

SIGNALEMENT DU CTÉNOPHORE INVASIF

MNEMIOPSIS LEIDYI (AGASSIZ, 1865)

SUR LA RÉSERVE NATURELLE DE L'ÉTANG DE BIGUGLIA
ET PREMIÈRES APPROCHES BIBLIOGRAPHIQUES DE SES
IMPACTS SUR LA PÊCHE



SABRINA ETOURNEAU

2012



Réserves Naturelles
DE CORSE
ETANG DE BIGUGLIA



SIGNALEMENT DU CTÉNOPHORE INVASIF

MNEMIOPSIS LEIDYI (AGASSIZ, 1865)

SUR LA RÉSERVE NATURELLE DE L'ÉTANG DE BIGUGLIA ET PREMIÈRES APPROCHES BIBLIOGRAPHIQUES DE SES IMPACTS SUR LA PÊCHE

Réalisation du rapport

Mlle Sabrina Etourneau

Département de la Haute-Corse

Direction des Interventions Départementales

Service de la réserve naturelle de l'étang de Biguglia

[setourneau@cg2b.fr/04 95 34 99 46](mailto:setourneau@cg2b.fr/04.95.34.99.46)

En bibliographie, ce rapport doit être cité sous la forme:

Etourneau S., 2012 Signalement du cténophore invasif *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz, 1865) sur la réserve naturelle de l'étang de Biguglia et premières approches bibliographiques de ses impacts sur la pêche, Département de la Haute-Corse, Service de la réserve naturelle de l'étang de Biguglia, 29 pages.

Table des matières

1. Contexte	3
2. Biodiversité et espèces introduites	4
2.1. Importance de la biodiversité pour les sociétés humaines	4
2.2. Perte de biodiversité et introduction d'espèces	4
3. Généralités sur les espèces introduites	5
3.1. La notion d'espèce introduite	5
3.2. De l'introduction à la naturalisation	6
3.3. La problématique des espèces envahissantes	6
4. Un exemple de cas : <i>Mnemiopsis leidyi</i> , cténaire invasif d'Amérique	9
4.1. Description et biologie du cténaire <i>Mnemiopsis</i>	10
4.2. Distribution mondiale et chronologie d'apparition	11
4.2.1. Présence en Méditerranée	13
4.2.2. Présence en Corse	13
5. Impacts de <i>Mnemiopsis leidyi</i>	16
5.1. Impacts écologiques	16
5.2. Impacts économiques	17
6. Moyens de lutte	19
7. Conclusions	21

1. Contexte

Créée par décret ministériel n°94-688 du 9 août 1994, la réserve naturelle de l'étang de Biguglia se situe au nord-est de la Corse. Occupant la quasi-totalité de la plaine de la Marana, au sud de Bastia, elle s'étend sur quatre communes (Furiani, Biguglia, Borgo et Lucciana) dans une zone délimitée par les quartiers périphériques de Bastia au nord, le Golo au Sud, la route nationale 193 à l'ouest et la mer Tyrrhénienne à l'est (Département de la Haute-Corse, 2003).

La réserve naturelle s'étend sur 1790 ha, dont 1450 ha de plan d'eau (11km de longueur et 2,5km dans sa plus grande largeur). L'étang de Biguglia est ainsi le plus vaste étang littoral de Corse. Il se caractérise par une faible profondeur d'eau (1m en moyenne), confiné il est relié à la mer par un chenal d'environ 1,5km de longueur (Département de la Haute-Corse, 2003). Le plan d'eau est subdivisé en deux bassins, nord et sud, séparés par la presqu'île de San Damiano. La salinité varie de plus de 35‰ au nord près du grau à moins de 12‰ dans la partie sud la plus confinée (Orsoni *et al.*, 2001). L'hydrologie de l'étang de Biguglia est caractérisée par des apports d'eau salée et d'eaux douces conférant à l'étang un caractère saumâtre avec parfois une forte dessalure, par rapport au milieu marin, liée à l'importance des apports en eaux douces en provenance du bassin versant d'une superficie de 182km². En raison du bassin versant industrialisé, du développement de l'agriculture dans la plaine avoisinante, de l'expansion de l'urbanisation sur le cordon lagunaire et de la proximité d'une agglomération (Bastia), la qualité de l'eau a connu par le passé des situations difficiles du fait des pollutions domestiques, industrielles et agricoles.

De par sa position géographique, l'étang de Biguglia est soumis à des pressions anthropiques importantes et constitue un milieu fragile. La prolifération d'espèces invasives au sein d'un écosystème comme l'étang de Biguglia peut constituer une rupture de l'équilibre et conduire à des conséquences importantes sur la biodiversité. Nous nous attacherons dans ce document à rappeler la problématique des espèces introduites et des perturbations sur les écosystèmes engendrées par celles-ci. Puis dans un deuxième temps, nous aborderons le signalement d'une espèce de cténophore invasif *Mnemiopsis leidyi* sur la réserve naturelle et ses impacts potentiels sur l'écosystème et ses services écologiques, notamment sur la pêche.

2. Biodiversité et espèces introduites

2.1. Importance de la biodiversité pour les sociétés humaines

Depuis des siècles les sociétés humaines profitent des nombreux bénéfices de la biodiversité et du fonctionnement des écosystèmes. La biodiversité, à la fois spécifique, génétique et écosystémique, est en effet à l'origine de nombreuses ressources (alimentaires, énergétiques ou pharmacologiques). Elle joue également un rôle important dans la productivité et la stabilité des écosystèmes.

Au-delà des bénéfices directs de la biodiversité et du fonctionnement des écosystèmes, appelés biens écologiques, les sociétés humaines profitent également des bénéfices indirects des processus fonctionnels des écosystèmes, appelés services écologiques. Ceux-ci peuvent être très variés (Myers, 1996) : qualité de l'eau (dépollution), cycle de l'eau et des éléments (carbone, azote), contrôle de l'érosion, formation des sols, fertilité des sols, régulation du climat, pollinisation, contrôle biologique de ravageurs, limitation de la propagation de maladies, etc... La biodiversité a ainsi des valeurs écologiques, socio-économiques et culturelles.

Les modifications importantes du fonctionnement des écosystèmes que l'on peut rencontrer conduisent souvent à une perte de biodiversité pouvant entraîner de ce fait des pertes de biens et de services écologiques (Pimm *et al.* 1995, Vitousek *et al.* 1997, Sala *et al.* 2000, Loreau *et al.* 2001, 2002, Kinzig *et al.* 2002, Hooper *et al.* 2005). Ces pertes peuvent constituer un problème coûteux (Vitousek *et al.* 1996, Sakai *et al.* 2001, Hooper *et al.* 2005).

2.2. Perte de biodiversité et introduction d'espèces

Parmi les causes de modifications des écosystèmes, l'introduction d'espèces, lorsqu'elles réussissent à s'établir dans le milieu d'accueil, peut conduire à des pertes de biodiversité notamment par des extinctions d'espèces autochtones. Cette dynamique d'extinction a été accélérée et amplifiée par l'Homme depuis le développement de l'agriculture et de l'élevage au Néolithique. En effet, celui-ci a introduit de nouvelles espèces dans son milieu de vie ou emporter avec lui des espèces domestiques (mouton, chèvre) ou sauvages (renard) lors de la colonisation de nouvelles aires géographiques. Depuis la fin du XV^{ème} siècle, les grandes explorations, le développement du commerce maritime et le colonialisme, ont conduit à l'introduction, volontaire ou non, d'un grand nombre d'espèces animales et végétales dans

la quasi-totalité des écosystèmes du globe. Le phénomène d'introduction se voit accéléré, depuis la fin du XIX^{ème} siècle et la révolution industrielle, du fait de la révolution des transports et des aménagements de l'environnement (e.g. construction du canal de Panama et de Suez). Depuis 1960, l'intensification des échanges commerciaux (multiplié par 17 entre 1965 et 1990) accroît encore le taux d'introduction d'espèces (Perrings *et al.*, 2005). Certaines de ces introductions peuvent constituer une menace pour la biodiversité, notamment lorsqu'elles aboutissent à des invasions biologiques.

3. Généralités sur les espèces introduites

3.1. La notion d'espèce introduite

Par définition, une espèce introduite (espèce exotique ou allochtone) est une espèce qui a été apportée par intervention humaine dans un écosystème différent de son écosystème d'origine, de manière volontaire ou involontaire, et que l'on retrouve dans la nature à l'état sauvage (Richardson *et al.*, 2000). L'introduction d'espèces se distingue donc de la migration d'espèces liée à une colonisation de nouveaux milieux via un vecteur naturel de dispersion indépendant des activités humaines (dissémination par le vent, l'eau, les animaux). L'espèce est au stade d'espèce introduite tant qu'elle ne parvient pas à se maintenir dans le nouvel écosystème, du fait d'une reproduction insuffisante (Williamson et Fitter, 1996).

