés (bogues, sars,...). Ils disparaissent en quelques heures du fait de cette prédation ou par sédimentation massive des animaux morts (Fig. 22B).

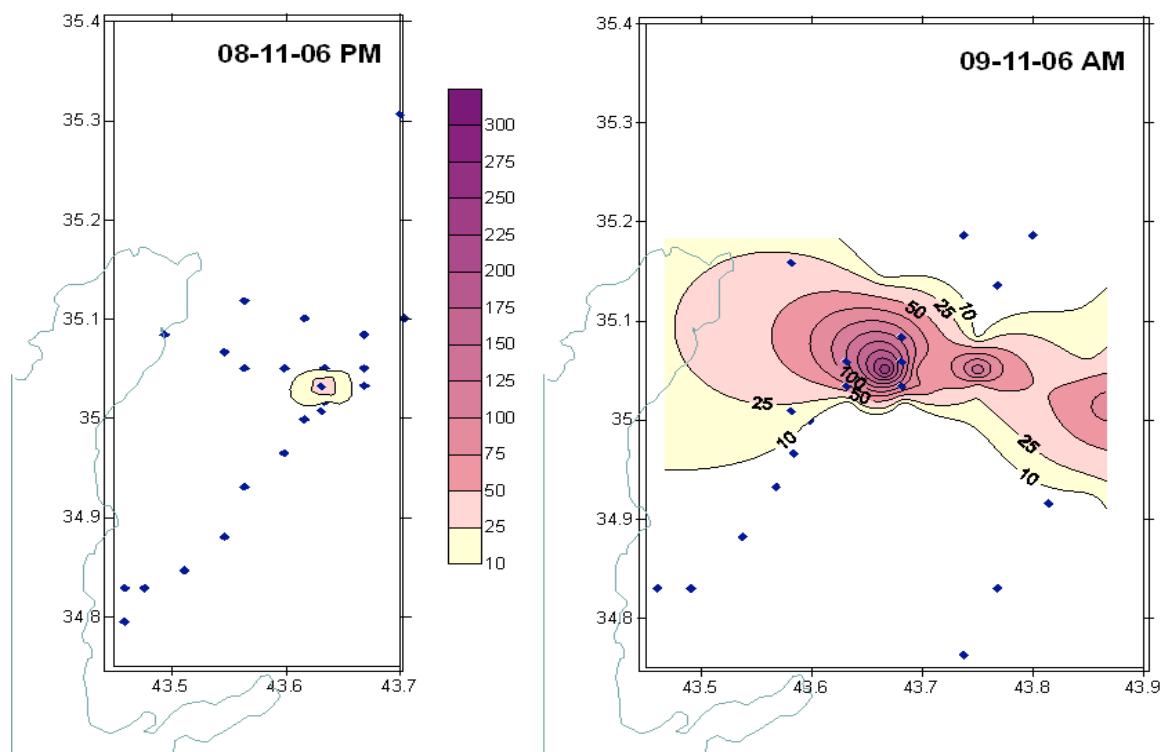


Fig. 21 : Suivi des essaims de la méduse *Pelagia noctiluca* en Baie de Calvi du 8 au 9 novembre 2006. Les points représentent les positions de comptage par un plongeur en surface. Les concentrations s'expriment en nombre d'individus comptés sur un rayon de 10 m.

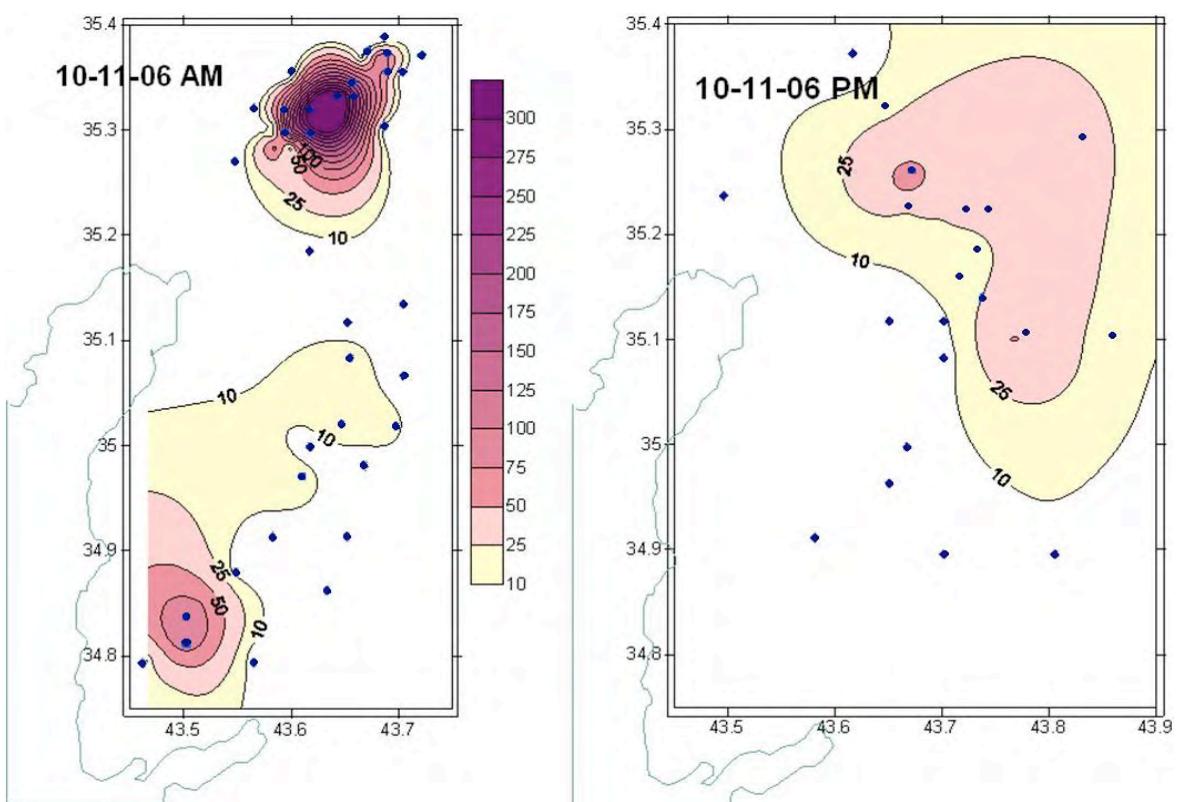


Fig. 22 : Suivi des essaims de la méduse *Pelagia noctiluca* en Baie de Calvi le 10 novembre 2006.

3.5. La variabilité temporelle des populations de *Pelagia noctiluca*

Ces dernières années montrent un évident et substantiel accroissement du zooplancton gélatineux et en particulier des méduses. Ainsi en mer de Behring, une augmentation graduelle de la biomasse des méduses est apparue entre 1979 et 1989 et fut suivie d'une augmentation dramatique dans les années 90 avec un lien possible avec les changements climatiques. (Brodeur *et al.*, 1999).

3.5.1. L'état des connaissances

3.5.1.1. Les variations interannuelles

En Méditerranée, *Pelagia noctiluca* est connue pour ses pullulations spectaculaires certaines années (années à méduses). Contrairement à d'autres espèces de méduses, ces pullulations ont une durée de quelques années, puis sont suivies par des périodes de disparition quasi totales sur l'ensemble du bassin occidental. L'analyse d'une série temporelle de plus de deux siècles (1775-1985), sur base de la littérature existante montre une périodicité d'environ 12 ans (Goy *et al.*, 1989 ; Carli 1991 ; Bernard *et al.* 1988) (Fig. 23 et 24). Cette périodicité se confirme sur le littoral nord tunisien (DalyYahia *et al.*, 2005). Les années à méduses n'ont pas un caractère exceptionnel, elles peuvent perdurer jusqu'à 7 ans et représenter plus de 40% du temps sur un siècle (Goy *et al.*, 1991).

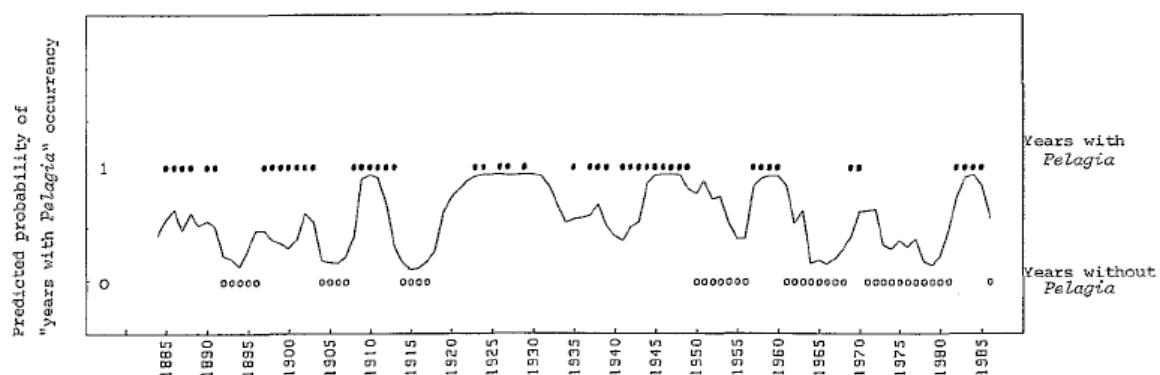


Fig. 23 : Années à *Pelagia* entre 1885 et 1986 (les cercles pleins indiquent des années avec *Pelagia* et des cercles ouverts indiquent des années sans) et la probabilité prédictive de leur occurrence telle qu'estimé par le modèle (ligne continue) (Goy *et al.*, 1989).

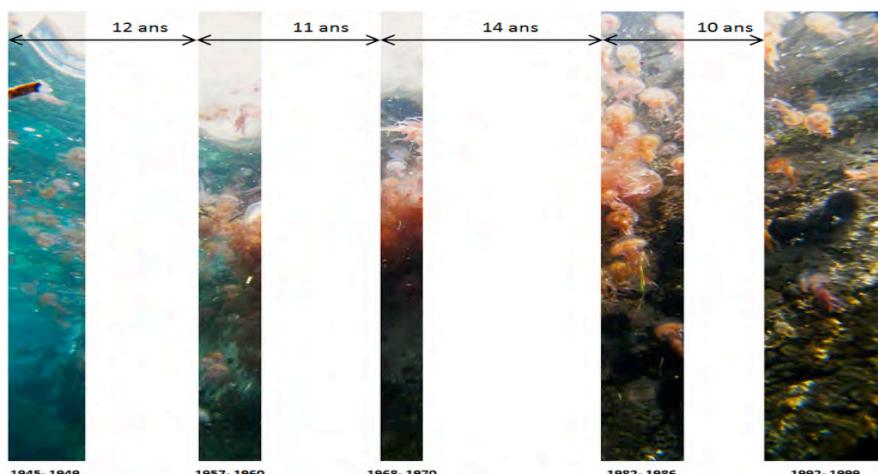


Fig. 24 : Périodicité de 12 ans (+/- 2 ans) des apparitions massives de *Pelagia noctiluca* en Méditerranée entre 1945 et 1999 d'après les informations de Goy *et al.* (2002). (Photo Stephen Mauron-STARESO)

Le nombre de soins donnés, par les Maîtres-nageurs-sauveteurs, aux baigneurs atteints par les piqûres de méduses, ont permis de montrer que les années 1984 et 85 étaient des années à *Pelagia*, mais auxquelles font suite un net déclin du nombre de méduses au cours des étés 86 et 87 (Fig. 25A). (Carli 1991 ; Bernard *et al.* 1988).

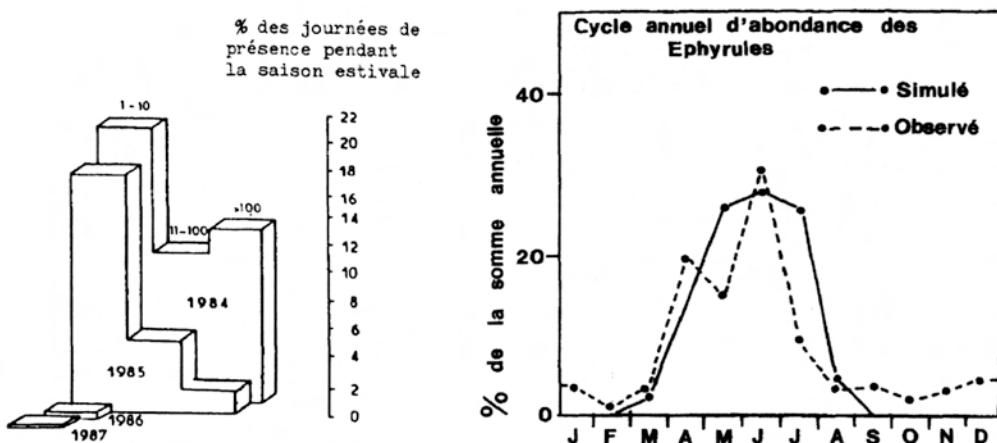


Fig. 25 : (A) Présence de *P. noctiluca* sur le littoral des Alpes maritimes durant les périodes de surveillance (étés 1984 à 1987). En abscisse, le nombre d'adultes observés chaque jour a été regroupé en trois classes : classe I entre 1 et 10, classe II, de 11 à 100, classe III plus de cent. En ordonnée, le pourcentage de journées correspondant à ces classes. (Bernard *et al.* 1988). (B) Cycle annuel observé et simulé des ephyra de 10 mm de *P. noctiluca* en mer Ligure - pic d'abondance d'avril à juillet (Morand *et al.*, 1992).