En général, on distingue deux types d'introductions :

- L'introduction volontaire (introduction intentionnelle) est une importation d'une espèce dans un milieu naturel réalisée délibérément par l'Homme pour satisfaire ou enrichir ses diverses activités (agriculture, élevage, industrie pharmaceutique, ornementation...). Pour exemple, ont ainsi été introduites des espèces destinées à la pisciculture, comme la carpe (*Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758) ou faisant parti des Nouveaux Animaux de Compagnie (N.A.C.), comme la tortue à tempes rouges, dite tortue de Floride (*Trachemys scripta elegans* (Wied, 1839)).
- L'introduction non volontaire (introduction accidentelle) est une introduction due à des activités humaines non délibérément dirigées dans le but d'introduire une espèce. Pour exemple, le crabe chinois (*Reiocher sinensis*) originaire de Chine et de

Corée a été introduit en Europe au début du siècle. Transporté à l'état larvaire dans les eaux de ballast des navires, il a gagné l'Europe et s'est dispersé via les canaux.

3.2. De l'introduction à la naturalisation

L'espèce introduite devient une espèce naturalisée ou espèce établie si elle se reproduit régulièrement dans sa nouvelle aire géographique, sans l'aide de l'Homme, et se maintient à long terme (Williamson et Fitter 1996, Richardson *et al.*, 2000) (Figure I). Les populations sont alors viables. Dans le cas où l'espèce se reproduit dans sa nouvelle région géographique mais ne peut se maintenir à long terme, on parle d'espèce adventice ou espèce occasionnelle. Actuellement la tortue de Floride se reproduit dans le bassin Adour-Garonne mais pas dans celui d'Artois-Picardie où sa présence est pourtant signalée (Nepveu et Saint-Maxent, 2002).

3.3. La problématique des espèces envahissantes

Habituellement, une espèce invasive est définie comme une espèce introduite et naturalisée, dont l'aire s'étend plus ou moins rapidement (Richardson *et al.*, 2000) (Figure I). Une deuxième définition est également utilisée par certains auteurs (UICN, Boudouresque, 2005) qui considèrent comme invasive toute espèce introduite à une fréquence très faible et qui a des impacts écologiques.

La plupart des espèces introduites ne parviennent pas à assurer la reproduction dans le nouvel écosystème, une grande part des espèces qui réussissent à s'établir et maintenir leurs effectifs ne prolifèrent pas, et parmi les espèces qui deviennent envahissantes, toutes n'ont pas forcément d'impacts écologiques et économiques majeurs. Selon un constat statistique (Williamson et Fitter, 1996), la «règle des dix», une espèce introduite sur dix réussit à s'établir, et une espèce établie sur dix devient invasive (sauf groupes particuliers).

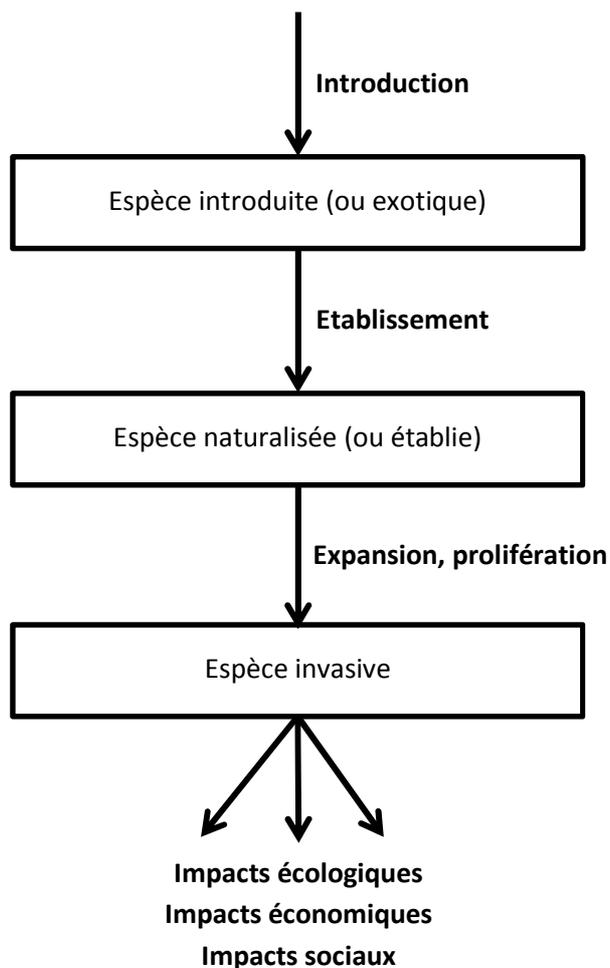


Figure 1 : Schématisation de l'établissement d'une espèce introduite

Le succès des espèces invasives repose sur une multitude de caractéristiques qui peuvent concerner des propriétés biologiques variées (Goudard, 2007):

- une reproduction efficace : taux de reproduction sexuée (âge de première reproduction, taux de fécondité, taux de survie juvénile) et asexuée, capacité de dissémination (taux de dispersion), capacité à se multiplier à partir d'une faible densité (stratégie r) ;
- une grande faculté d'adaptation aux conditions environnementales (potentiel adaptatif) : amplitude écologique, tolérance vis-vis des facteurs environnementaux (polluants), variabilité génétique ;
- une grande capacité à exploiter les ressources : faible spécialisation, taux de croissance, efficacité de consommation, compétitivité.

La réussite de l'invasion d'un écosystème va également dépendre de la vulnérabilité de l'écosystème défini par ses caractéristiques écologiques, associées aux caractéristiques de l'espèce introduite (Mack *et al.*, 2000). Plusieurs hypothèses sont alors proposées (Goudard, 2007):

- niche écologique vacante (ressources non utilisées par les espèces résidentes) (Sakai *et al.*, 2001) ;
- perturbations climatiques, écologiques et anthropiques (eutrophisation, incendie), avant l'introduction (régime de perturbation favorisant l'établissement de l'espèce introduite) ou après l'introduction (meilleure tolérance aux perturbations de l'espèce introduite par rapport aux espèces natives, Seabloom *et al.*, 2003) ;
- diversité fonctionnelle de la communauté ;
- interactions interspécifiques avec les espèces natives, directes (compétition par interférence ; Callaway et Aschehoug, 2000) ou indirectes (compétition indirecte par exploitation d'une ressource commune ; Fargione, 2003) ;
- absence de contraintes biotiques pour l'espèce introduite (absence de prédateurs ou de parasites, absence d'exploitation par l'Homme).

La capacité d'une espèce introduite à devenir invasive va donc dépendre de facteurs biotiques (interactions entre espèces résidentes et espèce introduite) et abiotiques (facteurs environnementaux de l'écosystème d'accueil).

En milieu aquatique, les invasions biologiques constituent de sérieuses menaces écologiques et économiques, qui conduisent à une perte de biodiversité, un déséquilibre des écosystèmes, ainsi que des dommages sur les pêcheries et le tourisme (Javidpour *et al.*, 2009). Deuxième cause d'extinctions d'espèces après la dégradation de l'habitat (synthèse in Goudard, 2007), elles constituent un changement global (Vitousek *et al.*, 1996). De par leurs effets sur la biodiversité et par effet de cascade sur les biens écologiques, les invasions biologiques sont donc un problème d'actualité coûteux.

4. Un exemple de cas : *Mnemiopsis leidyi*, cténaire invasif d'Amérique

Si certaines invasions peuvent passer « inaperçues » pour le citoyen non averti, certaines sont plus connues soit par leur médiatisation (*e.g.* invasion de *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C.Agardh, 1817) soit par les désagréments visibles qu'elles peuvent occasionner. C'est le cas des blooms de méduses qui viennent souvent déranger les baigneurs sur les plages (échouage de méduses, brûlures...).

Parmi ces organismes désignés par le terme « méduses », on retrouve en réalité deux embranchements distincts, notamment en milieu lagunaire: les cnidaires (dont font partie les méduses) et les cténaires (cténophores). On retrouve ceux-ci surtout sur les lagunes ouvertes aux entrées marines et fréquentées par des bateaux (Thau, Berre, Or, Bages-Sigean...). Certains étangs comme Canet ou Vendres semblent épargnés selon les observations actuelles mais toutes les lagunes sont potentiellement « envahissables » par les méduses et cténaires.

Ces organismes se caractérisent par un corps translucide, une teneur en eau de plus de 90%, des taux de croissance et de reproduction très élevés, des taux de reproduction très élevés, une capacité de survie importante (plusieurs mois sans s'alimenter), des tailles variables, une faculté à réagir rapidement en fonction des conditions du milieu (abondance de la nourriture, météo, profondeur), aucune limite d'ingestion. Elles résistent aussi très bien aux conditions anoxiques ainsi qu'aux fortes variations de salinité (on peut en trouver à des salinités de 10g.l^{-1} comme à 40g.l^{-1}) et de température. Elles peuvent présenter des densités différentes dans les étangs. En effet, on peut en retrouver de 50 à 200 individus par m^3 .

Communs en Méditerranée on retrouve certaines espèces de gélatineux en lagunes (*Mnemiopsis leidyi*, *Beroe ovata*, *Odesia meotica*, *Rhizostoma pulmo*; *Pelagia noctiluca*, *Cotylorhiza tuberculata*).



Figure II : Exemples de quelques gélatineux

4.1. Description et biologie du cténaire *Mnemiopsis*

Mnemiopsis leidyi est un cténoptère pélagique, transparent et de forme globalement ovale. Le corps de l'animal est divisé en six lobes, dont quatre sont peu visibles (alternance d'un gros lobe avec deux petits lobes). Le corps est orné de deux rangées de palettes ciliées sur les gros lobes, et une sur chaque petit lobe (Figure III). Ces structures sont composées de cellules particulières, les colloblastes sécrétant un mucus gluant mais qui ne sont pas urticantes, contrairement aux cnidoblastes des méduses (Shiganova *et al.*, 2001b). Sa taille varie selon les régions du globe de 3 à 12 cm.

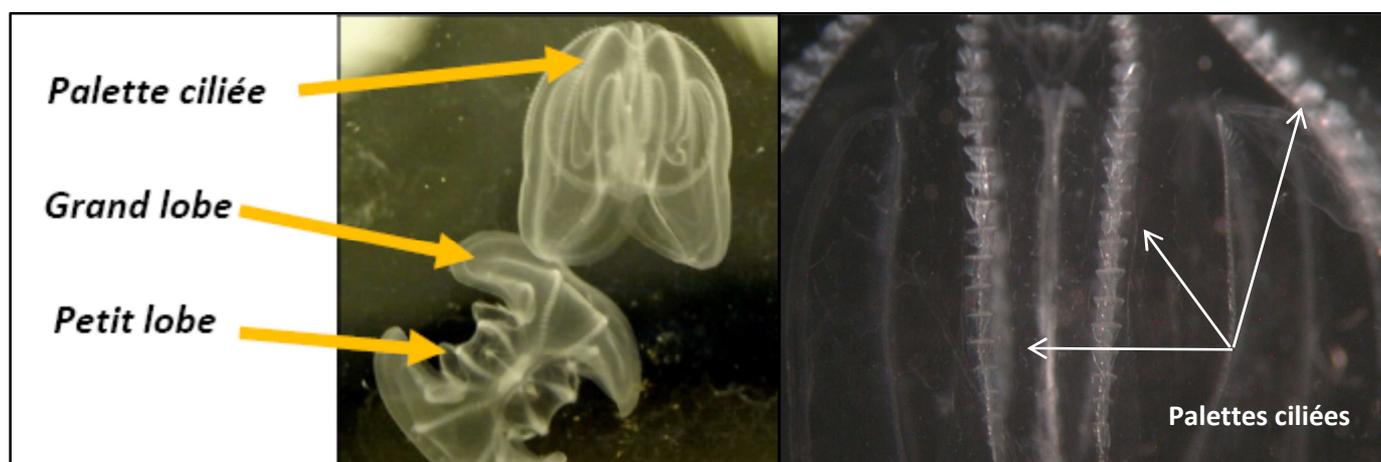


Figure III : Description de *Mnemiopsis leidyi* (à gauche : Bertin C., 2011 ; à droite : RNEB)

L'espèce affectionne les milieux estuariens et côtiers, et supporte des salinités variant de <2 à 38 g.l⁻¹ et des températures de 0°C à 32°C durant l'été (Caddy, 1994 ; Petran et Moldoveanu, 1995 ; GESAMP, 1997 ; Ivanov *et al.*, 2000 ; Purcell *et al.*, 2001 ; Shiganova *et al.*, 2001a ; Dumont, 2002).

Hermaphrodite simultané, l'espèce présente une forte capacité de reproduction et en théorie, un seul individu est suffisant pour coloniser une nouvelle région. Il atteint sa maturité sexuelle en une à deux semaines. Certains auteurs (Petran et Moldoveanu, 1995) indiquent qu'il est également capable de pédogénèse (reproduction à l'état larvaire).

La fécondation a lieu en pleine eau et donne une larve caractéristique, la larve cydippide, pélagique. Au bout de seulement 20 heures on aboutit à un adulte miniature. Les spécimens adultes se reproduisent tous les 10-20 jours libérant 100 à 10 000 œufs à chaque fois. (Jaspers *et al.*, 2011 ; Salihoglu *et al.*, 2011). *M. leidyi* présente également une forte capacité de régénération. En cas de fragmentation, un fragment d'au moins un quart de la taille d'un individu peut régénérer un individu complet.

Il ne se retrouve que dans des eaux à forte teneurs en zooplancton dont il se nourrit (biomasse zooplanctonique $>3\text{mg c.m}^{-3}$) (Kremer, 1979 ; Purcell *et al.*, 2001). Consommant à la fois de l'holoplancton (organismes à l'état planctonique toute leur vie) et le méroplancton (organismes présentant une phase de vie planctonique *e.g.* œufs et larves de poissons), *Mnemiopsis leidyi* est un redoutable prédateur. Il a été démontré que le succès de prédation de ce cténophore est dû à sa capacité de générer continuellement un courant capable d'entraîner de très grands volumes d'eau. Ce courant serait indétectable par ses proies (Colin *et al.* 2010). Ce mécanisme lui permet d'obtenir une alimentation variée en gamme de taille allant du microplancton ($50\mu\text{m}$), aux larves de poissons ($>3\text{mm}$) (Waggett et Costello, 1999 ; Colin *et al.*, 2010). Il est capable de consommer 10 à 65% des œufs de poissons pélagiques, 11 à 55% de jeunes larves de poissons et de 5 à 65% de post-larves par jour dans les aires côtières du nord est des USA (Monteleone et Duguay, 1988).

Un autre système de prédation via ses colloblastes, lui permet d'immobiliser une proie lorsqu'elle est rentrée directement en collision (Waggett et Costello, 1999). Il a également été constaté que bien que son stomodeum soit plein il continue d'ingurgiter des proies qu'il régurgite sous forme de pseudofécès non digérées (Petran et Moldoveanu, 1995). Toutefois, il peut également survivre des semaines sans s'alimenter. Pour subvenir à son métabolisme, il réduit alors simplement sa taille. Cette caractéristique lui permet de survivre dans les eaux de ballast d'un navire.

4.2. Distribution mondiale et chronologie d'apparition

Le cténophore *Mnemiopsis leidyi* est originaire des côtes atlantiques d'Amérique (Purcell *et al.*, 2001). Durant les années 1980, il fut introduit accidentellement en mer Noire par des eaux de ballast (Vinogradov *et al.*, 1989).

En mer Noire, la pullulation du cténophore *Mnemiopsis leidyi* était telle qu'il pouvait atteindre localement $7\,000$ individus/ m^3 , jusqu'à 12 kg/m^2 (masse humide) et a représenté jusqu'à 95% de la biomasse pélagique. Au maximum de son développement (en 1988-1989) la biomasse (masse humide) de *M. leidyi* en mer Noire a été estimée entre 800 et 1 000 Mt (Travis, 1993 ; Petran et Moldoveanu, 1995 ; GESAMP, 1997 ; Ivanov *et al.*, 2000 ; Dumont, 2002 ; Stone, 2005), soit 10 fois plus que la totalité des débarquements de la pêche dans le

monde et 800 fois plus que la totalité des débarquements de la pêche en mer Noire (Stone, 2005).

Il s'est développé par la suite dans les mers Caspienne, Baltique et du Nord (Shiganova *et al.*, 2001b ; Faase et Bayha 2006 ; Javidpour *et al.*, 2006) (Figure IV). En mer Caspienne, où *M. leidyi* est arrivé en 1999, son abondance a atteint localement 2 300 individus/m² en août 2001 (Kideys et Moghim, 2003 ; Stone, 2005).