3.5.1.2. Les variations saisonnières

En Méditerranée occidentale, si les *Pelagia noctiluca* adultes peuvent présenter des fluctuations interannuelles, elles peuvent également être présentes tout au long de l'année et ne présenter que des variations saisonnières modérées.

L'alimentation opportuniste non sélective des adultes, ne tenant pas compte des variations saisonnières du zooplancton pourrait être la cause du maintien démographique toute l'année (Bernard *et al.*, 1988).

En comparaison, les stades larvaire, les éphyrules, se caractérisent par un très fort pic éphémère, d'avril à août et qui disparaît quasiment à partir de la fin de l'été (Goy, 1984 ; Morand *et al.*, 1992). (Fig. 25B). Dans le Golfe de Trieste, les jeunes individus sont présents de mai à novembre (Malej et Vukovic, 1984). Les larves de *P. noctiluca* sont totalement absentes pendant l'hiver et le recrutement qui n'a lieu que pendant les mois chauds.

Le cycle saisonnier de *Pelagia noctiluca* comprend trois phases (Avian *et al.*, 1991 ; Goy *et al.*, 1991 ; Rottini Sandrini et Avian, 1991).

(i) Une phase printanière où les individus d'hiver de l'ancienne génération pondent puis disparaissent, tandis qu'apparaissent les éphyra puis des individus de plus en plus grands capables de se reproduire entre 35 et 50 mm de diamètre vers la fin de l'été.

(ii) A partir de début juillet, les éphyra sont de moins en moins nombreuses, et le recrutement se ralentit faute de nourriture, bien que la température élevée favorise la maturation sexuelle.

(iii) A la fin de décembre, le refroidissement tarde ou même stoppe la reproduction ce qui favorise la survie des individus tout au long de l'hiver. Dès l'approche du pic zooplanctonique printanier, un ultime effort de reproduction est cette fois couronné de succès.

Ce cycle saisonnier de *P. noctiluca* n'est pas synchrone en Méditerranée occidentale. Les pullulations commencent fin automne-début hiver le long des côtes de Tunisie et de Corse occidentale (de hautes abondances peuvent se maintenir tout l'été en Baie de Calvi) et se terminent en été dans la Baie de Villefranche, les Baléares et la mer d'Alboran (Licandro *et al.*, soumis à Biological letters).

3.5.2. L'étude de la variabilité annuelle et inter annuelle de *Pelagia noctiluca* en Baie de Calvi

Les variations annuelles et interannuelles des adultes et des larves de la méduse *Pelagia noctiluca* de la Baie de Calvi ont été estimées par des mesures hebdomadaires réalisées à la station STARESO depuis 2003.

3.5.2.1. La caractérisation du site d'étude

Cette étude s'est déroulée au sein de la station océanographique STARESO (Fig. 26) de l'Université de Liège située sur la presqu'île de la Revellata, dans la Baie de Calvi sur la côte Nord-Ouest de la Corse (Fig. 27). Dans cette région, le plateau continental est étroit (quelques km) et atteint une profondeur d'environ 100 m à proximité de sa bordure. Au delà du talus, les eaux atteignent rapidement de grandes profondeurs d'environ 1500 m, la pente étant beaucoup plus forte, en relation avec la présence d'un canyon sous-marin. Les marées sont de faible amplitude (une cinquantaine de cm maximum).

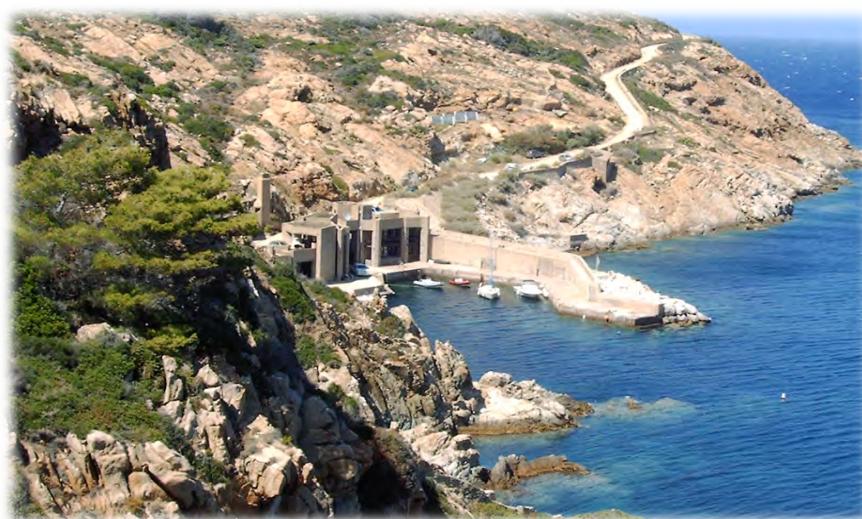


Fig. 26 : Station STARESO de l'Université de Liège érigée par le recteur Dubuisson dans les années 70

La côte occidentale corse est baignée par les eaux du large d'origine Atlantique et reste très épargnée par l'activité humaine. En effet, elle est relativement peu peuplée, surtout en période hivernale, il n'y a pas d'industrie lourde, ni d'agriculture intensive et une faible pollution par les égouts. L'impact de la pression anthropique y est donc particulièrement réduit et de ce fait, les biais liés à celle-ci seront moindres.

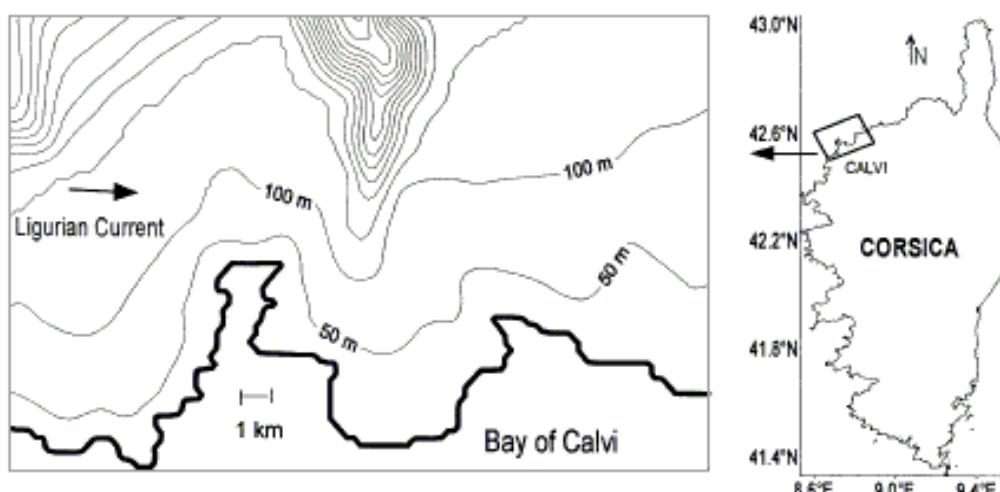


Fig. 27 : Situation géographique de la station STARESO en Corse.

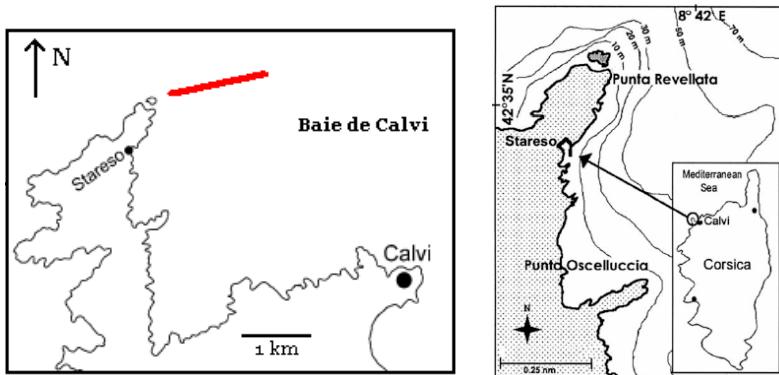


Fig. 28 : Localisation du transect suivi lors des prélèvements d'échantillons en baie de Calvi.

Le climat en Baie de Calvi est caractérisé par une longue période estivale chaude et sèche et des hivers humides. La température moyenne de l'air varie de 10°C en hiver à 25°C en été, avec des minima compris entre 0 et 5°C, et des maxima entre 30 et 35°C (Dauby, 1985). Quant aux pluies, elles sont plus abondantes entre octobre et décembre, avec environ 100 mm en novembre et se raréfient en été, avec approximativement 20 mm en juin (Goffart *et al.*, 2002).

Les eaux en Méditerranée sont caractérisées par une salinité à la surface élevé compris entre 37,4 et 38,1 et donc de variation relativement faible au cours de l'année. Cela est dû au fait que la Méditerranée est un bassin de concentration, l'évaporation étant plus importante que les précipitations et les apports des rivières. On retrouve les valeurs minimales en hiver et maximales en été suite à l'évaporation intense. Les coups de vents et les précipitations peuvent faire varier la salinité en surface de façon journalière et localisée (Hecq, 2002).

Les températures de l'eau en baie de Calvi varient globalement de 13°C en février à 25°C en août (Goffart *et al.*, 2002). Début du printemps, une thermocline apparaît et structure verticalement la colonne d'eau. Cette dernière est stratifiée entre mai et octobre avec des eaux superficielles plus chaudes ce qui limite fortement les échanges (notamment remontées de nutriments) entre la couche profonde plus froide et la couche de surface. Durant le reste de l'année, la colonne d'eau présente un profil bien mélangé suite à l'action des vents et à la diminution de l'ensoleillement.

3.5.2.2. La stratégie d'échantillonnage et traitement des échantillons

Des échantillons et des mesures hebdomadaires destinées à étudier la variabilité des méduses ont été réalisés depuis 2003.

La température de l'eau de surface, la vitesse et la direction du vent sont mesurée en continu à STARESO. La biomasse du phytoplancton est déterminée par des mesures de pigments photosynthétiques réalisées par HPLC. La collecte des échantillons de mésozooplancton, y compris les larves ephyra, est réalisée hebdomadairement, à la pointe de la Revellata, à l'aide d'un filet WP2 de 200 µm de vide de maille (standardisé pour la mer Méditerranée). Seuls les organismes d'une taille supérieure à 200 µm ont donc été capturés. Des estimations d'abondances de *P. noctiluca* sont réalisées par comptages hebdomadaires visuels dans le port de STARESO depuis.

3.5.2.3. Les principaux résultats

En 2003, le poids frais (PF) du mesozooplancton présent dans 1 m³ est constant hormis un pic de PF mi mars (733 mg PF m⁻³) ce qui en est en moyenne sept fois plus élevé que pendant le reste de l'année et un minimum en décembre atteignant des valeurs de 58 mg PF m⁻³ (Fig. 29). En 2004, nous observons un schéma comparable à 2003 sauf qu'en avril-mai, le poids frais passe à 0 mg PF m⁻³. En septembre-octobre, un nouveau pic a lieu, mais moins marqué qu'en février-mars, avec des valeurs maximales atteignant 234 mg PF m⁻³. En 2005, nous observons un pic très important en avril avec des valeurs maximales de PF de 3121 mg PF m⁻³ ce qui est cinquante fois plus élevé que l'année précédente. La moyenne durant le reste de l'année est de 122 mg PF m⁻³, les valeurs sont minimales en hiver et très faibles voir nulles certains jours durant les mois de mai-juin.

En 2006 le pic maximum de PF est atteint fin avril avec 552 mg PF m⁻³ ce qui est quatre fois plus faible qu'en 2005. En 2007, le pic de mésozooplancton est décalé dans le temps (valeur maximale en juin ; 753 mg PF m⁻³). Durant le reste de l'année le PF reste constant et la moyenne est

de 110 mg PF m^{-3} . Fin novembre, cette valeur atteint le double, à savoir 212 mg PF m^{-3} . En 2008, le PF de mészooplancton est en moyenne de 156 mg PF m^{-3} . La production débute en février et atteint une valeur maximale fin mai début juin avec un extrémum de 605 mg PF m^{-3} .

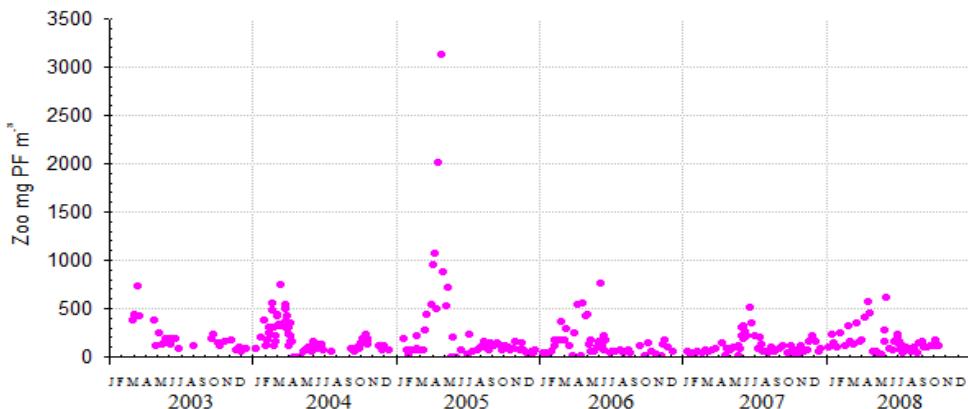


Fig. 29 : Variation interannuelle du poids frais de mészooplancton (mg PF m^{-3}) en Baie de Calvi (2003 à 2008).