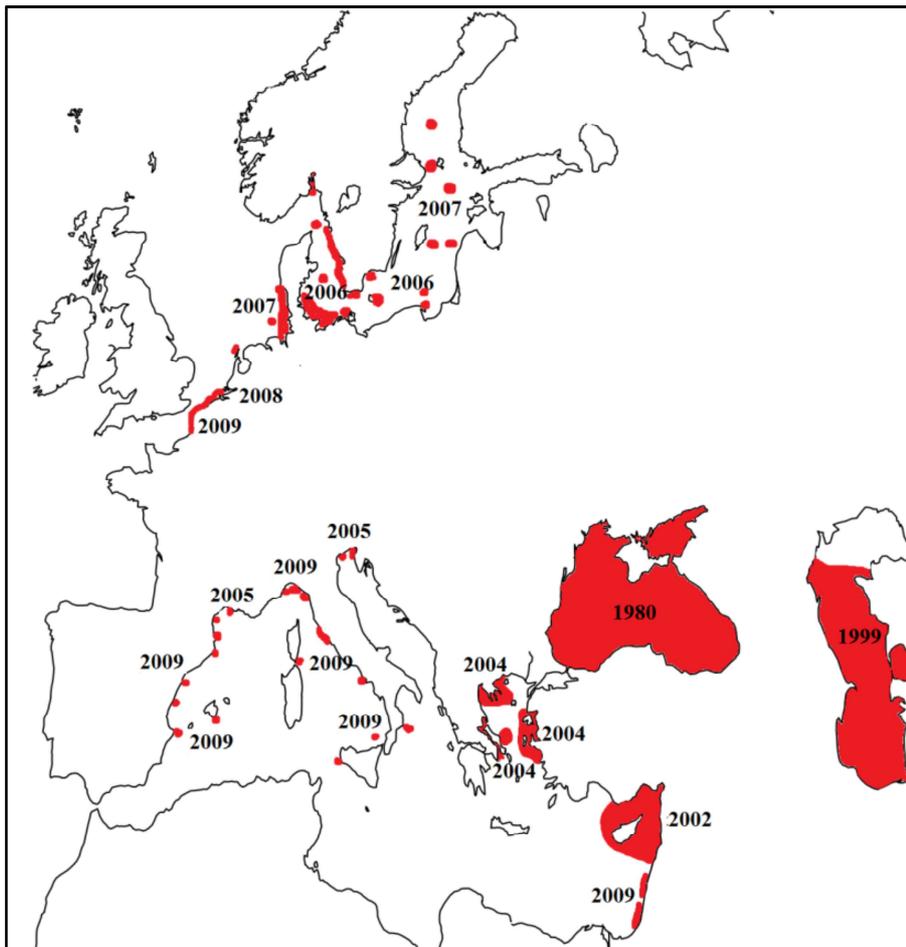


Figure IV : Répartition de *Mnemiopsis leidyi* en Europe et années d'apparition (Synthèse d'après Bertin & Bonnet., 2011)

Sa propagation en Europe s'est faite par la suite au gré des courants marins (Rekacewicks *et al.*, 2007). En 2011, cette espèce est désormais recensée sur les côtes de la mer Noire et des mers adjacentes (Temnykh *et al.*, 2011), de la mer Caspienne, de la mer Egée (Shiganova *et al.*, 2001b), de la mer Baltique (Haraldsson *et al.*, 2011), (essentiellement dans la région du Kattegat et du Skagerrak) (Jaspers *et al.*, 2011), sur les côtes ouest de la Suède (Gullmars fjord) (Moller *et al.*, 2011), sur les côtes du Danemark et des Pays-Bas (Antajan *et al.*, 2011)

ainsi que sur les côtes françaises (mer Méditerranée et mer du Nord) (Antajan *et al.*, 2011), sur les côtes de la Turquie (Rekacewicks *et al.* 2007), d'Israël, de Grèce, de Syrie, de Slovénie (Galil *et al.*, 2009), d'Italie (Boero *et al.*, 2009) et d'Espagne (Fuentes *et al.*, 2010) (Figure IV).

4.2.1. Présence en Méditerranée

La première apparition en Méditerranée fut rapportée en 1990 dans le golfe de Saronikos et Elefasis dans l'ouest de la mer Egée (Shiganova *et al.*, 2001a). Progressivement, l'espèce a été signalée sur les côtes espagnoles, françaises et italiennes (Figure IV). Les observations de *Mnemiopsis* le long de la côte catalane durant l'été 2009 coïncide avec la présence d'essaims de l'espèce le long des côtes méditerranéennes d'Israël (Galil *et al.*, 2009) et d'Italie (Boero *et al.*, 2009). Ces nombreuses observations suggèrent une population établie.

Sur les lagunes méditerranéennes, *Mnemiopsis* a été observée pour la première fois en 2005 dans l'étang de Berre, et demeure aujourd'hui l'espèce de gélatineux la plus abondante au cours de l'année sur cet étang. Sur les berges du golfe du Lion, *Mnemiopsis leidyi* est présent au sein des étangs de Bages-Sigean et de Berre, cependant il est absent de l'étang de Thau situé entre ces deux lagunes (Bonnet, Com. Pers.).

4.2.2. Présence en Corse

En Corse, aucune n'étude signalant la présence de *Mnemiopsis* n'a été recensée à ce jour. Toutefois, ce cténophore est retrouvé en nombre sur l'étang de Biguglia depuis le mois d'août 2012. Sa présence avait été également soupçonnée en fin d'année 2011 mais compte tenu de la courte période de présence (quelques semaines) et du caractère sans précédent de la présence de cténaire sur Biguglia, l'identification de *Mnemiopsis* n'avait pu être confirmée. En effet, au début de l'automne 2011, des cténaires furent découverts dans l'étang de Biguglia de manière assez tardive fin septembre. La confirmation de l'espèce n'avait pu être réalisée en raison d'une tempête durant le mois d'octobre 2011 où les très fortes précipitations ont provoqué un fort courant sortant au niveau du grau de l'étang ainsi qu'un abaissement des températures, qui ont semblé être défavorable à l'espèce. Il apparaît toutefois qu'au regard de certains critères morphologiques, de la densité et de la taille des individus, la probabilité que l'espèce présente soit bien *Mnemiopsis leidyi* est importante.

L'observation de *Mnemiopsis leidyi* (Figure V) fut confirmée en 2012 durant la deuxième quinzaine d'août. Le développement massif d'individus à cette occasion a permis l'identification formelle de l'espèce par l'Institut Méditerranéen d'Océanologie (Floriane Delpy, comm. pers.).

Cette espèce s'est développée dans un premier temps au niveau du bassin sud de l'étang, pour atteindre dès le mois de septembre la totalité du plan d'eau. Les paramètres physico-chimiques relevés indiquent que la salinité durant cette période était de $14,96 \pm 0,06 \text{ g.l}^{-1}$ (profil vertical de 0 à 1,50m de profondeur). La température étant supérieure à $28,45 \pm 0,04^\circ\text{C}$. La chlorophylle a, quant à elle, était de $3,20 \pm 0,04 \text{ g.l}^{-1}$ (V. Pasqualini et M. Garrido, données non publiées). Des prélèvements réalisés en octobre 2012 ont permis de montrer que les individus présentaient une taille comprise entre 1 et 5cm et une densité de 85 ind.m^{-3} dans le bassin sud et $>85 \text{ ind.m}^{-3}$ dans le bassin nord.



Figure V : Photographie de *Mnemiopsis leidyi* sur l'étang de Biguglia (à gauche) ; observation à la loupe binoculaire d'un individu (à droite)

Il convient de signaler que certains auteurs (Purcell *et al.*, 2001 ; Finenko *et al.*, 2006a ; Finenko *et al.*, 2006b ; Javidpour *et al.*, 2009) ont montré que *M. leidyi* présentait un pic d'abondance à la fin de l'été - début de l'automne que cela soit dans son habitat d'origine (côtes atlantiques d'Amérique) ou dans des habitats colonisés comme les mers Noire, Caspienne ou Baltique. En effet, ces périodes correspondent à des pics de forte activité reproductrice en relation avec la température (Javidpour *et al.*, 2009).

La concomitance de la présence de *Mnemiopsis* avec une étude, en cours de réalisation, avec la faculté de Corse sur le phytoplancton ainsi que le suivi des paramètres physico-chimiques et des éléments nutritifs depuis le mois de mai 2012 devraient nous permettre

d'appréhender plus localement les premiers impacts de *Mnemiopsis* sur l'écosystème « étang de Biguglia ».

Sur les autres étangs de la côte orientale, il semblerait que l'espèce se soit également développée sur l'étang d'Urbino (V. Pasqualini, comm. pers.). Toutefois, à ce jour aucune information sur sa répartition, sa densité et la gamme de taille rencontrée ne nous ait parvenue.