Des estimations d'abondances de *P. noctiluca* ont été réalisées par comptages visuels dans le port de STARESO (Fig. 30). De 2003 à 2005 les observations étaient occasionnelles. Depuis 2006, les mesures sont hebdomadaires. En 2006 l'absence ou l'abondance massive supérieure à 10 individus par m^2 ont été notées (N : absence ; FA: $>10 \text{ ind. m}^{-2}$). En 2007 et 2008, une estimation plus quantitative a été utilisée: (1) l'absence; (2) une abondance de 1 à 3 ind m^{-2} ; (3) une abondance de 4 à 9 ind. m^{-2} ; (4) une abondance supérieure à 10 ind. m^{-2} .

L'abondance des *Pelagia* adultes montre une augmentation progressive de 2004 à 2005, suivie d'une augmentation dramatique en 2006, puis d'une diminution significative les étés 2007 et 2008 (Fig. 30). En 2007, nous pouvons observer de très grandes quantités de méduses dans le port à la fin du printemps et en hiver tandis qu'en 2008 la présence de méduses est observée fin du printemps début de l'été. Le développement de *Pelagia* est direct (tout le cycle de vie se déroule dans la colonne d'eau, sans stade benthique) et son espérance de vie est élevée (plusieurs semaines). La présence de larves ephyra de *Pelagia noctiluca* dans le plancton de la Baie de Calvi indique un taux de reproduction élevé.

Les larves ephyra, prélevées chaque semaine au filet de $200 \mu\text{m}$, ne s'observent que sur une période très courte, de mai à juin, et chaque pic n'est présent qu'une semaine. De plus, malgré l'abondance des adultes, la reproduction massive n'a pas lieu chaque année. Ces observations vont dans le sens des hypothèses selon lesquelles les *Pelagia* obéirait à un cycle de 4 à 7 ans. L'abondance moyenne annuelle atteint un maximum élevé en 2006.

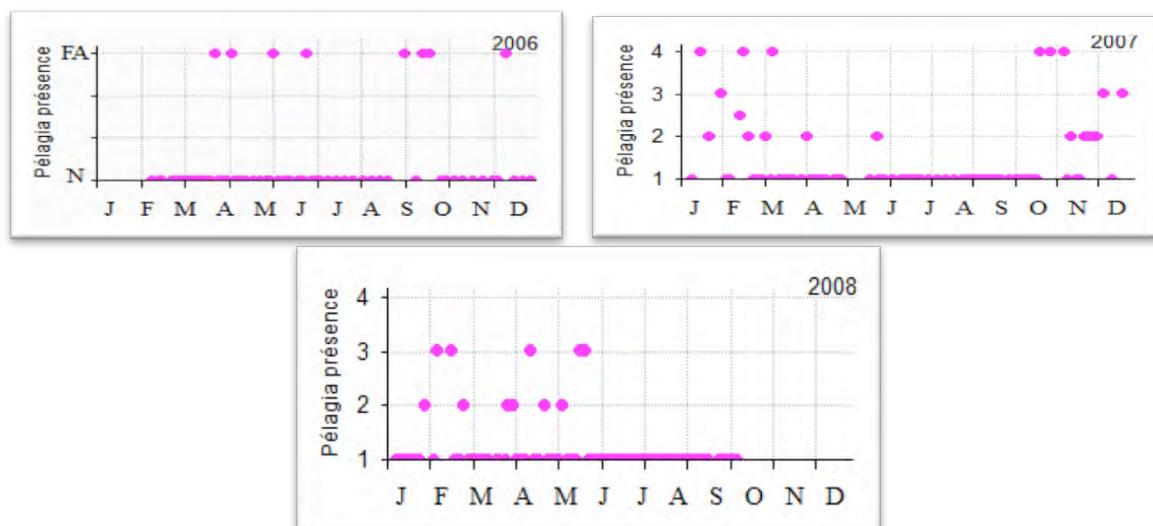


Fig. 30 : Variation temporelle des adultes de *Pelagia noctiluca* à STARESO de 2006 à 2007 (unités : voir texte).

Des pics d'abondance d'ephyra ont été observés le 15 mai 2003, avec 414 ind. 100 m^{-3} , le 1^{er} juillet 2005 avec 190 ind. 100 m^{-3} , en 2006 le 26 mai avec 178 ind. 100 m^{-3} et 892 ind. 100 m^{-3} le 11 juillet 2008 (Fig. 31 à 33).

En 2008, nous avons pu observer la présence d'ephyra avant et après le pic de production, avec des ordres de grandeur comparables aux valeurs maximales des pics de 2005 et 2006. L'essentiel de la production d'ephyra en Baie de Calvi s'effectue sur un mois de l'année et les pics sont présents sur une semaine. Les autres mois sont caractérisés par de très faibles valeurs d'abondance. Les années 2004 et 2007 sont caractérisées par l'absence de pic de production.

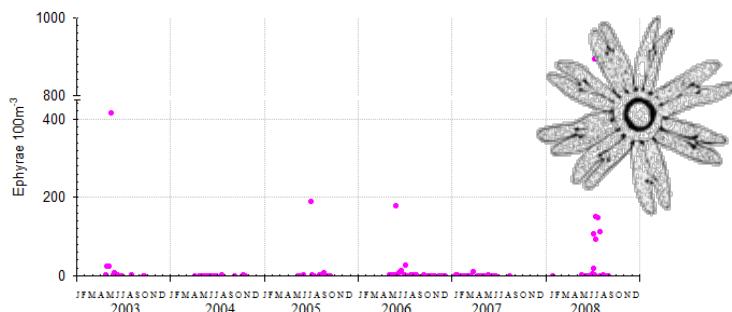


Fig. 31 : Variation interannuelle de larves ephyra de *P. noctiluca* en subsurface en Baie de Calvi de 2003 à 2008.

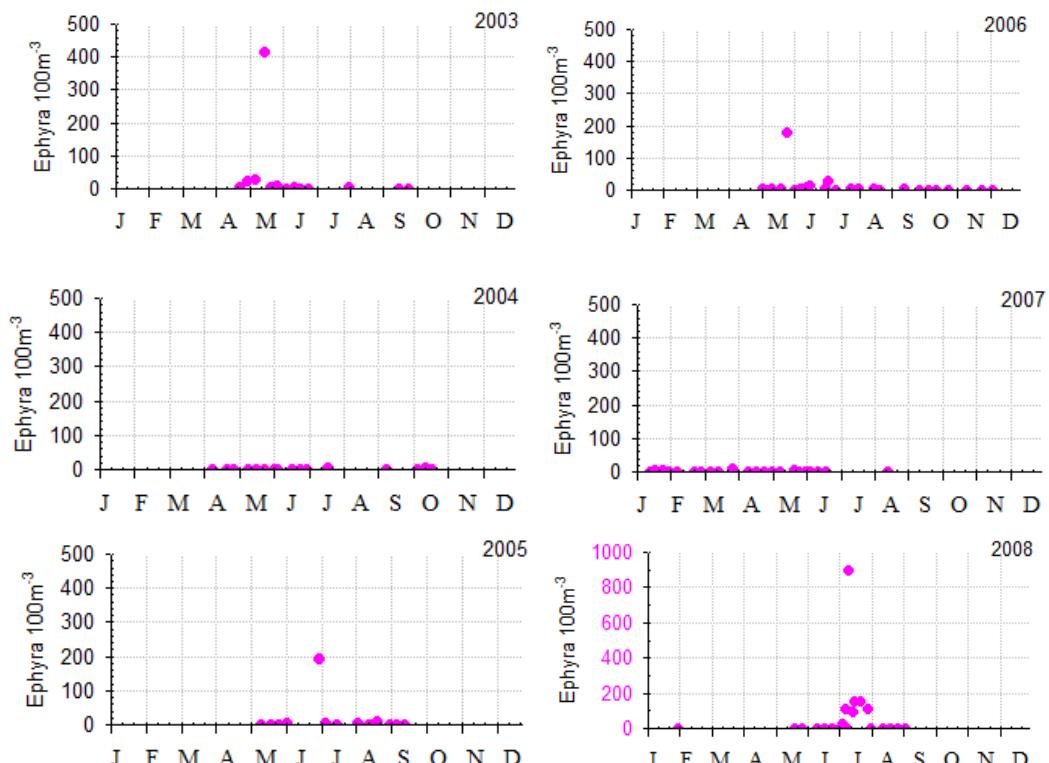


Fig. 32: Variations annuelles des ephyra de *P. noctiluca* en subsurface en Baie de Calvi de 2003 à 2008).

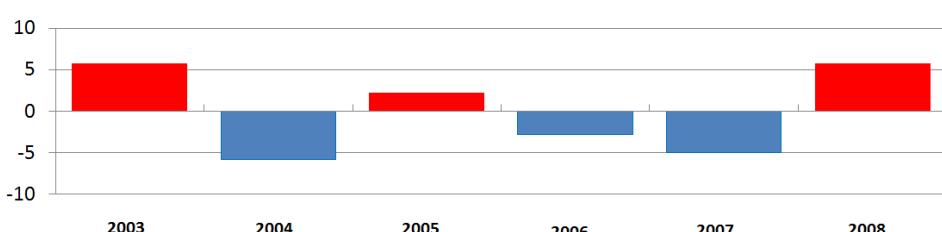


Fig. 33: Anomalies annuelles du nombre de larves ephyra (ind. 100 m^{-3}) par rapport à la moyenne de la série temporelle de 2003 à 2008. Rouge : anomalie positive ; Bleu : anomalie négative.

Nos observations montrent que la prolifération de *Pelagia* en 2006 à Calvi succède à des biomasses particulièrement élevées de mészooplancton en 2005 (Fig. 34). On peut émettre l'hypothèse que l'abondance exceptionnelle des proies pourrait être une des causes de la prolifération. En effet, la survie des larves et les pullulations des adultes durant l'été 2006 semblent être en relation avec la disponibilité en zooplancton de l'année précédente. D'autre part la pullulation de *Pelagia* semble avoir pour conséquence la diminution du mészooplancton à la fin de l'été 2006. Leur prolifération pourrait être la cause du déclin du mészooplancton et des larves de poissons. Réciproquement, durant l'été 2007, le zooplancton était peu abondant et par conséquent *Pelagia* a décliné.

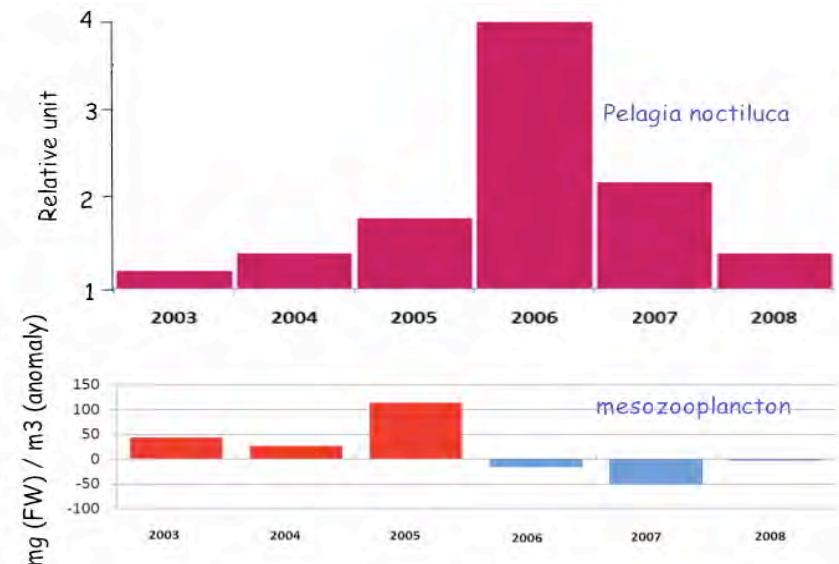


Fig. 34 : (A) Variations interannuelles de l'abondance des adultes de *Pelagia noctiluca* en Baie de Calvi de 2006 à 2008 (unités relatives, 1: pas de méduses, 4: pullulations) et (B) du mészooplancton (anomalie de la biomasse par rapport à la moyenne, mg PF m⁻³) de 2003 à 2008 en Baie de Calvi (Hecq *et al.* 2010).

La présence des ephyra d'avril à août avec un pic de densité au mois de juin suggère que *Pelagia* ne se reproduit pas durant les mois froids de l'année et que le recrutement et la variation temporelle des larves puisse être contrôlé par la température. Cependant, la température seule ne peut expliquer la variation de l'abondance des larves. Ainsi nos résultats montrent que l'abondance moyenne annuelle des larves (dont le pic est en juin juillet est maximum les années où la température moyenne printanière est comprise entre 13 et 13,5 °C (Fig. 35). L'effet de la température est alors indirect et lié à l'importance du mélange vertical au printemps, la disponibilité en nutriments et à l'apport de zooplancton.

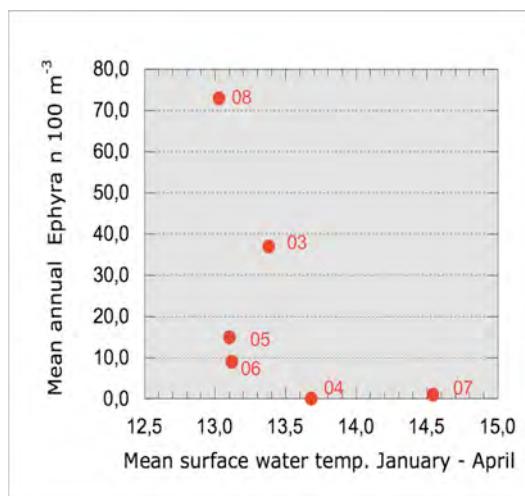


Fig. 35. Relation entre le nombre moyen annuel de larves ephyra (ind. 100 m⁻³) et la température moyenne des eaux de surface de janvier à avril en Baie de Calvi.

3.6. Une discussion sur les relations entre *Pelagia noctiluca* et son environnement

Sur base des données de la littérature et des résultats de notre étude, nous pouvons répondre à quelques questions.

3.6.1. La dangerosité des *Pelagia*

Surnommée "ortie de mer, piqueur mauve ou mauve stinger", la *Pelagia* peut s'avérer incommodante pour le baigneur ayant simplement effleuré un tentacule. Ce dernier présentera une brûlure dont l'effet se ressentira durant au moins une heure. Cette piqûre ne constitue pas un risque grave pour la santé et les cas ayant provoqué des complications médicales sont rares (Bernard *et al.*, 1988). Le contact avec *Pelagia noctiluca* génère une brûlure instantanée suivie de l'apparition d'un érythème (réaction urticarienne localisée) (Berger *et al.*, 2000 ; Berger et Caumes, 2004).

La sévérité des réactions dépend de l'âge, des antécédents personnels, des antécédents de piqûre, de l'étendue de la surface cutanée atteinte, d'un traitement initial négligé ou mal conduit, du terrain allergique (Queruel *et al.*, 2000). Dans ces derniers cas, s'ajoutent à la douleur et l'érythème, la formation de bulles (véritables brûlures du second degré), un œdème local et une douleur plus intense qui peut irradier de façon centripète à partir des extrémités (Maretić *et al.*, 1988).

Lors d'envenimation plus massive, des lésions vésiculeuses, purpuriques puis nécrotiques (desquamations) laissent une pigmentation cicatricielle durant quelques mois. Ces lésions entraînent une gêne esthétique, principalement quand le contact avec la méduse a été long ou l'envenimation sévère (Burnett et Calton, 1987). Peuvent alors s'ensuivre des symptômes apparaissant après 2 à 4 heures : mal de tête, vertige, syncope, vomissement, faiblesse, fièvre, ulcération et hématurie. Des cas de choc anaphylactiques ont été observés.

S'il ne provoque aucunes altérations de l'ADN, le venin contenu dans les nématocystes de *Pelagia* présente de remarquables propriétés cytotoxiques (Mariottini *et al.*, 2002) et cardiotoxiques (Burnett et Calton, 1987).

En cas de piqûre, il est recommandé de ne pas frotter pour éviter de décharger les nématocystes mais de rincer abondamment la partie atteinte avec de l'eau de mer afin d'éliminer les nématocystes non déchargés. Il ne faut surtout pas utiliser d'eau douce qui en raison du changement osmotique (eau douce/eau de mer) les activerait. Il convient appliquer de l'acide acétique à 5% (vinaigre), facile à emporter sur la plage et qui est un excellent inhibiteur des nématocystes.

A ce traitement, il convient d'associer des mesures antiseptiques et anti-inflammatoires habituelles : désinfection, vaccination antitétanique, antibiothérapie générale (dans les envenimations graves) et dermocorticoïdes (Berney, 2001 ; Berger et Caumes, 2004).

D'autres espèces de méduses de grande taille sont présentes en Corse : *Rhizostoma pulmo*, *Cothylorhyza tuberculata*, *Aurelia aurita* et *Aequorea forskalea*. Elles sont inoffensives et moins abondantes et que *Pelagia noctiluca*. Au XIXe siècle, au Pays-Bas, on utilisait des bassins remplis d'aurélie pour soigner les douleurs dues aux rhumatismes.

3.6.2. L'influence de *Pelagia* sur le tourisme et l'activité professionnelle

En Méditerranée, si les méduses ne représentent pas un réel danger, leurs pullulations peuvent perturber l'activité récréative, faire renoncer à la baignade et avoir des répercussions négatives sur le tourisme. Dans certains cas, les pouvoirs publics sont contraints d'interdire la baignade, d'où une répercussion sur la saison balnéaire (Aubert, 1984 ; Bernard *et al.*, 1988).

Les méduses peuvent avoir dans certains cas un impact sur l'activité industrielle, notamment en colmatant les systèmes d'apport d'eau des centrales électriques (Malej et Vukovic, 1984).

3.6.3. Les effets de *Pelagia* sur l'activité de pêche

Les pullulations de méduses peuvent générer une nuisance pour la pêche. En Adriatique, les pêcheurs peuvent ramener dans leurs filets des quantités de méduses dix fois supérieure au volume de poissons prélevés avec pour conséquence le surcroit de travail pour le tri des poissons et des méduses et les risques de piqûres en manipulant les filets (Rottini Sandrini *et al.* 1984 ; Maretić *et al.* 1991).

Le colmatage du filet généré par les méduses est responsable de l'évitement du filet par les poissons, augmente le travail du moteur pendant la pêche, et diminue le rendement (Tiballs, 2006).

3.6.4. L'impact de *Pelagia* sur les stocks de poissons

L'abondance des larves de harengs dans le Fjord de Kiel, en période de reproduction, décroît brusquement lorsque la biomasse d'*Aurelia aurita* s'élève au-dessus d'une certaine limite (Möller, 1984).

Les *Pelagia* sont responsables de prédation sur les œufs de poissons. Bien que l'analyse des contenus stomacaux de *Pelagia*, montre que les œufs de poissons, notamment de harengs et de sardines, constituent une source non négligeable de nourriture (Zavodnik, 1987), il n'y a aucune indication claire sur la présence de larves de poisson. Ceci laisse supposer que cette *Pelagia* n'est pas un prédateur actif des poissons. Cependant, il peut y avoir compétition entre *Pelagia* et les poissons zooplanctivores pour certaines proies. Cet aspect des relations entre méduses et poissons est essentiel pour la compréhension du recrutement halieutique et nécessite une étude approfondie.

3.6.5. L'impact des prédateurs sur *Pelagia*

Les **prédateurs naturels** des *Pelagia* sont sans aucun doute les **poissons** tels que les bogues (*Boops boops*), les tanudes (*Spondylisoma cantharus*, dorade grise) ou les chincharts (saurel ; *Trachurus sp.*) comme nous l'observons en Baie de Calvi. Des restes de *Pelagia* sont fréquemment retrouvés dans le contenu stomacal de *Boops boops* (Bogue) de l'Adriatique et autour de l'île de Malte (Axiak et Civili, 1991).

En Adriatique seulement 0.3 % des *Pelagia* montrent des signes d'attaque sur le manubrium par les bogues (Zavodnik, 1987), ce qui suggère un faible contrôle des *Pelagia* par ces poissons.

En Baie de Calvi, par contre, lors des invasions d'essaims passifs (e.g. mai 2007), cette proportion peut atteindre 10 à 15 % et on observe, des *Pelagia* isolées attaquées par plusieurs bogues qui participent ainsi la destruction totale des essaims passifs en quelques heures.

D'autres espèces de poissons s'alimentant de membres de la famille des Pelagiidae, tels que *Peprilus simillimus*, *Theragra chalcogramma*, *Zaprora silenus* et *Pseudocaranx dentex* (Purcell et Arai, 2001).

Si la présence de méduses et de salpes a été signalée dans l'estomac du thon rouge (Chase, 2002) ou des oiseaux (Harrison, 1984) aucune publication ne mentionne explicitement la présence de *Pelagia noctiluca* dans l'estomac des thons ou des oiseaux. Les tortues de mer, les poissons lune et même les dauphins, peuvent être des consommateurs de *Vella velella* qui est une hydroméduse Porpitidae mais il n'y aucune référence scientifique montrant leur prédation sur *Pelagia*.

La **pression de prédation** est plus élevée **sur les larves ephyra** que sur adultes ce qui les rend plus vulnérables (Malej, 1989). Les jeunes ephyra de *Pelagia* peuvent être consommés par certains crustacés planctoniques, tel que *Podon polypnemoides* (Avian, 1986) mais aussi par les poissons juvéniles.

Bien que divers d'organismes consomment occasionnellement *Pelagia*, il n'est pas certain de pouvoir considérer un de ceux-ci comme un prédateur naturel important, capable de réguler ses densités de population (UNEP, 1985). Les essaims actifs de *P. noctiluca* qui pour se défendre face aux prédateurs, injectent les toxines des nématocystes dans la peau de n'importe quel animal assurent la protection contre la prédation, à la fois pour les adultes et pour les ephyra.

3.6.6. L'impact de la pêche sur *Pelagia*

Ne négligeons pas l'hypothèse que, à travers les océans du monde entier, la diminution des stocks de poissons pélagiques puisse être une cause de la prolifération des méduses.

En effet les efforts pêche industrielle commerciale n'ont cessé de faire diminuer le nombre de poissons top-prédateurs. Or, la plupart des méduses se nourrissent des mêmes proies que de nombreux adultes et juvéniles de poissons. Une réduction des populations de poissons prédateurs pourrait donc être à l'origine d'une élévation des peuplements de méduses (Mills, 2001).

Néanmoins, il reste à vérifier que l'accroissement de la biomasse de zooplancton gélatineux est le résultat de perturbations anthropogéniques, dont la surpêche, ou d'une manifestation de la variabilité naturelle de l'écosystème.

3.6.7. Le lien entre les pullulations de *Pelagia* et la pollution

Divers auteurs et la presse émettent l'hypothèse que la pollution soit la cause de pullulations de méduses, dans la baie de Mersin (Turquie) ou dans le Golfe de Trieste (Bingel *et al.*, 1991 ; Fonda Umani, 1991). Certes, dans de nombreuses régions côtières oligotrophiques, une exposition à la pollution urbaine provoquerait une élévation de la productivité (Wilkerson et Dugdale, 1984). En effet, une plus forte concentration de nutriments dans l'eau peut favorise une meilleure productivité du zooplancton herbivore, source de nourriture potentielle pour les méduses.

En théorie, l'eutrophisation croissante des mers, dans certaines régions côtières, pourrait modifier la diversité des niveaux trophiques supérieurs, tels que les poissons et les méduses. Par exemple, une augmentation d'azote et une diminution du rapport silicates/azote favorise la croissance des nano-flagellés au détriment des diatomées. Il se mettrait alors en place une chaîne alimentaire du type flagellé / petit zooplancton / méduses (Wood, 2005).

A notre sens, il y a lieu de ne pas extrapoler hâtivement ces considérations. En effet, une étude tenant compte de différents facteurs anthropogéniques, dans le Nord de l'Adriatique, a démontré que c'était la convergence de ces facteurs qui était à l'origine d'une diminution à long terme des espèces d'hydroméduses. Parmi ces facteurs, les processus d'eutrophisation irréversibles seraient la cause principale de cette diminution (Bevonic, 1991).

De plus, en Méditerranée occidentale la plupart des pullulations de *Pelagia* sont observées dans les eaux du large non polluées (Morand *et al.*, 1992 ; Goy *et al.*, 1989) et dans des eaux côtières oligotrophes. En Corse, les *Pelagia* pullulent activement dans les eaux les plus oligotrophes de Méditerranée occidentale telles que celles de la Baie de Calvi.

3.6.8. La position de *Pelagia* dans l'écosystème pélagique

La méduse *Pelagia noctiluca* est carnivore et est une prédatrice importante de l'écosystème. Comme la forme adulte peut être présente tout au long de l'année et étant donné son abondance et sa grande taille, elle apparaît comme étant un prédateur-clé important du système planctonique du large.

Cependant, son régime alimentaire est mal précisé. L'analyse des contenus stomacaux révèle que la principale source de nourriture provient des crustacés, principalement les cladocères et les copépodes, suivis par les chaetognates, et cela aussi bien l'hiver que l'été. Elle peut également se nourrir d'appendiculaires, d'hydroméduses, de siphonophores et d'œufs de poissons ainsi que de salpes qui à Calvi présentent les mêmes pullulations que *Pelagia*. Les larves ephyra se nourrissent principalement de microzooplankton et peuvent ingérer des adultes de jeunes *Obelia* et autres petites méduses.

Le régime alimentaire de *Pelagia noctiluca*, semble donc opportuniste. La prédation de cette espèce est plutôt gouvernée par la disponibilité de la nourriture que par la préférence alimentaire. Ceci lui assure une alimentation non limitée par les variations saisonnières de la composition du zooplankton.

Par sa nutrition sur le zooplankton herbivore, *Pelagia* est capable de réduire la pression de broutage de ce dernier sur le micro-phytoplankton et ainsi de stimuler la croissance de ces

microalgues. Elle exerce une influence significative directe sur l'écosystème pélagique par son activité prédatrice et par la libération de matériaux dissous.