4.3. Facteurs favorisant le « succès » de *Mnemiopsis leidyi*

4.3.1. Dégradation de l'écosystème et absence de prédateur

Au-delà des caractéristiques biologiques (cf. 4.1), le succès de la prolifération des espèces invasives comme *M. leidyi* tient également à la présence d'une « fenêtre d'invasion » (Boudouresque, 2005). En effet, à partir de la région d'origine et jusqu'à la région colonisée, une série de « barrières » est présente. Celles-ci peuvent être diverses : période de reproduction, météorologie, températures létales des larves ou des adultes transportés, disponibilité d'un substrat dans la région receveuse, cycle saisonnier ou pluriannuel des prédateurs de l'espèce candidate, etc, et être « ouvertes » ou « fermées » (Boudouresque, 2005). L'ouverture simultanée de ces barrières correspond à cette fenêtre d'invasion permettant la réussite de l'introduction de l'espèce.

Ainsi en mer Noire comme en mer Baltique, la combinaison de la surpêche d'anchois et des changements dans la composition du phytoplancton et du zooplancton due à l'eutrophisation (enrichissement en nutriments) ont conduit à l'effondrement des stocks d'anchois et ont favorisé l'apparition massive de la méduse *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) puis de *Mnemiopsis*, espèce plus compétitive qui l'a remplacée dans sa niche écologique (Bilio et Niermann, 2004 ; Oguz *et al.*, 2008a et b). Il est possible que *Mnemiopsis leidyi* soit arrivé à plusieurs reprises en Mer Noire, mais que ces premières tentatives n'aient pas été couronnées de succès en raison de la présence nombreuses de poissons prédateurs de méduses et de cténophores (Dumont, 2002 ; Boudouresque, 2005).

4.3.2. La Méditerranée : une région receveuse à risque ?

De par sa richesse en endémiques et peut-être aussi en raison de son isolement qui la rend comparable, toutes proportions gardées, au milieu terrestre des îles océaniques ; la

Méditerranée apparaît comme une région receveuse "à risque" (Boudouresque, 2005) comme en témoigne le nombre d'espèces déjà introduites (près de 450 espèces). La présence de *M. leidy* dans des mers fermées ou semi-fermée comme la Méditerranée ou la Baltique, mérite une attention particulière car celles-ci sont connues pour être très sensible à l'impact des espèces invasives (Caddy, 1993).

5. Impacts de *Mnemiopsis leidy*

5.1. Impacts écologiques

De nombreux changements de biodiversité des organismes ont été observés en mer Caspienne comme en mer Noire après l'invasion de *Mnemiopsis* (Roohi *et al.*, 2008; Shiganova *et al.*, 2001c ; Shiganova 1998). En effet, *M. leidy* est connu pour être un consommateur vorace de zooplancton. La prédation de *Mnemiopsis* sur les copépodes, notamment, pourrait avoir un effet important sur le fonctionnement de la chaîne alimentaire. En effet, les copépodes jouent un rôle très important dans l'équilibre écologique de la plupart des écosystèmes. Occupant une position clé dans la chaîne alimentaire, ils constituent un lien entre le monde microbien au sein duquel ils puisent leur nourriture et les nombreuses espèces de poissons, de crevettes ou de méduses qui s'en nourrissent. Sans ce lien, une grande partie de la production primaire ne parviendrait pas jusqu'aux échelons trophiques supérieurs et de nombreuses espèces aquatiques ne pourraient donc pas se développer. De plus, par la prédation qu'ils exercent sur les populations algales et microbiennes, les copépodes évitent parfois le développement excessif de ces populations qui pourrait conduire à l'asphyxie de certains milieux. En outre, les copépodes participent par divers mécanismes au recyclage de la matière organique et permettent le transport ou la rétention d'éléments fondamentaux comme le carbone ou l'azote que la physique seule ne permettrait pas.

En mer Caspienne, où il a été introduit à partir de la mer Noire, *Mnemiopsis leidy* peut consommer la totalité du zooplancton en 1-8 jours (Finenko *et al.*, 2006a). Il serait responsable de la consommation de 73% du zooplancton total dans la baie de Chesapeake (Kremer, 1979) voire plus en mer Noire (Petran et Moldoveanu, 1995). La diminution du zooplancton observée en présence de *Mnemiopsis* semblerait favoriser une augmentation du phytoplancton, avec un développement important de cyanophytes (*Oscillatoria sp.*) et de

dinoflagellés (*Prorocentrum cordatum*) (Roohi *et al.*, 2010). La macrofaune benthique peut également être touchée avec un basculement de crustacés vers des annélides (*Nereis diversicolor*) et des bivalves comme *Cerastoderma lamarcki* après l'invasion de *Mnemiopsis leidyi* (Roohi *et al.*, 2010).

M. leidyi consomme également des œufs de poissons et des larves à la fois dans son aire native (e.g. Cowan et Houde, 1993 ; Monteleone et Duguay, 1988 ; Purcell et Arai, 2001) tout comme dans les aires qu'il envahit (e.g. Haslob *et al.*, 2007 ; Purcell *et al.*, 2001). Le développement explosif de *M. leidyi* en mer noire a ainsi fait diminuer la biomasse, la densité et la diversité spécifique du zooplancton comestible. En conséquence, les stocks de poissons ont diminué et notamment les poissons planctonivores –compétiteurs nutritionnels de *Mnemiopsis* - comme : l'anchois (*Engraulis encrasicolus ponticus*), le chinchard (*Trachurus mediterraneus ponticus*) et dans une moindre mesure le sprat (*Sprattus sprattus phalericus*) (Shiganova *et al.*, 2003). De ce fait, les prédateurs du niveau trophique supérieur ont également été affectés et notamment les poissons piscivores et les dauphins qui se nourrissent de l'anchois et du sprat (Shiganova, 1997 ; Shiganova et Bulgakova, 2000). En mer Caspienne, l'invasion de *M. leidyi* a également affecté l'écosystème à tous les niveaux trophiques du phytoplancton jusqu'aux prédateurs supérieurs comme les phoques (Shiganova *et al.*, 2004).

Au-delà du phénomène de prédation de *M. leidyi*, celui-ci pourrait avoir également un impact potentiellement négatif sur les larves de poissons par l'intensification de la famine des larves par compétition sur les ressources alimentaires. Cette hypothèse a notamment émise par rapport à ce qui est arrivé en mer Baltique (Shaber *et al.*, 2011) et dans les autres aires (e.g. Bilio et Niermann, 2004 ; Purcell et Arai 2001 ; Purcell *et al.*, 2001).

5.2. Impacts économiques

À rajouter aux impacts écologiques, la présence massive du cténophore peut entraîner un impact économique conséquent (direct ou indirect), notamment sur les activités piscicoles. Ainsi l'impact de *Mnemiopsis* sur les chaînes alimentaires et l'équilibre de l'écosystème peut aboutir à une diminution des prises en raison de la diminution de la disponibilité en nourriture pour les peuplements. Étant un consommateur vorace, il peut consommer jusqu'à 10-15 fois son poids par jour (Stone, 2005) ; c'est donc un compétiteur

fort de divers téléostéens. Une dizaine d'années après son introduction en mer Noire, les débarquements d'anchois y ont chuté de près de 10 fois, passant de plusieurs centaines de milliers de tonnes à quelques dizaines de milliers de tonnes seulement. De nombreux pêcheurs professionnels ont alors abandonné la pêche.

Naturellement, dans un environnement aussi pollué que celui de la mer Noire, dont les ressources sont en outre surexploitées, l'effondrement des pêches n'a probablement pas une cause unique (Zaitsev, 1993 ; Harbison et Volovik, 1994 ; Petran et Moldoveanu, 1995 ; Carlton, 1996 ; GESAMP, 1997 ; Ivanov *et al.*, 2000 ; Shiganova et Bulgakova, 2000). Le rôle de *Mnemiopsis leidyi* pourrait même être inférieur à celui du changement climatique et de la surpêche (Daskalov, 1998). Toutefois, le coût total de l'introduction de *Mnemiopsis leidyi* en mer Noire a été évalué à 350 M€ (Bright, 1998). En mer Caspienne, où *M. leidyi* est arrivé vers 1999, les prises des téléostéens *Clupeonella* spp. ont chuté de 50% en 2000-2001 (Finenko *et al.*, 2006a).

De manière plus locale, l'impact direct sur l'exploitation, quant à lui, est consécutif au colmatage des filets par les cténaïres occasionnant une diminution des prises par perte d'efficacité (Figure VI ; à gauche). Les quelques poissons pris dans les verveux souffrent en outre d'un phénomène d'asphyxie (Figure VI ; à droite) conduisant à la dégradation de la qualité des quelques prises effectuées et notamment les prises d'anguilles.