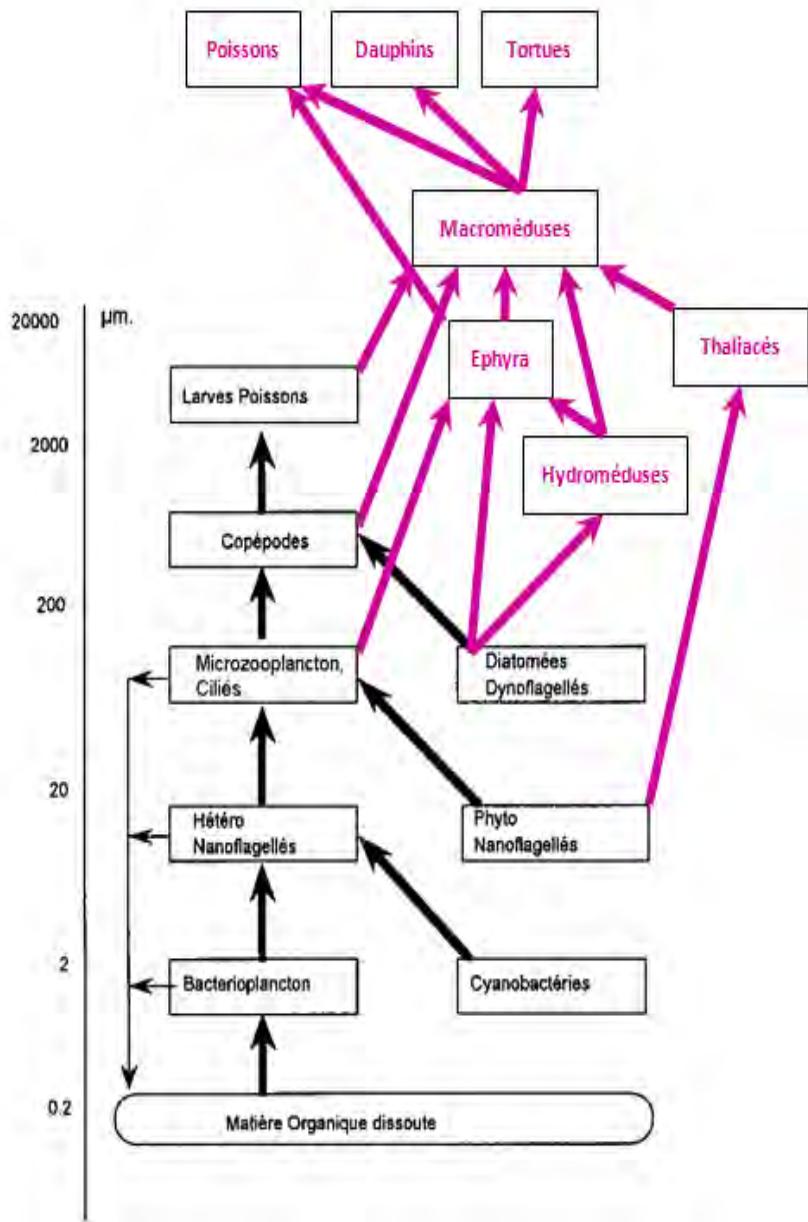


Figure 36 : Position trophique de *Pelagia noctiluca* dans l'écosystème pélagique. Insertion dans le schéma de Fenschel (1988).

3.6.9. Des hypothèses concernant la formation des essaims

Les raisons et les mécanismes régissant ces essaims ne sont guère connus.

L'apparition des essaims actifs la nuit en surface est liée au **cycle diurne des migrations** verticales. Cette migration est effectuée uniquement par nage active ; aucune modification biochimique telle que la régulation d'ions n'a été détectée (Mills et Voght, 1984). La persistance en surface d'essaims pourrait être liée à la nutrition ou la reproduction.

De manière générale **differents facteurs**, incluant des températures élevées, une absence de nourriture ou encore la fin du cycle reproductif, pourraient être la cause de la transformation des

agglomérations actives en agrégations passives, qui ne seraient alors maintenues que par les courants de surface (Malej et Vukovic 1986).

Les **vents dominants** et les courants de surfaces associés pourraient expliquer l'accumulation de méduses moribondes à la côte en surface. C'est un des aspects les plus remarquables de la formation des **essaims passifs**. Habituellement, après quelques jours de vent continu, de grands assemblages de méduses apparaissent le long du continent et des îles (Zavodnik, 1987 ; Axiak *et al.*, 1987). A la côte, des agrégations de méduses moribondes s'observent en surface. Les accumulations de méduses dues au vent le long des rivages exposés à ce dernier sont généralement limitées à une profondeur d'environ 2 à 5 m (Zavodnik, 1987) et sont temporaires (Rottini Sandrini et Avian, 1983 ; Zavodnik, 1987).

Dans les eaux peu profondes du Golfe de Tunis, la configuration de la côte largement ouverte permet aux eaux du large de pénétrer par vent de Nord-est, Nord et Nord-ouest, et contribue ainsi à la présence, dans ce secteur, d'espèce plus océanique et d'expliquer les invasions de *P. noctiluca* (Daly Yahia *et al.*, 2003). En mer Adriatique, les endroits les plus affectés par des essaims de méduses sont ceux exposés à la mer ouverte (Benovic, 1991).

La **dynamique marine** et les **conditions hydrodynamiques locales** pourraient intervenir sur la localisation des essaims (Stravisi, 1984). En baie de Calvi, les essaims actifs sont souvent situés au Nord-Est de la pointe de la Revellata où les eaux de surface sont à l'abri des vents du large (Hecq, 2010).

Les **courants horizontaux de surface** peuvent jouer un rôle sur certaines pullulations. En Mer Adriatique, les pullulations de *P. noctiluca* durant les périodes froides de l'année, ne peuvent avoir lieu que si de très grands essaims étaient importés dans la partie Sud de l'Adriatique, par les courants de surface provenant de la Mer Ionienne, à travers le Détrict de Otranto. Le temps estimé pour atteindre la partie Nord est d'environ trois mois (Bonevic, 1987).

Certains essaims seraient maintenus activement par la **nage individuelle** de chaque individu lors de la période de reproduction, **facilitant ainsi la rencontre de partenaires sexuels** (Malej, 1989). Il a été suggéré que la reproduction avait lieu dans les essaims actifs (Axiak et Civili, 1991). En effet, la rencontre des partenaires sexuels est grandement facilitée lorsque les méduses vivent dans un essaim (Malej, 1989). Les regroupements côtiers de *P. noctiluca* représenteraient donc un phénomène naturel de son cycle biologique. Remarquons que, si les larves ne disposent daucun moyen de se mouvoir par elles mêmes ni de former des essaims, des accumulations locales peuvent survenir suite à une ponte massive dans un essaim actif. Dès lors, à l'instar du reste du mésozooplancton, ces larves deviennent totalement dépendantes du mouvement des masses d'eau (Morand *et al.*, 1992).

Notre étude de la variabilité temporelle de cette distribution spatiale à l'échelle de la Baie de Calvi montre que les essaims actifs de méduses *Pelagia* en subsurface apparaissent en quelques heures au large et disparaissent en quelques jours (Fig. 21). Ces essaims actifs sont généralement localisés aux alentours de la pointe de la Revellata, ou sous le vent d'autres pointes, là où les eaux de surface sont protégées du vent, où la turbulence est réduite et où le mésozooplancton s'accumule (Skliris *et al.*, 2001a et b ; Hecq, 2003). Ces essaims ont un temps de résidence limité et migrent verticalement en relation avec le cycle diurne mais aussi avec les changements de conditions du vent. A la longue, seuls restent en surface, à la côte, les individus moribonds qui rejoignent les essaims passifs qui sont emportés par les vents de secteur Nord et Nord-Est. Un schéma conceptuel résume les principales contraintes environnementales qui contrôlent ces invasions (Fig. 37).

Les zones de proliférations de *Pelagia* sont relativement bien délimitées mais peuvent occuper de vastes superficies liées aux systèmes frontaux (Bernard *et al.*, 1988). En mer Ligurie la répartition spatiale des différents stades de *Pelagia* est fonction des structures hydrologiques liées au front Liguro-Provençal. Rappelons que *Pelagia noctiluca* est la seule scyphoméduse à se reproduire au large. Les formes adultes abondent sur le front probablement en relation avec les ressources alimentaires présentes en cet endroit. A l'inverse, les formes larvaires et juvéniles sont concentrées essentiellement dans la veine d'eau périphérique (courant ligure) (Morand *et al.*, 1992 ; Goy *et al.*, 1991). Les oscillations du front et le détachement de boucles liées aux méandres pourraient expliquer l'apport de masses d'eau et des invasions d'essaims actifs sur le plateau continental (Goffart *et al.*, 1995). Enfin au large de Calvi, l'existence d'un canyon profond, proche des côtes, pourrait intervenir dans l'apport d'essaims actifs (Skliris *et al.*, 2001a).

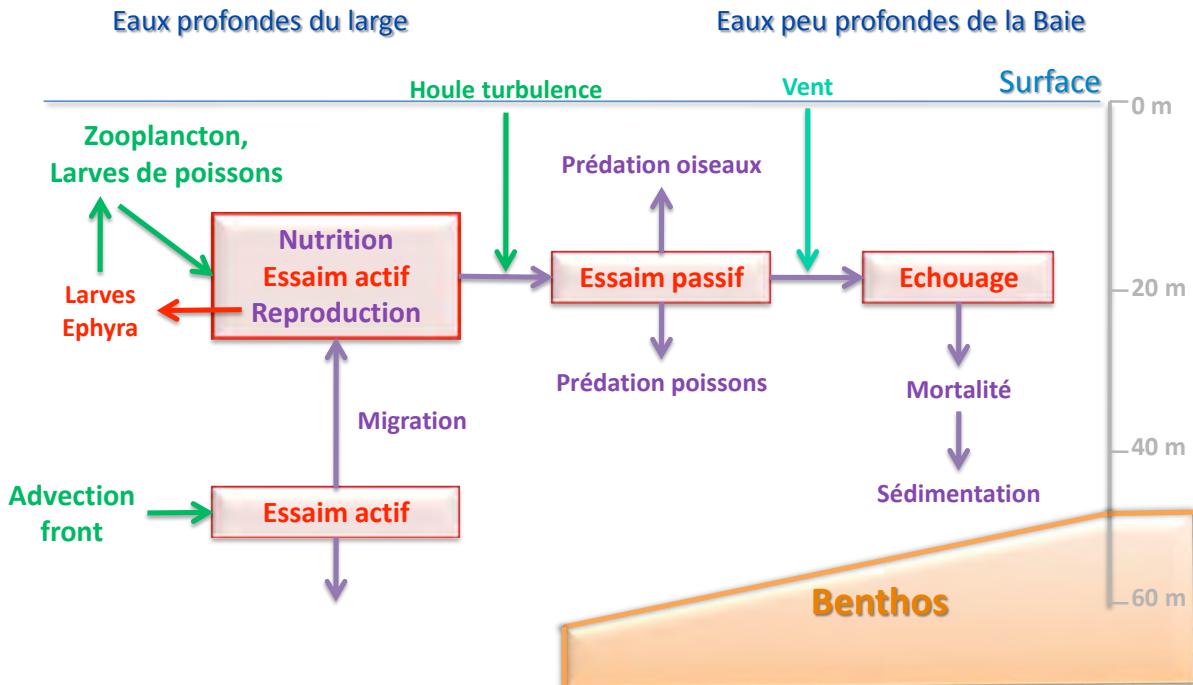


Fig. 37 : Schéma conceptuel reprenant les principales contraintes et interactions responsables des invasions de *Pelagia noctiluca* en Baie de Calvi.

3.6.10. Quelles sont les causes des pullulations?

Au large de la Corse, des pullulations surviennent environ tous les 12 ans avec une durée de la période d'abondance d'environ 4 ans. Les causes de ces pullulations périodiques ne sont pas entièrement établies, plusieurs hypothèses différentes peuvent être avancées. Des paramètres autres que la variation annuelle de l'espèce entrent en jeu.

Les adultes de *Pelagia* sont présents tout au long de l'année mais peuvent présenter des fluctuations sur de longues périodes. Ces pullulations peuvent durer quelques années, puis être suivies par des périodes de disparition quasi totales. Ces successions d'années avec et sans méduses ont permis de mettre en évidence une série temporelle d'une périodicité d'environ 12 ans.

Nos observations montrent que la pullulation de *Pelagia* en 2006 à Calvi succède à des biomasses particulièrement élevées de mésozooplancton en 2005 (Fig. 34). On peut émettre l'hypothèse que l'abondance exceptionnelle des proies pourrait être une des causes de la prolifération. En effet, la survie des larves et les pullulations des adultes durant l'été 2006 semblent être en relation avec la disponibilité en zooplancton de l'année précédente. D'autre part la pullulation de *Pelagia* semble avoir pour conséquence la diminution du mésozooplankton à la fin de l'été 2006. Leur prolifération pourrait être la cause du déclin du mésozooplankton et des larves de poissons. Réciproquement, durant l'été 2007, le zooplancton était peu abondant et par conséquent *Pelagia* a décliné.

Comme pour la production phytoplanctonique (Goffart *et al.*, 2002), il a été suggéré que **les facteurs météorologiques** pouvaient contrôler le phénomène de pullulations. En Méditerranée nord occidentale, les pullulations apparaissent associées à des hivers chauds (Goy *et al.*, 1989), qui sont liés au **climat** Nord Atlantique (Molinero *et al.* 2008). Le climat doux régnant durant la période hivernale a sans aucun doute un effet favorable sur la reproduction, notamment en diminuant la mortalité larvaire provoquée par le mélange vertical de la colonne d'eau ou en réduisant la période de développement larvaire (Goy, 1984).

La présence des ephyra d'avril à août avec un pic de densité au mois de juin suggère que *Pelagia* ne se reproduit pas durant les mois froids de l'année et que le recrutement et la variation temporelle des larves sont contrôlés par la **température**.

Cependant, la température seule ne peut expliquer la variation de l'abondance des larves. Ainsi l'abondance moyenne annuelle des larves (dont le pic est en juin-juillet est maximum les années où la température moyenne printanière est comprise entre 13 et 13.5 °C (Fig. 35). L'effet de la température est alors indirect et lié à l'importance du mélange vertical au printemps, la disponibilité en nutriments et à l'apport de zooplancton.

Un **manque général de précipitations**, associé à des **températures** et des **pressions atmosphériques** élevées de mai à août, apparaît comme étant le meilleur prédateur de l'occurrence des années à *Pelagia*. Dans la région méditerranéenne Nord-occidentale, cette **combinaison d'anomalies** semble provenir d'une situation météorologique anticyclonique (haute pression) de longue durée, principalement lorsque se présente un printemps en avance et un été en retard (Goy *et al.*, 1989). De même, en Tunisie, les années à *Pelagia* correspondent aux périodes sèches, généralement associées à des amplitudes thermiques fortes (supérieures à 16°C), dues à des étés particulièrement chauds, malgré des hivers doux (Daly Yahia *et al.*, 2005). Les **modifications des facteurs météorologiques** (température, précipitation et pression atmosphérique) liées à l'**Oscillation Nord Atlantique** ne sont pas en phase sur une longue période. Ce déphasage pourrait influencer les variations de l'hydrodynamisme de la partie ouest de la Méditerranée (Goy *et al.*, 1989 ; Molinero *et al.*, 2008).

Des **facteurs météorologiques soutenant un apport en nutriments**, pourraient causer un accroissement de la population de méduses, via une poussée phyto et zooplanctonique (Legovic, 1987) voire des explosions de l'espèce selon la période de l'année. L'élévation de la température de l'eau de mer pourrait favoriser la reproduction de la méduse par une prolifération du zooplancton (copépodes, larves de poissons) leur servant de proies (Fonda Umani, 1991).

Les pullulations cycliques de *P. noctiluca* ne sont pas nécessairement synchrones avec celles des autres espèces de méduses. En effet, les années 1969 à 1970 et 1982 à 1985 étaient des années à méduse *P. noctiluca*, alors que les populations de *Liriope tetraphylla* étaient très faibles. Inversement, les années riches en *Liriope* de 1966 à 1993, se sont toujours présentées lorsque *Pelagia* était absente (Buecher *et al.*, 1997). Il semble que lorsque les conditions, notamment climatiques, sont favorables au développement de *Pelagia*, les essaims de grande taille vont consommer toutes les proies possibles, y compris les autres méduses comme *Liriope tetraphylla* (Goy *et al.*, 1989 ; Buecher *et al.*, 1997).

Goy *et al.* (1991) considèrent qu'avec un seul pic printanier de biomasse utilisable par les méduses et une oligotrophie estivale et automnale typique, le bilan métabolique global de la population est négatif entre août et novembre. Une interruption du recrutement annuel, avec disparition des jeunes stades les moins résistants est alors possible. En effet, si la période de reproduction se prolonge jusqu'au cœur de l'automne, vraisemblablement contrôlée par la température, tout se déroule finalement comme si seules les premières pontes, c'est-à-dire celles de la fin du printemps, avaient une réelle possibilité d'aboutir au stade adulte. Probablement que les individus issus de cette reproduction précoce atteignent une taille suffisante avant d'affronter l'oligotrophie estivale. A contrario, les larves nées des pontes plus tardives doivent subir des conditions nutritionnelles défavorables, entravant leur croissance et diminuant grandement leur taux de survie. Dès lors, il y de fortes chances que le niveau des effectifs reproducteurs de l'année suivante soit défini en grande partie par les pontes de fin de printemps (Morand *et al.*, 1992).

Morand *et al.* (1992) ont montré qu'une anomalie mensuelle de + 10 % de la concentration de nourriture avait beaucoup plus de conséquences sur le niveau ultérieur de la population si elle survenait en mai, juin ou juillet. De fait, celle-ci induit alors une forte déviation, d'une ampleur allant jusqu'à 60 % par rapport à une population de référence n'ayant subi aucune perturbation. Cependant, les conditions climatiques pourraient favoriser la prolifération de compétiteurs de cette méduse, et faire chuter sa densité de population.

3.6.11. Les effets des changements planétaires

Plusieurs types d'événements liés aux changements planétaires semblent actuellement se traduire par des effets cumulatifs sur l'augmentation du nombre de méduses dans plusieurs océans.

On peut suggérer que l'augmentation planétaire des espèces opportunistes comme les méduses pourraient être liée à l'élimination d'espèces et une **perte globale de biodiversité**. Le peu de documentation disponible ne permet pas de valider cette hypothèse.

Il est cependant indéniable que des changements de type climatique à long terme influenceront l'augmentation des méduses comme le font les **modifications des facteurs météorologiques** (température, précipitation et pression atmosphérique) liées à l'Oscillation Nord Atlantique.

Pour beaucoup d'espèces tempérées, une température de l'eau plus chaude favorise clairement son potentiel reproducteur. En effet, la période de reproduction de nombreuses de ces méduses est très certainement contrôlée par la température (Tableau 4) (Purcell, 2005). Dans le cas de *P. noctiluca*, la durée de croissance des éphyrules diminue fortement lorsque la température s'élève (Rottini Sandrini et Avian, 1991). De plus, une augmentation de la température de l'eau serait à l'origine d'un accroissement du taux de natation, et donc d'une meilleure recherche de nourriture (Giorgi *et al.*, 1991). De même, *Pelagia noctiluca* ne peut survivre à l'hiver dans le Golfe de Trieste, à cause de l'eau généralement trop froide (< 7-8°C) dans cette région (Stravisi, 1984 ; 1991).

Les changements à long terme de la température et de la salinité de l'eau de mer n'expliquent cependant pas clairement les modifications d'abondance de la méduse, même si la température affecte fortement ses variations saisonnières et la durée du développement. Rappelons qu'en Méditerranée, des pullulations de *Pelagia noctiluca* sont observées depuis plus de 200 ans et ne constituent donc pas un phénomène récent.

Tableau 4 : Espèces de cétoires ou de méduses montrant une réponse favorable au réchauffement de la température de l'eau (d'après Purcell et Decker, 2006).

Espèces	Données	Conditions favorables	Localisation	Références
<i>Mnemiopsis leidyi</i> (cnétophores)	50 ans	Réchauffement de 2°C	Baie de Narragansett,	Sullivan <i>et al.</i> , 2001.
Grande méduses (Scyphoméduses)				
<i>Pelagia noctiluca</i>	200 ans	Chaleur, salinité	Méditerranée	Goy <i>et al.</i> , 1989.
<i>Chrysaora quinquecirrha</i>	35 ans	Chaleur, salinité	Baie de Chesapeake	Cargo et King, 1990.
<i>Chrysaora quinquecirrha</i>	Salinité moyenne et température élevée augmente la production d'éphyrules.			Purcell <i>et al.</i> , 1999.
<i>Chrysaora melanaster</i>	20 ans	Régime de chaleur	Mer de Bering	Brodeur <i>et al.</i> , 1999 ; 2002.
	40 ans	Régime de chaleur	Golf d'Alaska	Anderson et Piatt, 1999.
<i>Aurelia</i> (aurita ?)	20 ans	Réchauffement de 1.5°C	Mer intérieur du Japon	Uye et Ueta, 2004.
<i>Aurelia labiata</i>	Température chaude augmente le taux et le nombre des éphyrules produites, ainsi que leur croissance.			Purcell, 2005. Widmer, 2005.
Petites méduses (Hydroméduses).				
<i>Liriope tetraphylla</i>	27 ans	Chaleur, salinité	Méditerranée	Buecher <i>et al.</i> , 1997.
<i>Aglanthe digitale</i>	18 ans	Chaleur, salinité	Groenland	Pedersen et Smidt, 2000.
<i>Mitrocoma cellularia</i>	8 ans	Chaleur, salinité	Baie de Monterey	Raskoff, 2001.
<i>Aequorea victoria</i>	5 ans	Chaleur, salinité	Nord-est du Pacifique	Purcell, 2005.
<i>Hydractinia hooperi</i>	Température et salinité élevées induisent la production de strobolites.			Nipper-Buscaroli et Moreira, 1983.
<i>Moerisia lyonsi</i>	Température et salinité élevées augmentent la production de méduses.			Ma et Purcell, 2005.
Siphonophores				
<i>Abylopsis tetragona</i>	29 ans	Chaleur, salinité	Méditerranée	Buecher, 1999.
<i>Chelophyses appendiculata</i>	29 ans	Chaleur, salinité	Méditerranée	Buecher, 1999.

4. Les conclusions et les perspectives

L'objectif de cette étude était de préciser les caractéristiques écologiques de *Pelagia noctiluca* (Forksål) en Méditerranée occidentale et en particulier dans le secteur Corse. La synthèse bibliographique, l'acquisition de données et la stratégie expérimentale a permis d'apporter des éclaircissements sur plusieurs questions.

Les objectifs principaux de cette action menée à la station STARESO étaient de contribuer à comprendre et à prévoir les fluctuations d'abondance de cette espèce-clé en réponse aux variations de l'environnement, sur base d'observations de terrain et de la synthèse d'informations existantes. Elle avait pour but de développer un schéma conceptuel et une base de données susceptibles d'intervenir comme outil prédictif des populations de méduses en Méditerranée Occidentale.

Une synthèse de la littérature scientifique sur *Pelagia noctiluca* a porté sur la morphologie, la dangerosité, le cycle de reproduction, le développement, sa nutrition et son métabolisme, sa distribution spatiale et temporelle et sur les méthodes d'investigation et de comptage.

Des mesures hebdomadaires effectuées depuis 2003 à partir du quai de STARESO ont permis de montrer une augmentation graduelle de l'abondance de la méduse *Pelagia noctiluca* de 2004 à 2005, suivie d'une augmentation dramatique en 2006, puis d'une diminution significative les étés 2007 et 2008. Ces mesures ont permis également d'aborder la formation des essaims et tenté d'expliquer les causes de leur accumulation le long des plages.

Le développement de *Pelagia* est direct (tout le cycle de vie se déroule dans la colonne d'eau, sans stade benthique) et son espérance de vie est élevée (plusieurs semaines). La présence de larves ephyra de *Pelagia noctiluca* dans le plancton de la Baie de Calvi indique un taux de reproduction élevé. Cependant, les larves ephyra ne s'observent que sur une période très courte, de mai à juin, et chaque pic n'est présent qu'une semaine. De plus, malgré l'abondance des adultes, la reproduction massive n'a pas lieu chaque année. Ces observations vont dans le sens des hypothèses selon lesquelles les *Pelagia* semblent obéir à un cycle de 4 à 7 ans.

La prolifération de *Pelagia* en 2006 succède à des biomasses particulièrement élevées de mészooplancton en 2005. On peut émettre l'hypothèse que l'abondance exceptionnelle des proies pourrait être une des causes de la prolifération. En effet, la survie des larves et les pullulations des adultes durant l'été 2006 semblent être en relation avec la disponibilité en zooplancton de l'année précédente. A la fin de l'été 2006, la prolifération de *Pelagia* pourrait être la cause du déclin du mészooplancton et des larves de poissons. Durant l'été 2007, le zooplancton était bas et par conséquent *Pelagia* a décliné.

Des mesures plus poussées de nutrition des adultes et des larves, tant qualitatives que quantitatives, devraient permettre d'étayer ces hypothèses, afin d'établir un modèle prédictif des pullulations. L'hypothèse que la diminution des stocks de poissons pélagiques puisse être une cause de la prolifération des méduses doit être étudiée dans le futur. Enfin, des travaux antérieurs avaient montré que le front Liguro-Provençal était le siège d'accumulation massive de plancton et de *Pelagia*. Les oscillations de ce front, qui peuvent être suivies par imagerie satellite, pourraient être responsables d'invasions de *Pelagia* sur le plateau continental.

Les *Pelagia* vivent en essaims dont plusieurs types sont observés. Les essaims passifs de surface observés dans le port de STARESO contiennent des individus généralement dégradés (perte des tentacules, du manubrium...), voire moribonds, mais qui restent urticants. Parfois réduits à la seule ombrelle, ces méduses se déplacent peu et s'accumulent en grand nombre (parfois plus de 200 / m²), bord à bord, en essaims passifs limités aux trois premiers mètres de la colonne d'eau. Ce type d'essaim se retrouve d'ailleurs dans de nombreuses criques de la baie ainsi que sur les plages. Ces essaims subissent une prédation active par de nombreux poissons sparidés (bogues, sars,...). Ils disparaissent de la surface en quelques heures du fait de cette prédation ou par sédimentation massive des animaux morts formant des essaims passifs de fond.