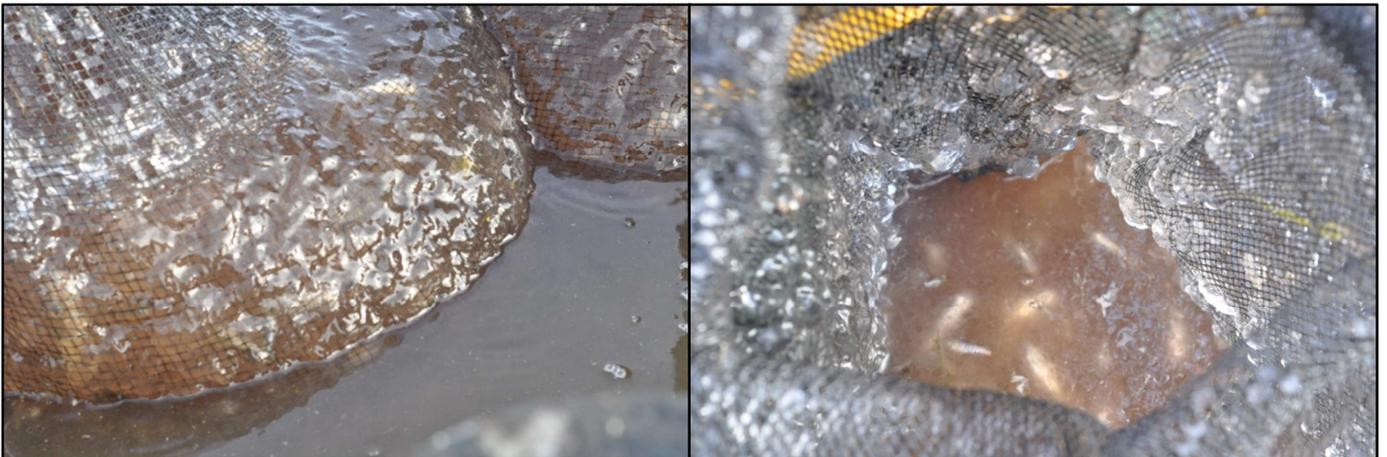


Figure VI : Verveux colmatés par le cténaire *Mnemiopsis leidyi* sur l'étang de Biguglia en octobre 2012 (à gauche); Intérieur du verveux (à droite)

Rappelons que la pêche sur l'étang de Biguglia est principalement axée sur trois groupes d'espèces: les mulets (*Liza aurata*, *Mugil cephalus*, *Chelon labrosus*, *Liza saliens...*), l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) ainsi que l'athérine (ou joël) (*Atherina boyeri*). Les deux

dernières représentent à elles seules près de 50% des prises totales. Reposant sur l'utilisation de verveux pour la capture, les impacts directs de la présence de *Mnemiopsis* sur les prises d'anguilles et d'athérines sont déjà visibles.

De plus, en raison de la présence massive de ces organismes, une détérioration des filets (casse) peut être constatée du fait du poids contenu dans les filets à la remontée de ceux-ci (Figure VII).



Figure VII: Relevé d'une capéchade sur l'étang de Bages-sigean en septembre 2010 (D. Bonnet)

6. Moyens de lutte

La question qui peut être soulevée face à cette problématique est : « **Quelles sont les solutions pour réduire les proliférations et les dégâts occasionnés ?** »

Dans certains pays on a pu observer la mise en place de politique publique afin de palier à cette occupation du territoire marin. Pour lutter contre le cténophore *Mnemiopsis leidyi* en mer Noire, il a été envisagé d'introduire un ou plusieurs prédateurs : des téléostéens (*Gadus morhua*, *Peprilus sp.* ou *Oncorhynchus keta*) et/ou un cténophore, *Beroe ovata*. Dans l'Atlantique américain, les stromatées (ou « butterflyfish ») *Peprilus burti* et *P. triacanthus* sont connus pour se nourrir de *Mnemiopsis leidyi* et pour en contrôler les populations. *Gadus morhua* se nourrit de méduses, mais nous ignorons s'il consomme *M. leidyi* ; en outre, il consomme également des téléostéens d'intérêt commercial ; le saumon *Oncorhynchus keta* est dans le même cas (Travis, 1993 ; Caddy, 1994 ; GESAMP, 1997 ; Ivanov *et al.*, 2000). *Beroe ovata* quant à lui se nourrit d'autres cténophores (ou organismes similaires), dont *Mnemiopsis leidyi*, et ne consomme pas les copépodes du zooplancton. Il peut consommer

chaque jour au moins 20% et jusqu'à 80% de son propre poids (Finenko *et al.*, 2001 ; Shiganova *et al.*, 2001a ; Finenko *et al.*, 2003) et jusqu'à 10% de la population de *M. leidy*.

Tout comme *M. leidy*, *Beroe ovata* fut introduit en mer Noire en 1997 par des eaux de ballast (Tardieu, 2004 ; Stone, 2005): suite à cela le déclin de *Mnemiopsis leidy* a été rapide, avec pour conséquence l'accroissement du zooplancton, multiplié par 5, des œufs et larves de téléostéens et finalement des téléostéens eux-mêmes (Shiganova et Bulgakova, 2000 ; Galil, 2002 ; Shiganova *et al.*, 2003). La biomasse de *Mnemiopsis* est alors passée de plusieurs gMH/m² à la fin des années 1980s à moins de 30gMH/m² en 2000 (Ivanov *et al.*, 2000 ; Shiganova et Bulgakova, 2000 ; Finenko *et al.*, 2001 ; Dumont, 2002; Kideys, 2002; Shiganova *et al.*, 2003 ; Shiganova, 2005).

Dans l'ouest de la Méditerranée, les cténophores *Beroe cucumis* et *Beroe forskalii* sont abondant (Shiganova et Malej, 2009) et peuvent être prédateurs de *M. leidy*. Toutefois *Beroe spp.* est généralement présent durant le printemps et le début de l'été le long des côtes catalanes (Pagès comm. pers. In Fuentes *et al.*, 2009), ce qui suggère que cette espèce n'est pas abondante lorsque *Mnemiopsis* est présente en grand nombre (fin de l'été - automne).

Selon les spécialistes, il n'y a pas de solution immédiate mais il apparait nécessaire de mieux connaître les espèces présentes sur nos lagunes et de mieux comprendre les phénomènes à l'origine de la prolifération des gélatineux pour pouvoir mener des actions efficaces. En 2011, les chercheurs en sciences marines et maritimes de cinq institutions scientifiques (Flandre, France, Pays-Bas et Royaume-Uni) ont organisé la mise en place d'un projet de recherche globale et à long terme : le projet MEMO. Ce projet a pour axe principal de mieux connaître cette espèce de cténophore et ainsi de pouvoir prévenir et éviter en mer du Nord, les catastrophes survenues en mer Noire et mer Caspienne (Communiqué de presse MEMO, 2011).

7. Conclusions

Du fait du caractère euryhalin et de l'absence de seuil de satiété de *Mnemiopsis leidyi*, cette espèce présenterait un impact potentiellement fort sur le réseau trophique, entraînant une diminution importante de l'abondance en zooplancton et, par effet cascade, une baisse des poissons planctonivores et une hausse du phytoplancton. *M. leidyi* est donc une espèce qui pourrait engendrer des problèmes écologiques liés à l'équilibre de l'écosystème et des chaînes alimentaires, auxquels il faut y rajouter les problèmes économiques. *M. leidyi* fait d'ailleurs partie des pires espèces invasives selon l'Invasive Species Specialist Group (<http://www.issg.org>).

Si l'impact à long terme de *Mnemiopsis* de l'écosystème « étang de Biguglia » est difficile à estimer aujourd'hui, les impacts à court terme et notamment sur la pêche commencent déjà à se faire ressentir avec une diminution de la perte d'efficacité des verveux utilisés par les pêcheurs professionnels.

Face à cette nouvelle problématique d'espèce invasive, la mise en place d'un suivi à long terme est indispensable afin de mieux appréhender les possibles changements dans les communautés planctoniques de l'étang de Biguglia et les effets de ceux-ci sur le fonctionnement de l'écosystème. À moyen et long terme, les perturbations importantes qui pourraient se faire ressentir sur la faune piscicole de l'étang et les maillons supérieurs de la chaîne alimentaire comme l'avifaune peuvent nuire à la mission de protection mise en place par la réserve naturelle.

Bibliographie

Antajan E., Travers-Trolet M., Loots C., Vaz S., 2011. Book of Abstract, 5th International Zooplankton Production Symposium, Pucon, Chile, 264.