Par contre, dans les eaux plus au large dans la Baie de Calvi, nos mesures *in situ* de la distribution spatiale de *Pelagia noctiluca* montrent que durant les pics de 2006, la plupart des organismes sont présents à distance des côtes où ils forment des essaims actifs de 200 m de long et 50 m de large, situés entre 10 et 60 m de profondeur. Dans ces essaims actifs de surface, on observe

de 5 à 10 individus par m³. Ceux-ci sont équidistants et nagent activement dans la couche supérieure avec les tentacules étendus, capturant la nourriture. Dans certains cas, des individus moribonds partiellement détruits ou à la fin de leur cycle biologique sortent des essaims actifs et dérivent passivement à la surface, sous l'action du vent et des mouvements de l'eau, vers les zones côtières.

Notre étude à l'échelle de la Baie de Calvi montre que des essaims de méduses *Pelagia* apparaissent en quelques heures, en subsurface au large et disparaissent en quelques jours. Ces essaims sont généralement localisés aux alentours de la pointe de la Revellata, ou sous le vent d'autres pointes, là où les eaux de surface sont protégées du vent, où la turbulence est réduite et où le mészooplancton s'accumule. Ces essaims ont un temps de résidence limité et migrent ensuite en profondeur. A la longue, seuls restent en surface, les individus moribonds qui sont emportés vers la côte sous forme d'essaims passifs.

En conclusion, s'il n'est pas possible de lutter contre les méduses qui, rappelons-le, sont un élément essentiel de l'écosystème pélagique, cette étude a mis en évidence des éléments permettant de prévoir des invasions imminentées. Une discussion conceptuelle résume les principales contraintes environnementales qui contrôlent ces invasions. Il apparaît que la variabilité interannuelle des méduses est liée à de nombreux facteurs reproductifs et surtout trophiques ainsi qu'aux variations hydrologiques, courantologiques et météorologiques.

Dans cette première approche nous avons postulé que les méduses se nourrissaient de zooplancton. Ce schéma de la position de *Pelagia* dans l'écosystème est beaucoup trop simpliste et doit faire appel aux différentes voies trophiques qui doivent être identifiées selon l'espèce, l'âge et la taille des proies et des méduses. D'autre part, l'invasion d'essaims est fonction des courants de surface et des temps de résidence de l'eau dans la Baie qui doivent être déterminés. Une étude plus approfondie et plus quantitative, tenant compte de ces aspects, devrait permettre de développer un modèle prédictif des invasions.

Remerciements

Les auteurs remercient l'Agence Française de l'Eau, Rhône, Méditerranée, Corse et en particulier Pierre BOISSERY pour l'aide financière et le soutien apportés à cette recherche dans le cadre du programme MEDUSE.

Le programme MEDUSE bénéficie également de l'aide de la communauté Française de Belgique (Programme RACE), du Fond Belges de la Recherche Scientifique (FRS-FNRS), de la STARESO et de l'Université de Liège. A. Collignon bénéficie d'une bourse de doctorat du Fonds Belge pour la Formation à la Recherche dans l'industrie et l'Agriculture (FRIA).

Références bibliographiques

- Avian M., 1986. Temperature influence on in vitro reproduction and the development of *Pelagia noctiluca* (Forskål). *Boll. Zool.*, 53: 385-391.
- Avian M., Del Negro P. et Rottini Sandrini, L., 1991 a. A comparative analysis of nematocysts in *Pelagia noctiluca* and *Rhizostoma pulmo* from the North Adriatic Sea. *Hydrobiologia*, 216/217: 615-621.
- Avian M., Giorgi R., Rottini Sandrini L., 1991 b. Seasonal influence on the vitellogenesis of *Pelagia noctiluca* in the Northern Adriatic Sea. Proceedings of the IIInd Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Trieste. UNEP edition: 22-31.
- Avian M., Rottini Sandrini, L., 1991. Oocyte development in four species of scyphomedusae in the northern Adriatic Sea. *Hydrobiologia*, 216/217: 189-195.
- Avian M., Rottini Sandrini, L. et Stravisi F., 1991 c. The effect of seawater temperature on the swimming activity of *Pelagia noctiluca* (Forskål). *Boll. Zool.*, 58: 135-141.
- Arai M.N., 1997. A functional biology of Scyphozoa. Chapman & Hall, London
- Aubert M., 1984. Prolifération des méduses et risques sanitaires. Proceedings of the Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Athens. UNEP edition: 99-105.
- Axiak V., Civili F. S., 1991. Jellyfish blooms in the Mediterranean: causes, mechanisms, impact on man and the environment. A programme review. Proceedings of the IIInd Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Trieste. UNEP edition: 1-21.
- Axiak V., Galea C. et Schembri P. J., 1991. Coastal aggregations of the jellyfish *Pelagia noctiluca* (Scyphozoa) in the Maltese coastal waters during 1980-1986. Proceedings of the IIInd Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Trieste. UNEP edition: 32-40.
- Babic K. 1913. Planktonic coelenterates from the Adriatic Sea (in Croatian). *Rad Jugosl. Akad. Znan. Umjet.* 200, 186-202
- Berger L. et Caumes E., 2004. Accidents cutanés provoqués par la faune et la flore sous-marines *Ann. Dermatol. Venereol.*, 131: 397-404.
- Berger P., Petitpas, D., Poiron, L., Chillet, P. et Korach J.-M., 2000. Les piqûres de méduses. www.urgence-pratique.com.
- Bernard P., Couasnon F., Soubiran J.-P. et Goujon J.-F., 1988. Surveillance estivale de la méduse *Pelagia noctiluca* (cnidaria, scyphozoa) sur les côtes méditerranéennes françaises. *Annales de l'Institut Océanographique*, 64(2): 115-125.
- Bernard P., 1991. Récapitulation des résultats de la surveillance des proliférations de méduses sur les côtes méditerranéennes Françaises durant l'été 1987. Proceedings of the IIInd Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Trieste. UNEP edition: 51-57.
- Berney J.-Y., 2001. Envenimations marines. Non publié, 17 pages.
- Benovic, A., S. Fonda Umani, A. Malej & M. Specchi, 1984. Net zooplankton biomass of the Adriatic Sea. *Mar. Biol.* 79: 209-218.
- Benovic A., 1991. The aspect on distribution of medusae in the Adriatic Sea. Proceedings of the IIInd Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Trieste. UNEP edition: 41-50.
- Boero F., 1987. Contributory thoughts to the understanding of blooms in the marine environment. IIInd Workshop on Jellyfish in the Mediterranean Sea, Trieste : 72-76.
- Bouillon J., Boero F., 2000. Synopsis of the families and genera of the Hydromedusae of the world, with a list of the worldwide species. *Thalassia Salent.* 24: 47-296
- Braconnot J.C., 1967. Sur la possibilité d'un cycle court de développement chez le tunicier pélagique *Doliolum nationalis* Borg. *C. R. Acad Sci. Paris*, 264, 1434-1437.
- Brodeur R. D., Mills C. E., Overland J. E., Walters G. E. et Schumacher J. D., 1999. Evidence for a substantial increase in gelatinous zooplankton in the Bering Sea, with possible links to climate change. *Fisheries Oceanography*, 8(4): 296-306.
- Buecher E., Goy J., Planque B., Etienne M. et Dallot S., 1997. Long-term fluctuations of *Liriope tetraphylla* in the Villefranche Bay between 1966 and 1993 compared to *Pelagia noctiluca* pullulations. *Oceanologica Acta*, 20 (1): 145-157
- Buecher E. et Gibbons M. J., 1999. Temporal persistence in the vertical structure of the assemblage of planktonic medusae in the NW Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 189: 105-115.
- Burke W.A., 2002. Cnidarians and human skin. *Dermatologic Therapy*. 15:18-25.
- Burnett J.W. et Calton G.J., 1987. Venomous pelagic coelenterates: chemistry, toxicology, immunology and treatment of their stings. *Toxicon*, 25 (6): 581-602.

- Catalano G., Avian M., Zanelli R., 1985. Influence of salinity or the behaviour of *Pelagia noctiluca* (Forsskil) (Scyphozoa Semaeostorneae). *Oebalia* (Taranto, Italy) 11: 169- 179.
- Cargo D.G. et King D.R., 1990. Forecasting the abundance of the Sea Nettle, *Chrysaora quinquecirrha*, in the Chesapeake Bay. *Estuaries*, 13 (4): 486-491.
- Carli A., 1991. Macroplanktonic jellyfish in the Ligurian Sea (1984-1986). Monitoring and biological characteristics. Proceedings of the IIInd Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Trieste. UNEP edition: 77-81.
- Chase B., 2002. Differences in the diet of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) at five seasonal feeding grounds on the New England continental shelf.. *Fish. Bull.* 100:168-180.
- DalyYahia M.N., Goy J., t DalyYahia-Kéfi O., 2003. Distribution et écologie des Méduses (Cnidaria) du golfe de Tunis (Méditerranée sud occidentale). *Oceanologica Acta*, 26: 645-655.
- DalyYahia M.N., Goy J. et DalyYahia-Kéfi O., 2006. Les invasions de la scyphoméduse *Pelagia noctiluca* (Forsskal, 1775), (Scyphozoa) sur les côtes Nord tunisiennes de 1993 à 2005. Données non publiées (Power point).
- Delap M.J., 1907. Notes on the rearing, in an aquarium, of *Aurelia aurita* L. and *Pelagia perla* (Slabber)
- Dauby P., Hecq J.-H., 1981. Le zooplancton de surface de la baie de Calvi. Synthèse de l'étude d'un cycle annuel (1978-1979). *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Médit.* 27(7): 123-124.
- Dowidar N. M., 1984. Medusea of the Egyptian Mediterranean waters. Proceedings of the Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Athens. UNEP edition: 9-17.
- Doyle T.K., De Haas H., Cotton D., Dorschel B., Cummins V., Houghton J.D.R., Davenport J., Hays G.C., 2008. Widespread occurrence of the jellyfish *Pelagia noctiluca* in Irish coastal and shelf waters. *J. Plankton Res.*, 30(8):963-968
- Fonda-Umani S., 1991. General features of the planktonic system in the gulf of Trieste and their variations in the last decade. Proceedings of the IIInd Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Trieste. UNEP edition: 82-101.
- Forskål P., 1775. *Descriptiones animalium....quae in itineri orientali observavit, post mortem editit Carsley Nieburhr. Hauniae*, 20+XXIV+15, 1 map.
- Gasca R., Haddock S.H.D., 2004. Associations between gelatinous zooplankton and hyperiid amphipods (Crustacea: Peracarida) in the Gulf of California. *Hydrobiologia*, 530/531: 529-535.
- Gibbons M. J. et Buecher E., 2001. Short-term variability in the assemblage of medusae and ctenophores following upwelling events in the southern Benguela ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 220: 169-177.
- Giorgi R., Avian M., De Olazabal S. et Rottini-Sandrini L., 1991. Feeding of *Pelagia noctiluca* in open sea. Proceedings of the IIInd Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Trieste. UNEP edition: 102-101.
- Goffart A., Hecq J.H., Legendre L. 2002. Changes in the development of the winter-spring phytoplankton bloom in the Bay of Calvi (NW Mediterranean) over the last two decades: a response to changing climate? *Marine Ecology Progress Series*, 236: 45-60.
- Goffart A., Hecq J.H., Prieur L., 1995. Contrôle de la distribution du plancton par le front Liguro-provençal (secteur corse): Evolution saisonnière et variabilité interannuelle. *Oceanologica Acta*, 18(3): 329-342.
- Goy J., 1984. Les concentrations de méduses en mer Ligure. Proceedings of the Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Athens. UNEP edition: 109-120.
- Goy J., 1985. *Pelagia noctiluca* (Scyphomeduse) en Méditerranée. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 29 (9): 203-208.
- Goy J., Morand P., Etienne M., 1989. Long-term fluctuations of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphomedusa) in the western Mediterranean Sea. Prediction by climatic variables. *Deep-sea Research*, 36(2): 269-279.
- Goy J., Morand P., Dallot S., 1991. Dynamique d'une population de *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphozoa) en mer Ligure. Proceedings of the IIInd Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Trieste. UNEP edition: 112-118.
- Graham W.M., Martin D.L., Felder D.L., Asper V.L., Perry H.M., 2003. Ecological and economic implications of a tropical jellyfish invader in the Gulf of Mexico. *Biological Invasions* 5: 53-69
- Harrison N.M., 1984. Predation on jellyfish and their associates by seabirds. *Limnol. Oceanogr.*, 29(6): 1335-1337.
- Hecq J.H., 2003. Modélisation Conceptuelle et Numérique de l'Ecosystème Planctonique Océanique. *Bull. Soc. Roy. Sci. Liège*, 72: 93-302.
- Hecq J.-H., Goffart A., Collignon A., Garrido M., Lejeune P., Pasqualini V. 2010. Problematic of the *Pelagia noctiluca* outbreaks in the Bay of Calvi (Corsica). Abstracts du 39ème Congrès de la CIESM submitted.
- Heymans C., Moore A.R., 1924. Luminescence in *Pelagia noctiluca*. *The Journal of General Physiology*, 6: 273-280.
- Horridge G.A., 1956. The nerves and the muscles of medusea. V. Double innervation in Scyphosoa. *J. Exp. Biol.*, 33: 366-383.
- Horridge G.A., 1959. The nerves and the muscles of medusea. VI. The rhythm. *J. Exp. Biol.*, 36: 72-91.

- Kramp P.L., 1961. Synopsis of the Medusae of the World. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 40, 469p.
- Kokelj F., Burnett J.W., 1990. Treatment of a pigmented lesion induced by a *Pelagia noctiluca* sting. Cutis. 46:62-64.
- Lynam C.P., Heath M.R., Hay S.J., Brierley A.S. 2005. Evidence for impacts by jellyfish on North Sea herring recruitment. Mar Ecol Prog Ser 298:157-167
- Larson R.J., 1987. A note on the feeding, growth, and reproduction of the epipelagic scyphomedusa *Pelagia noctiluca* (Forskal). Biol.Oceanogr. 4: 447-454.
- Larson R.J., Mills C. E. et Harbison G. R., 1991. Western Atlantic midwater hydrozoan and scyphozoan medusae: *in situ* studies using manned submersibles. Hydrobiologia, 216/217: 311-317.
- Legovic T., 1987. A recent increase in jellyfish populations: a predator-prey model and its implications. Ecological Modeling, 38: 234-256.
- Leverenz E., 2000. "Pelagia noctiluca" (on line). Animal Diversity Web. <http://animaldiversity.ummz.umich.edu>
- Licandro P., Ibanez F. et Etienne M., 2006. Long-term fluctuations (1974–1999) of the salps *Thalia democratica* and *Salpa fusiformis* in the northwestern Mediterranean Sea: Relationships with hydroclimatic variability. Limnol. Oceanogr., 51(4): 1832–1848.
- Licandro P., Daly Yahia M.N., Fernandez de Puelles M.L., Gasparini S., Hecq J.-H., Tranter P., Kirby R.R., Spatial and temporal extent of a blooming jellyfish in the Northeast Atlantic and Mediterranean Sea. Submitted to Biol. Lett.
- Malej A., 1982. Unusual occurrence of *Pelagia noctiluca* in the Adriatic. Acta Adriatica, 23: 97-102.
- Malej A., 1989. Behaviour and trophic ecology of the jellyfish *Pelagia noctiluca* (Forsskål, 1775). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 126: 259-270.
- Malej A., 1991. Rates of metabolism of jellyfish as related to body weight, chemical composition and temperature. Proceedings of the II Workshop on Jellyfish in the Mediterranean Sea. MAP Technical Reports Series, n.47, UNEP, Athen, pp. 253-259.
- Malej A., Faganelli J. et Pezdić J., 1993. Stable isotope and biochemical fractionation in the marine pelagic food chain: the jellyfish *Pelagia noctiluca* and net zooplankton. Marine Biology, 116: 565-570.
- Malej A. et Vukovic A., 1984. Some data occurrence and biology of the Scyphomedusa *Pelagia noctiluca* in the Gulf of Trieste, and the impact of jellyfish swarming on the human activities. Proceedings of the Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Athens. UNEP edition: 89-94.
- Maretić Z., 1984. The bloom of jellyfish *Pelagia noctiluca* along the coasts of pula and Istria 1977-1983, with special reference to epidemiology, clinics and treatment. Proceedings of the Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Athens. UNEP edition: 83-87.
- Maretić Z. et Matić-Piantanida D., 1987. The bloom of the jellyfish *Pelagia noctiluca* in the Mediterranean and Adriatic and its impact on human health. Toxicon, 25(4): 373.
- Mariottini G.L., Giacco E., Pane L., 2008. The Mauve Stinger *Pelagia noctiluca* (Forsskål, 1775). Distribution, Ecology, Toxicity and Epidemiology of Stings. A Review. Mar Drugs.: 6(3): 496–513.
- Mariottini G. L., Sotofattori E., Mazzei M., Robbiano L. et Carli A., 2002. Cytotoxicity of the venom of *Pelagia noctiluca* Forskål (Cnidaria : Scyphozoa). Toxicon, 40: 695-698.
- Matsueda N., 1969. Presentation of *Aurelia aurita* at thermal power station. Bull. mar. biol. Sta. Asamushi 13:187–191.
- Mastronicolis S.K., Miniadis S., Nakhel I., Smirniotopoulou A., 1991. Biochemical and ecological research on jellyfish and other organisms in the Mediterranean Sea. UNEP. MAP Technical Reports Series, No. 47. UNEP. Athens. pp. 268-282.
- Mayer A. G., 1910. The medusea of the world. Volume III: The Scyphomedusea. Publications Carnegie Institution : Washington, 236p.
- Mills C. E., 2001. Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions? Hydrobiologia, 451: 55–68.
- Mills C.E., Voght R.G., 1984. Evidence that ion regulation in hydromedusae and ctenophores does not facilitate vertical migration. Biol. Bull. 166: 216-227
- Moller H., 1984. Effects of Jellyfish predation on fish. Proceedings of the Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Athens. UNEP edition: 54-59.
- Moore A.R., 1926. Galvanic stimulation of luminescence in *Pelagia noctiluca*. J. Gen. Physiol., 9: 375-379.
- Morand P., Carré C., Biggs D.C., 1987. Feeding and metabolism of the jellyfish *Pelagia noctiluca* (scyphomedusae, semaeostomae). J. Plankton Res., 9(4): 651-665.
- Morand P., Goy J., Dallot S., 1992. Recrutement et fluctuations à long-terme de *Pelagia noctiluca* (cnidaria, scyphozoa). Annales de l'Institut Océanographique, 68(1-2): 151-158.
- Molinero J.C., Ibanez F., Souissi S. Bosc E., Nival P., 2007. Surface patterns of zooplankton spatial variability detected by high frequency sampling in the NW Mediterranean. Role of density fronts. Journal of Marine Systems. Article in Press, Corrected Proof.

- Molinero J.C., Casini M., Buecher, E. 2008 The influence of the Atlantic and regional climate variability on the long-term changes in gelatinous carnivore populations in the northwestern Mediterranean. *Limnol. Oceanogr.* **53**, 1456-1467.
- Pang K.A., Schwartz M.S., 1993. Guillain-Barre syndrome following jellyfish stings (*Pelagia noctiluca*). *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry.* 56:1133.
- Piccinetti C., Piccinetti-Manfrin G., 1991. Considérations sur la distribution de *Pelagia noctiluca* (Forskål) dans l'Adriatique de 1976 à 1987. Proceedings of the IIInd Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Trieste. UNEP edition: 141-146.
- Piccinetti C., Piccinetti-Manfrin G. et Fiorentini M., 1991. Observations ultérieures sur la dynamique de *Pelagia noctiluca*. Proceedings of the IIInd Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Trieste. UNEP edition: 141-146.
- Purcell J.E., Arai M.N., 2001. Interactions of pelagic cnidarian and ctenophores with fish: a review. *Hydrobiologia*, 451: 27-44.
- Purcell J.E., 2005. Climate effects on formation of jellyfish and ctenophore blooms: a review. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85: 461-476.
- Purcell J. E. et Decker M. B., 2005. Effects of climate on relative predation by scyphomedusae and ctenophores on copepods in Chesapeake Bay during 1987–2000. *Limnol. Oceanogr.*, 50(1): 376–387.
- Purcell J.E., Nemazie D.A., Dorsey S.E., Houde E.D., Gamble J.C., 1994. Predation mortality of bay anchovy *Anchoa mitchilli* eggs and larvae due to scyphomedusae and ctenophores in Chesapeake Bay. *Mar Ecol Prog Ser* 114:47–58
- Rottini Sandrini L., Avian M., 1983. Biological cycle of *Pelagia noctiluca*: morphological aspects of the development from planula to ephyra. *Marine Biology*, 74: 169-174.
- Rottini Sandrini L., Avian M., Franchi N., Troian A. et Vio E., 1984. Proceedings of the Ind Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Athens. UNEP edition: 35-44.
- Rottini Sandrini L., Avian M., 1989. Feeding mechanism of *Pelagia noctiluca* (Scyphozoa: Semaeostomeae) laboratory and open sea observations. *Marine Biology*, 102: 49-55.
- Rottini Sandrini L. et Avian M., 1991. Reproduction of *Pelagia noctiluca* in the central and northern Adriatic Sea. *Hydrobiologia*, 216/217: 197-202.
- Rottini Sandrini L., Stravisi F. et al., 1991. MED POL II Programme “Jellyfish in the Mediterranean Sea” C.I.M.A.M. Final Report. Proceedings of the Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Athens. UNEP edition: 147-162.
- Russell F.S., 1967. On the occurrence of the scyphomedusan *Pelagia noctiluca* in the English Channel in 1966. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 47:363-366
- Russell F.S., 1970. The medusae of the British Isles. Vol. II, Pelagic scyphosoa with a supplement to the first volume on hydromedusae. Cambridge University Press: Cambrige, 283 p.
- Salleo A., La Spada G., Barbera R., 1994. Gadolinium is a powerful blocker of the activation of nematocysts of *Pelagia noctiluca*. *J. exp. Biol.*, 187: 201–206
- Shimomura O., Johnson F.H., Saiga Y., 1962. Extraction, purification and properties of aequorin, a bioluminescent protein from the luminous hydromedusan, *Aequorea*. *J. Cell. Comp. Physiol.* 59:223–239.
- Skliris N., Goffart A., Hecq J.H. and Djenidi S. (2001a). Shelf-slope exchanges associated with a steep submarine canyon off Calvi (Corsica, NW Mediterranean Sea): A modelling approach. *Journal of Geophysical Research*, 106 (C9) : 19883-19902.
- Skliris N., Elkalay K., Goffart A., Frangoulis C. and Hecq J.H. (2001b). One-dimensional modelling of the plankton ecosystem of the north-western Corsican coastal area in relation to meteorological constraints. *Journal of Marine Systems*, 27 : 337-362.
- Stebbing A. R. D., 1991. The stimulation of reproduction in coelenterates by low levels of toxic stress. Proceedings of the IIInd Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Trieste. UNEP edition: 298-301.
- Stravisi F., 1984. Meteo-climatic influence on the blooms of *Pelagia noctiluca* in the Northern Adriatic. Proceedings of the Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Athens. UNEP edition: 179-184.
- Stravisi F., 1991. Interannual climatic variations in the Northern Adriatic Sea. Proceedings of the IIInd Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Trieste. UNEP edition: 175-187.
- Tibballs J., 2006. Australian venomous jellyfish, envenomation syndromes, toxins and therapy. *Toxicon*, 48(7): 830-859.
- Tronolone V. B., Morandini A. C. et Migotto, A. E., 2002. On the occurrence of scyphozoan ephyrae (Cnidaria, Scyphozoa, Semaestomeae and Rhizostomeae) in the Southeastern Brazilian Coast. *Biota Neotropica*, 2(2): 1-18.
- UNEP, 1985. Changes in the distribution and size of the population of *Pelagia noctiluca* in the Mediterranean. UNEP edition, 37 p.
- Uye S., Fujii N., Takeoka H., 2003. Unusual aggregations of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in coastal waters along western Shikoku, Japan. *Plankton Biol. Ecol.* 50: 17-21.

- Vaissiere R., 1984. Sur quelques travaux relatifs aux méduses de Méditerranée. Proceedings of the Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Athens. UNEP edition: 149-161.
- Vidussi F., Marty J.-C. et Chiavérini J., 2000. Phytoplankton pigment variations during the transition from spring bloom to oligotrophy in the northwestern Mediterranean sea. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 47 (3): 423-445
- Vucetic T., 1983. Fluctuation in the distribution of the Scyphomedusae *Pelagia noctiluca* (Forskal) in the Adriatic. Oceanol. Acta 6. (suppl.), 207-211.
- Vucetic T., 1984. Some causes of the blooms and unusual distribution of the jellyfish *Pelagia noctiluca* in the Mediterranean (Adriatic). Proc. Workshop on Jellyfish Blooms in the Mediterranean, Athens 1983, UNEP pp 167-176.
- Vucetic T., 1985. Changes in the distribution and size of population of *Pelagia noctiluca* in the Mediterranean, 37 pp. Rome: UNEP.
- Wilkerson F.P., Dugdale R.C., 1984. Possible connections between sewage effluent, nutrient levels and jellyfish blooms. Proceedings of the Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Athens. UNEP edition: 195-201.
- Weill R., 1934. Contribution à l'étude des Cnidaires et de leurs nématocystes.
- Wood T., 2005. The effects of nutrient concentrations on jellyfish abundance in Puget Sound. University of Washington School of Oceanography, 425: 260-1231.
- Zavodnik D., 1987. Spatial aggregations of the swarming jellyfish *Pelagia noctiluca* (Scyphozoa). Marine Biology, 94: 265-269.
- Zavodnik D., 1991 a. On the food and feeding in the North Adriatic of *Pelagia noctiluca* (Scyphozoa). Proceedings of the IIInd Workshop on Jellyfish in the Mediterranean, Trieste. UNEP edition: 215-219.
- Zavodnik D., 1991 b. Occurrences of *Pelagia noctiluca* (a Scyphozoa) in the North Adriatic coastalwaters. Proceedings of the IIInd Workshop on Jellyfish the Mediterranean, Trieste. UNEP edition: 202-211.

Sites internet

Siphonophores : Casey Dunn's Website :
<http://pantheon.yale.edu/~ cwd7/SiphIntro.html>

Méduses : Claudia E. Mills's Website :
<http://faculty.washington.edu/cemills/>

Introduction to Cnidaria :
<http://www.ucmp.berkeley.edu/cnidaria/cnidaria.html>

Ernst Haecke I: Kunstformen der Natur 1899-1904
<http://www.zum.de/stueber/haeckel/kunstformen/natur.html>