Bilio M., Niermann U., 2004. Is the comb jelly to blame for it all? *Mnemiopsis leidyi* and the ecological concerns about the Caspian Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 269:173–183.

Boero F., Putti M., Trainito E., Prontera E., Piraino S., Shiganova T., 2009. First records of *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) from the Ligurian, Tyrrhenian and Ionian Seas (Western Mediterranean) and first record of *Phyllorhiza punctata* (Cnidaria) from the Western Mediterranean. *Aquat Invasions* 4:675–680.

Boudouresque, C.F., 2005. Les espèces introduites et invasives en milieu marin. GIS Posidonie publisher, Marseille, 152 p.

Bright C., 1998. Life out of bonds. Bioinvasion in a borderless world. Norton W.W. & Company publ., New York, London : 1-288.

Caddy J.F., 1993. Toward a comparative evaluation of human impacts on fishery ecosystems of enclosed and semienclosed seas. *Rev Fish Sci* 1:57–95.

Caddy J.F., 1994. Opportunistic settlers and the problem of the Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea. *Saving the Black Sea*, 1 : 6-7.

Callaway, R. M., and Aschehoug E.T., 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors : a mechanism for exotic invasion. *Science* 290 :521-523.

Carlton J.T., 1996. Marine bioinvasions : the alteration of marine ecosystems by nonindigenous species. *Oceanography*, 9 (1) : 36-43.

Colin S.P., Costello J.H., Hansson L.J., Titelman J., Dabiri J.O., 2010. Stealth predation and the predatory success of the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* . *Proc Natl Acad Sci U S A* 107: 17223–17227.

Cowan JH, Houde ED., 1993. Relative predation potentials of scyphomedusae, ctenophores and planktivorous fish on ichthyoplankton in Chesapeake Bay. *Mar Ecol Prog Ser* 95:55–65.

Daskalov G., 1998. Pêcheries et changement environnemental à long terme en mer Noire. Thèse Doct. Univ. Aix-Marseille 2 : i-viii + 1-244.

Département de la Haute-Corse., 2003. Plan de gestion de la réserve naturelle de l'étang de Biguglia 2003-2007. Réserve Naturelle Etang de Biguglia, 269p.

Dumont H.J., 2002. Gelatinous invaders in the macroplankton of the Ponto-Caspian basin. Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique, Biol., 72 (suppl.) : 29-33.

Faasse M.A. and Bayha K.M., 2006. The ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in coastal waters of the Netherlands: an unrecognized invasion? Aquatic Invasions 1(4): 270-277.

Fargione, J., C. S. Brown, and D. Tilman. 2003. Community assembly and invasion : an experimental test of neutral versus niche process. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 100 :8916-8920.

Finenko G.A., Anninsky B.E., Romanova Z.A., Abolmasova G.I., Kideys A.E., 2001. Chemical composition, respiration and feeding rates of the new alien ctenophore, *Beroe ovata*, in the Black Sea. *Hydrobiologia*, 451 : 177-186.

Finenko G.A., Kideys A.E., Anninsky B.E., Shiganova T.A., Roohi A., Tabari M.R., Rostami H., Bagheri S., 2006a. Invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea : feeding, respiration, reproduction and predatory impact on the zooplankton community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 314 : 171-185.

Finenko GA, Romanova ZA, Abolmasova GI, Anninsky BE, Pavlovskaya TV, Bat L *et al.*, 2006b. Ctenophores invaders and their role in the trophic dynamics of the planktonic community in the coastal regions off the Crimean coasts of the Black Sea (Sevastopol Bay). *Oceanology (Mosc)* 46:472–482

Finenko G.A., Romanova Z.A., Abolmasova G.I., Anninsky B.E., Svetlichny L.S., Hubareva E.S., Bat L., Kideys A.E., 2003. Population dynamics, ingestion, growth and reproduction rates of the invader *Beroe ovata* and its impact on plankton community in Sevastopol Bay, the Black Sea. *J. Plankton Res.*, 25 (5) : 539-549.

Fuentes V., Angel D.L., Bayha K.M., Atienza D., Edelist D., et al. 2010. Blooms of the invasive ctenophore, *Mnemiopsis leidyi* , span the Mediterranean Sea in 2009. *Hydrobiologia* 645:23–37.

Fuentes, V. L., D. Atienza, J.-M. Gili & J. E. Purcell, 2009. First records of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 off the NW Mediterranean coast of Spain. *Aquatic Invasions* 4: 671–674.

Galil B.S., 2002. Between serendipity and futility : control and eradication of aquatic invaders. *Ballast Water News*, 11 : 8-9.

Galil, B. S., N. Kress & T. Shiganova 2009. First record of *Mnemiopsis leidyi* off the Mediterranean coast of Israel. *Aquatic Invasions*. 4 (2): 357-360.

GESAMP, 1997. Opportunistic settlers and the problem of the Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* invasion in the Black Sea. IMO/FAO/UNESCO-IOC/WMO/WHO/IAEA/UN/UNEP Joint group of experts on the scientific aspects of marine protection. *GESAMP Reports and Studies*, New York, 58 : 1-84.

Goudard A., 2007. Fonctionnement des écosystèmes et invasions biologiques : importance de la biodiversité et des interactions interspécifiques, Thèse de doctorat de l'Université Paris VI, 216 pages.

Haraldsson M., Jaspers C., Titelman J., Aksnes D.L. and Tiselius P., 2011. Book of Abstract, 5th International Zooplankton Production Symposium, Pucon, Chile, 260.

Harbison G.B., Volovik S.P., 1994. The ctenophore *Mnemiopsis leydyi* in the Black Sea : a holoplanktonic organism transported in the ballast water of ships. *Nonindigenous Estuarine and Marine Organisms (NEMO)*, proceedings of the Conference and Workshop, Seattle, Washington, USA, US Department of Commerce, NOAA publ., USA : 25-36.

Haslob H., Clemmesen C., Schaber M., Hinrichsen H.H., Schmidt J.O., Voss R., Kraus G., Koester F.W., 2007. Invading *Mnemiopsis leidyi* as a potential threat to Baltic fish. *Mar Ecol Prog Ser* 349:303–306.

Hooper, D. U., F. S. Chapin, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D. M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. J. Symstad, J. Vandermeer, and D. A. Wardle. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning : a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75 :3-23.

Ivanov V.P., Kamakin A.M., Ushivtzev V.B., Shiganova T., Zhukova O., Aladin N., Wilson S.I., Harbinson G.R., Dumont H.J., 2000. Invasion of the Caspian Sea by the comb jellyfish *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora). *Biological Invasions*, 2 : 255-258.

Jaspers C, Titelman J, Hansson LJ, Haraldsson M, Ditlefsen CR., 2011. The invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* poses no direct threat to Baltic cod eggs and larvae. *Limnol Oceanogr* 56: 431–439.

Javidpour J, Molinero JC, Lehmann A, Hansen T, Sommer U., 2009. Annual assessment of the predation of *Mnemiopsis leidyi* in a new invaded environment, the Kiel Fjord (Western Baltic Sea): A matter of concern? *J Plankton Res* 31: 729–738.

Javidpour, J., U. Sommer, and T. Shiganova. 2006. First record of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in the Baltic Sea. *Aquat. Inv.* 1: 299–302.

Kideys, A. E. 2002. Fall and rise of the Black Sea ecosystem. *Science* 297: 1482–1484.

Kideys A.E., Moghim M., 2003. Distribution of the alien Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea in August 2001. *Marine Biology*, 142 : 163-171.

Kinzig, A. P., S. W. Pacala, and D. Tilman. 2002. *The functional consequences of biodiversity : empirical progress and theoretical extensions.* Princeton University Press, Princeton, New Jersey. USA.

Kremer, P., 1979. Predation by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Narragansett Bay, Rhode Island. *Estuaries* 2: 97–105.

Loreau, M., S. Naeem, and P. Inchausti. 2002. *Biodiversity and ecosystem functioning : synthesis and perspectives.* Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.

Loreau, M., S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J. P. Grime, A. Hector, D. U. Hooper, M. A. Huston, D. Raffaelli, B. Schmid, D. Tilman, and D. A. Wardle. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning : current knowledge and future challenges. *Science* 294 :804-808.

Mack, R. N., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, H. Evands, M. Clout, and F. A. Bazzaz. 2000. Biotic invasions : causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10 :689-710.

Moller L.F., Tiselius P., 2011. *Book of Abstract, 5th International Zooplankton Production Symposium, Pucon, Chile, 92.*

Monteleone DM, Duguay LE (1988) Laboratory studies of predation by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* on the early stages in the life history of the bay anchovy, *Anchoa mitchilli*. *J Plankt Res* 10:359–372.

Myers, N. 1996. Environmental services of biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 93 :2764-2769.

Nepveu, C., and T. Saint-Maxens. 2002. Les espèces animales et végétales susceptibles de proliférer dans les milieux aquatiques et subaquatiques. Bilan à l'échelle du bassin Artois-Picardie. Rapport de DESS - Agence de l'Eau Artois-Picardie, Douai, 165 p.

Oguz T, Fach B, Salihoglu B., 2008a. Invasion dynamics of the alien ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its impact on Seasonal overlap of *M. leidyi* and ichthyoplankton anchovy collapse in the Black Sea. *J Plankton Res* 30: 1385–1397.

Oguz T, Salihoglu B, Fach B., 2008b. A coupled planktonanchovy population dynamics model assessing nonlinear controls of anchovy and gelatinous biomass in the Black Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 369:229–256.

Orsoni V., Souchu P., Sauzade D., 2001. Caractérisation de l'état d'eutrophisation des trois principaux étangs corses (Biguglia, Diana et Urbino), et proposition de renforcement et leur surveillance. Rapp final Ifremer, 254p.

Perrings C. K. Dehnen-Schmutz, J. Touza, and M. Williamson. 2005. How to manage biological invasions under globalization. *Trends in Ecology and Evolution* 20 :212-215.

Petran A., Moldoveanu M., 1995 - Post-invasion ecological impact of the Atlantic Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* Agassiz, 1865 on the zooplankton from the Romanian Black Sea waters, *Cercetări marine*, 27-28: 135-157.

Pimm, S. L., G. J. Russell, J. L. Gittleman, and T. M. Brooks. 1995. The future of biodiversity. *Science* 269 :347-350.

Purcell J.E., Arai M.N., 2001. Interactions of pelagic cnidarians And ctenophores with fish: a review. *Hydrobiologia* 451: 27–44.

Purcell JE, Shiganova TA, Decker MB, Houde ED., 2001. The ctenophore *Mnemiopsis* in native and exotic habitats: US estuaries versus the Black Sea basin. *Hydrobiologia* 451: 145–176.

Rekacewics P., 2007. <http://maps.grida.no/go/graphic/how-the-comb-jelly-mnemiopsis-leidyi-is-spreading-through-european-seas-invasive-species>.

Richardson, D. M., P. Pysek, M. Rejmanek, M. G. Barbour, F. D. Panetta, and C. J. West. 2000. Naturalization and invasion of alien plants : concepts and definitions. *Diversity Distributions* 6 : 93-107.

Roohi, A., Yasin, Z., Kideys, A.E., Tan Shau Hwai, A., Khanari, A.G., Eker-Develi, E., 2008. Impact of a new invasive ctenophore (*Mnemiopsis leidyi*) on the zooplankton community of the Southern Caspian Sea. *Mar. Ecol.* 29, 421–434.

Roohi A, Kideys A, Sajjadi A, Hashemian A, Pourgholam R, Fazli H, Khanari A.G, Eker E., 2010. Changes in biodiversity of phytoplankton, zooplankton, fishes and macrobenthos in the Southern Caspian Sea after the invasion of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Biological Invasions* 12: 2343-2361.

Sakai, A. K., F. W. Allendorf, J. S. Holt, D. M. Lodge, J. Molofsky, K. A. With, S. Baughman, R. J. Cabin, J. E. Cohen, N. C. Ellstrand, D. E. McCauley, P. O'Neil, I. M. Parker, J. N. Thomson, and S. G. Weller. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32 :305-332.

Sala, O. E., F. S. Chapin, et al. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287 :1770-1774.

Salihoglu B., Fach B.A., Oguz T., 2011. Control mechanisms on the ctenophore *Mnemiopsis* population dynamics: A modeling study *Journal of Marine Systems*, 87(1), 55-65.

Seabloom, E. W., W. S. Harpole, O. J. Reichman, and T. Tilman. 2003. Invasion, competitive dominance, and resource use by exotic and native California grassland species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 100 :13384-13389.

Schaber M, Haslob H, Huwer B, Harjes A, Hinrichsen HH, Koster FW, Storr-Paulsen M, Schmidt JO, Voss R., 2011. The invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the central Baltic Sea: seasonal phenology and hydrographic influence on spatio-temporal distribution patterns. *Journal of Plankton Research* 33: 1053–1065

Shiganova T., 2005. Changes in appendicularian *Oikopleura dioica* abundance caused by invasion of alien ctenophores in the Black Sea. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 85 : 477-494.

Shiganova T.A., Bulgakova Y.V., 2000. Effects of gelatinous plankton on Black Sea and Sea of Azov fish and their food resources. *ICES J. mar. Sci.*, 57 : 641-648.

Shiganova, T. A. & A. Malej, 2009. Native and non-native ctenophores in the Gulf of Trieste, Northern Adriatic Sea. *Journal of Plankton Research* 31: 61–71.

Shiganova T.A., Mirzoyan Z.A., Studenikina E.A., Volovik S.P., Siokou-Frangou., Zervoudaki S., Christou E.D., Skirta A.Y., Dumont H.J., 2001a. Population development of the invader ctenophore *Mnemiopsis leidyi* , in the Black Sea and in other seas of the Mediterranean basin. *Marine Biology*, 139 : 431-445.

Shiganova T.A., Musaeva E.I., Bulgakova Y.V., Mirzoyan Z.A., Martynyuk M.L., 2003. Invaders Ctenophores *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) and *Beroe ovata* Mayer 1912, and their

influence on the pelagic ecosystem of Northeastern Black Sea. *Biology Bulletin*, 30 (2) : 180-190.

Shiganova, T. A., 1998. Invasion of the Black Sea by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and recent changes in pelagic community structure. *Fish. Oceanogr.* 7: 305–310.

Shiganova, T. A., I. A. Mirzoyan, E. A. Studenikina, S. P. Volovik, I. Siokoi-Frangou, S. Zervoudaki, E. D. Christou, A. Yu. Skirta & H. J. Dumont, 2001b. Comparison of spatial and temporal distribution of the invader ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea and adjacent seas of the Mediterranean basin. *Mar. Biol.* 139, 431-445.

Shiganova, T.A., Dumont, H.J., Sokolsky, A.F., Kamakin, A.M., *et al.*, in *Aquatic Invasions in the Black, Caspian and Mediterranean Seas*, Dumont, H., Shiganova, T., and Niermann, U., Eds., Kluwer Academic, 2004, pp. 71–111.

Shiganova, T.A., Kamakin, A.M., Zhukova, O.P., Ushivtsev, V.B., Dulimov, A.B., and Musaeva, E.I., 2001c. An Invader of the Caspian Sea—Comb Jelly *Mnemiopsis*—and the First Consequences of Its Influence upon the Pelagic Ecosystem, *Okeanologiya*, vol. 41, no. 4, pp. 542–549.

Shiganova, T.A., *Mnemiopsis leidyi* Abundance in the Black Sea and its Impact on the Pelagic Community, *Sensitivity of the North, Baltic Sea and Black Sea to Anthropogenic and Climatic Changes*, Ozsoy, E. and Mikaelyan, A., Eds., Kluwer Academic, 1997, vol. 5, pp. 117–130.

Stone R., 2005. Attack of the killer jellies. *Science*, 309 : 1805-1806.

Tardieu V., 2004. Espèces invasives. Alerte aux aliens ! *Terre Sauvage*, 193 : 41-46.

Temnykh A.V., Melnikov V.V., Silakov M., 2011. Book of Abstract, 5th International Zooplankton Production Symposium, Pucon, Chile, 173.

Travis J., 1993. Invader threatens Black, Azov Seas. *Science*, 262 : 1366-1367.

VINOGRADOV M.E., SHUSHKINA E.A., MUSAYEVA E.I., SOROKIN P.Y., 1989. A newly acclimated species in the Black Sea : the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora : Lobata). *Oceanology*, 29 : 220-224.

Vitousek, P. M., C. L. D'Antonio, L. L. Loope, and R. Westbrooks. 1996. Biological invasions as global change. *American Scientist* 84 :218-228.

Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco, and J. M. Melillo. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277 :494-499.

Waggett, R. and Costello, J. H. 1999 Capture mechanisms used by the lobate ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*, preying on the copepod *Acartia tonsa*. *J. Plankton Res.*, 21, 2037–2052.

Williamson, M., and A. Fitter. 1996. The varying success of invaders. *Ecology* 77 :1661-1666.

Zaitsev Y.P., 1993. Impacts of eutrophication on the Black Sea fauna. *Fisheries and environmental studies in the Black Sea system. GFCM studies and Reviews, FAO, Rome, 64 : 63-86.*